

оценена первая диссер

166
1

Петру Андреевичу
Толечкову
отъ авто
1904

ИЗСЛѢДОВАНІЯ

О ПРЯМОМЪ ДѢЛЕНІИ КЛѢТОКЪ.

Владимира Карпова.

ДИССЕРТАЦІЯ

на степень доктора медицины.

№ 133

Перечет
1966 г.

МОСКВА.

Типо-литографія „Русскаго Товарищества печатнаго и издательскаго дѣла“.
Чистые пруды, Мыльниковъ пер., соб. домъ.

1904.

1950

Переучет-60

7 - НОЯ 2012

По определению Медицинского Факультета Императорского Московского
Университета, состоявшегося 15 октября 1904 года, печатать дозволяется.

Деканъ И. Клейнъ.

Харк. Мед. Институт
НАУК В. Д. БИЛЮПКА

64569

СОДЕРЖАНИЕ.

Предисловіе 5

Введение: Очеркъ исторіи прямого дѣленія.

1. Установленіе понятія о прямомъ дѣленіи	9
2. Списокъ случаевъ прямого дѣленія, наблюдавшихся у Metazoa	11
3. Смысла возрѣній на сущность и значеніе прямого дѣленія.	18

Первая часть: дѣйствительное прямое дѣленіе.

1. Методика изслѣдованій	30
2. Кожный эпителий личинокъ хвостатыхъ амфибій	33
3. Разсужденія о причинахъ полиморфизма и условіяхъ ея перехода въ прямое дѣленіе	42
4. Эпителий мочевого пузыря млекопитающихъ	56
5. Эпителий желудочно-кишечнаго канала позвоночныхъ	65
6. Вопросъ о прямомъ дѣленіи въ половыхъ железахъ	67
7. Сѣмянники рѣчного рака	69
8. Сѣмянники другихъ беспозвоночныхъ	88
9. Сѣмянники амфибій	93
10. Сѣмянники млекопитающихъ, птицъ и рептилій	101
11. Яичники насекомыхъ	111
12. Яичники позвоночныхъ	121
13. Лейкобласты	124
14. Искусственныя деформации ядра	139
15. Механическій прижизненный амитозъ	142
16. Прямое дѣленіе лейкоцитовъ	144

Вторая часть: мнимые и сомнительные случаи прямого дѣленія.

1. Печень млекопитающихъ	156
2. Среднекишечная железа ракообразныхъ	165
3. Кишечный эпителий круглыхъ червей	175
4. Мегакариоциты	180
5. Регенерация кожного эпителия	201
6. Къ вопросу о переходѣ каріокinesis въ прямое дѣленіе	211
7. Приложение: Случай прямого дѣленія въ мочевомъ пузырьѣ саламандры, опи- санный Flemming'омъ	225

Положенія	229
Литература	233

ПРЕДИСЛОВІЕ.

Вопросъ о прямомъ дѣленіи является однимъ изъ наиболее запутанныхъ и неясныхъ во всей цитологии. Собственно говоря, въ немъ заключается столько отдѣльныхъ вопросовъ, сколько различныхъ случаевъ прямого дѣленія было описано, и разрѣшить вопросъ во всей полнотѣ значитъ переислѣдовать ихъ всѣ. Такой обширной задачи не можетъ ставить себѣ настоящая работа: она ограничивается пересмотромъ лишь нѣкоторыхъ типичныхъ случаевъ, въ предѣлахъ которыхъ только и имѣютъ значеніе полученные результаты.

Введеніемъ служитъ историческій очеркъ ученія о прямомъ дѣленіи; въ немъ выясняется, какіе вопросы связывались съ прямымъ дѣленіемъ, начиная съ возникновенія этого понятія въ концѣ 70-хъ годовъ, и какіе стоятъ на очереди въ настоящее время. Далѣе слѣдуетъ изложеніе отдѣльныхъ изслѣдованныхъ мною случаевъ, которые разбиты на 2 части: въ первой помѣщены случаи, гдѣ дѣйствительно имѣется прямое дѣленіе, во второй мнимые и сомнительные. Каждая изъ главъ представляетъ изъ себя по большей части законченное цѣлое и состоитъ изъ подробнаго положенія литературы вопроса и собственныхъ наблюдений или замѣчаній. Иногда нѣсколько главъ тѣснѣ связаны между собой и образуютъ какъ бы особый отдѣлъ; такъ какъ при чтеніи эта связь выступаетъ сама собой, я считалъ излишнимъ подраздѣлить части на особые отдѣлы. Заключеніемъ служитъ простой перечень положеній, установленныхъ изслѣдованіями: всѣ разъясненія, которыя я считалъ необходимымъ дать, содержатся въ изложеніи отдѣльныхъ случаевъ.

Литературныя данныя занимаютъ значительную часть книги, но избѣжать этого было невозможно, такъ какъ вопросъ о

прямомъ дѣленіи въ значительной степени заключается въ его исторіи. „Il a plus affaire à interpreter les interpretations, qu' à interpreter les choses“ (Montaigne. III, 13)—въ справедливости этого изреченія приходится убѣждаться на каждомъ шагѣ при изслѣдованіи прямого дѣленія. Недостаточно указать, что описаннаго авторомъ явленія не существуетъ, необходимо разъяснить, что могло ввести его въ заблужденіе, иначе отрицательный результатъ, полученный самымъ добросовѣстнымъ изслѣдованіемъ, можетъ производить впечатлѣніе голословнаго утвержденія.

Нерѣдко задача изслѣдованія усложняется тѣмъ, что вопросъ о прямомъ дѣленіи тѣсно переплетается съ другими вопросами, о значеніи и судьбѣ клѣтокъ, въ которыхъ оно происходитъ; разрѣшая первый вопросъ, нужно высказываться и о послѣднихъ (прямое дѣленіе въ сѣмянникахъ, кроветворныхъ органахъ, при регенерации). Это обстоятельство дѣлаетъ необходимымъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ подробное описаніе клѣтокъ и условий, при которыхъ проявляется ихъ дѣятельность, могущее показаться на первый взглядъ излишнимъ.

Разсматривая списокъ главнѣйшихъ случаевъ прямого дѣленія, помѣщенный во введеніи, нетрудно видѣть, какіе изъ нихъ остаются незатронутыми настоящими изслѣдованіями и должны служить предметомъ для будущихъ. Сюда относятся: прямое дѣленіе въ соединительной ткани, въ плацентѣ, въ молочной железѣ, въ парабластѣ и амебоцитахъ. По нѣкоторымъ изъ этихъ вопросовъ мною уже начаты изслѣдованія.

Настоящая работа произведена въ зоологическомъ кабинетѣ Московскаго Сельскохозяйственнаго Института. Считаю приятнымъ долгомъ выразить мою глубокую благодарность завѣдующему кабинетомъ профессору *Николаю Михайловичу Кулагину*, который, относясь крайне сочувственно къ моей работѣ, предоставлялъ въ мое распоряженіе всѣ средства, необходимыя для ея выполненія.

Приношу мою сердечную и глубокую благодарность профессору Императорскаго Московскаго Университета *Ивану Флоровичу Огнѣву*, подъ руководствомъ котораго я получилъ свое гистологическое образованіе и который много помогалъ мнѣ при выполненіи настоящей работы своими цѣнными ука-

заніями и совѣтами; нравственной поддержкѣ со стороны *Ивана Флоровича* я обязанъ многимъ.

Не могу не выразить также моей искренней благодарности прозектору Императорскаго Московскаго Университета *Михаилу Михайловичу Гарднеру*, помощнику прозектора *Владимиру Гавриловичу Рудневу* и моему бывшему товарищу приватъ-доценту *Владимиру Петровичу Постлову*. Прибѣгая часто къ ихъ помощи, я встрѣчалъ всегда полное содѣйствіе и такое дружеское участіе, котораго нельзя забыть.

Сентябрь 1904 г.

ВВЕДЕНИЕ:

Очеркъ исторіи прямого дѣленія.

1. Установленіе понятія о прямомъ дѣленіи.

До начала 70-хъ годовъ XIX столѣтія свѣдѣнія о дѣленіи кѣтокъ были крайне скудны, и число работъ, посвященныхъ этому вопросу, невелико. Большинство ученыхъ придерживалось простой схемы, разработанной Ремакомъ на основаніи изслѣдованій красныхъ тѣлецъ цыпленка въ первые дни насиживанія (1841 и 1858). Ремакъ описывалъ, что сначала дѣлится на двѣ части ядрышко, затѣмъ ядро получаетъ перерхватъ посерединѣ и перешнуровывается надвое, наконецъ, такимъ же точно путемъ, перешнуровывается кѣточное тѣло. Вполнѣ естественно было приписать руководящую роль въ этомъ процессѣ ядрышку, которое представляетъ изъ себя какъ бы центръ притяженія ядра (см. напр. Kölliker. Gewebelehre 3 Aufl. 1859).

1873 годъ, когда A. Schneider въ первый разъ описалъ сложныя явленія, въ дѣйствительности имѣющія мѣсто при дѣленіи, можетъ считаться началомъ новой эры въ цитологіи. Одна за другой стали появляться работы, посвященные дѣленію животныхъ и растительныхъ кѣтокъ, и къ 1879 году сложный процессъ „кариокинеза“ или „непрямого дѣленія“ былъ въ своихъ главныхъ чертахъ прочно установленъ. За это же время нѣкоторые ученые пришли къ необходимости различать *два вида* дѣленія: одинъ сложный новооткрытый каріокинезъ, другой болѣе простой и близкій къ прежней схемѣ Ремака. Такъ Eberth (76), описывая картины типичнаго каріокинеза въ эпителии роговицы и соединительной ткани, считалъ этотъ способъ дѣленія исключеніемъ; обыкновенно дѣленіе является болѣе простымъ (einfache Theilung). Van Beneden (76 и 81) указывалъ, что, кромѣ настоящаго дѣленія кѣтки „Division“, въ эктодермѣ кроличьихъ зародышей встрѣчается перешнурованіе ядра, „Fragmentation“, за которымъ дѣленія кѣточного тѣла не слѣдуетъ. Flemming (79), предложившій названіе „indirecte“ для дѣленія, сопровождающагося волокнистымъ метаморфозомъ ядра, противопоставляетъ ему „directe Theilung“: „Theilungen der Kerne, wie sie z. B. bei Amöben und farblosen Blutzellen vorkommen, kann man... directe Kernver-

механизм; если он действительно подтверждается, то регулярные расположения ядер в массе при делении действительно в какой-либо мере предвидены" (p. 425). В это время он сомневался еще в возможности таких случаев. Несколько лет спустя это сомнение исчезло; подводя в своей книге "Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung" (82), итоги пережитому блестящему периоду цитологии, Flemming писал: "Das Vorkommen directer Kerntheilung kann als feststehend angenommen werden" (p. 354). Здесь же он предлагает вместо "indirecte" и "directe Theilung" новые термины: "Mitoschisis" или "Mitosis" и "Holoschisis". Последний термин не удержался и был заменен самим же Flemming'ом названием "Amitose", получившим право гражданства в цитологии. *)

Подробное морфологическое определение amitosis дано Flemming'ом в 1891 году. Оно гласит:

Die Amitose diejenige Form der Zellen- und Kerntheilung, bei der eine Spindelbildung, eine Bildung von regelmässig geformten Chromosomen und eine Umlagerung dieser letzteren in bestimmter Form und Reihenfolge fehlt (91 a. p. 136).

Большинство ученых принимает это определение. Взгляды других исследователей, несогласных в этом отношении с Flemming'ом, далеко не так отчетливо формулированы; они будут приведены в дальнейшем изложении.

*) Из других синонимов прямого деления можно привести следующие: Kernzer-schneidung (O. Hertwig); "directe Fragmentierung" и "d. Segmentierung" (Arnold); "division acinétique", "scytostélose" (Carnoy). Английские авторы, следуя Klein'у, употребляют термин "cleavage".

2. Список случаев прямого деления, наблюдавшихся у Metazoa.

Для удобства пользования списком я расположил случаи по типам животных и органов, в которых наблюдалось прямое деление. В последней графе помечены краткие указания относительно вида деления и значения, которое ему приписывает автор; более подробные сведения о многих случаях будут приведены в дальнейшем изложении. На совершенно полную эту таблицу претендовать не может, так как указания на прямое деление разбросаны по всей гистологической литературе и иногда могут быть обнаружены только случайно. В список включены случаи прямого деления при заживлении ран и под влиянием внешних вредных воздействий, поскольку они рассматриваются в биологической литературе.

ПОЗВОНОЧНЫЯ.

Объект.	Животное.	Автор и год.	Примечания.
Эпителий кожи.	Тритонъ.	Klein, 79.	Упрощенный способ.
"	Саламандра.	Leydig, 85.	Дѣленіе ядра.
Поверхностный слой эпидермиса, отделяющийся при линькѣ.	Hyla arborea.	Schuberg, 93.	"
"	Bombinator igneus.	"	"
"	Лягушка.	Карповъ, 98.	"
Лейдиговскія клеткы.	Аксолотль.	Schuberg, 93.	"
Зернист. клеткы кожи.	Многа.	Loewenthal, 04.	"
Эпителий кожи, послѣ нанесенія раны.	Аксолотль.	Fraisse, 85.	Регенеративное дѣленіе.
"	Личинки тритона.	"	"
"	Головастики.	Balbani и Honne-guy, 96.	Регенерат. дѣленіе.
"	Ляч. саламандры.	Galleotti, 96.	"
"	Морская свинка.	L. Loeb, 98.	"
"	Человѣкъ.	Marchand, 01.	"
Эпителий языка.	Морская свинка.	Marchand, 01.	"
Кожныя железы.	Тритонъ.	Klein, 79.	Дѣленіе ядра.
Ядовитыя железы.	Саламандра.	Drasch, 92.	"
"	Тритонъ.	M. Heidenhain и Nicoglu, 93.	"
"Beckendrüse" клоаки.	Тритонъ.	M. Heidenhain, 90.	Дѣленіе гибнущихъ отъ хроматиниза ядеръ, почкованіе.
Эпителий желудка.	Аксолотль.	Карповъ, 99.	Дѣленіе ядра.
Эпителий Либеркюновыя желѣзы.	Морская свинка, человѣкъ.	Давидовъ, 87.	Превращеніе одного изъ ядеръ въ ядро лимфоидной клеткы.

Объектъ.	Животное.	Авторъ и годъ.	Примѣчанія.
Эпителій Либеркюновихъ железъ.	Человѣкъ.	Rüdingcr, 91.	Регенерат. дѣленіе.
" "	Кроликъ.	Чермакъ, 93.	Дѣл. ядра, дегенерация.
Bourgeois germinatifs кишечника.	Лич. саламандры.	Nicolas, 94.	Регенерат. дѣленіе.
Слюнные железы. Gl. infraorbitalis.	Собака.	Лавдовскій, 76, 88.	Регенерат. дѣленіе.
Parotis, submaxillaris.	Крыса.	Loewenthal, 94.	Дѣленіе ядра.
Поджелудочная железа.	Крыса.	Garnier, 99.	"
	Саламандра.	Eberth и К. Müller, 92.	"
Печень.	Человѣкъ.	Nauwerk, 93, 98.	Дѣленіе ядра.
"	Человѣкъ.	Grohmann, 94.	"
"	Человѣкъ.	Reinke, 98.	"
"	Бѣлая мышь.	Араповъ, 98.	"
Эпителій легкаго.	Тритонъ.	Legge, 87.	"
"	Лич. аксолотля.	Карповъ, 99.	"
Эпителій мочев. пузыря	Саламандра.	Flemming, 89.	Дѣл. тѣла. Патологической случай.
"	Мышь и другія млекопит.	Догель, 90.	Дѣленіе тѣла?
"	Бѣлая мышь.	Немиловъ, 03.	Дѣленіе ядра.
Эпителій мочев. пузыря (послѣ раздраженія).	Кроликъ.	Блязовъ, 84.	"
Эритроциты.	Carassius auratus.	Bizzozero и Torre, 83.	?
"	Рыбы, амфибии, рептиліи.	Knoll, 96.	Регенерат. дѣленіе.
Эритроциты (послѣ зараженія сибирской язвой.)	Лягушка, аксолотль.	Зильбербергъ, 01.	Регенерат. дѣл.
Лейкоциты крови.	Тритонъ.	Klein, 70.	In vivo.
"	Аксолотль.	Ranvier, 75.	In vivo.
"	Человѣкъ.	Renaut, 81.	In vivo.
"	Лягушка, аксолотль.	Лавдовскій, 84.	"Насильственное дѣленіе".
"	Лягушка.	Arnold, 87.	Дѣленіе ядра и тѣла in vivo (непрямое фрагментированіе).
Лейкоциты (блуждающія кѣтки).	Necturus.	Слауроль, 93.	Дѣл. тѣла, in vivo?
"	Саламандра.	Flemming 91 и раньше.	Дѣл. ядра.
"	Саламандра.	М. Heidenhain, 92.	"Direkte Zellentheilung" съ участіемъ веретена; два случая!
Лейкобласты костнаго мозга и селезенки.	Кроликъ, морская свинка, бѣлая мышь.	Arnold, 83, 84, 87.	Регенерат. дѣленіе (прямое и непрямое фрагментированіе, прямое сегментированіе).
Лейкобласты костнаго мозга.	Крыса.	Denys, 86.	Дѣленіе ядра (и тѣла?)

Объектъ.	Животное.	Авторъ и годъ.	Примѣчанія.
Лейкобласты различ. кровеносныхъ органовъ.	Тритонъ, саламандра, кроликъ.	Löwit, 83, 85.	Регенерат. дѣленіе (divisio per granula).
Лейкобласты лимфатич. краев. слои печени.	Саламандра.	Göppert, 91.	Дѣл. ядра (непрямое фрагментированіе).
"	Саламандра.	Немиловъ, 03.	Дѣленіе ядра.
Мегакарициты костнаго мозга, селезенки.	Кроликъ, морск. свинка, бѣл. мышь	Arnold, 83, 84, 88.	Образов. бѣлыхъ тѣлецъ (непрямое фрагментированіе).
"	Кроликъ.	Werner, 86.	Дѣл. на двое, ядра и тѣла.
"	Кроликъ, крыса.	Denys, 86.	Почкованіе, образ. бѣлыхъ тѣлецъ.
"	Зарод. кошки.	Howell, 91.	Дѣл. на двое, ядра и тѣла.
Мегакарициты зародышевой печени.	Баранъ.	Kuborn, 90.	Эндогенное образ. эритроцитовъ.
"	Кроликъ и др. млекопитающія.	Van der Stricht, 91, 92.	Дѣл. путемъ перешнурованія и образ. пластинокъ.
Мегакарициты костнаго мозга.	Кроликъ.	М. Heidenhain, 94.	id.
"	Собака.	Богдановъ, 99.	Дѣл. на двое, почкованіе (образ. эритроцитовъ).
Кѣтки соединительной ткани.	Морская свинка.	Поляковъ, 00.	Дѣл. съ участіемъ ядрышка
"	Бѣл. крыса.	Loewenthal, 03.	Регенерат. дѣл.
Пигментныя кѣтки кожи.	Рыбы (Sargus, Gobio, Alburnus etc.)	Zimmermann, 93.	Механич. дѣл. ядра.
Пигментныя кѣтки chorioidae.	Кошка.	Van der Stricht, 95.	Дѣл. съ участіемъ сферъ.
Хрипы.	Саламандра.	Leydig, 85.	"
"	Корова, лошадь, собака.	Hammar, 94.	Регенерат. дѣл.
"	Лягушка.	Meves, 95.	Дѣл. ядра.
Сесамовидная кость Ахиллова сухожилья.	Зарод. Torpedo.	Mingazzini, 89.	"
Поперечнополосатія мышцы.	Бѣлая крыса.	Morgurgo, 98.	"
"	Лич. аксолотля.	Карповъ, 99.	"
"	Свинья.	Solger, 91, 00.	"
Сердечная мышца.	Кроликъ.	Nauwerk, 90.	"
Поперечнопол. мышцы (при регенерации).	Plethodon.	Towle, 01.	"
Симпатич. ганглии.	Кроликъ.	Arolant, 96.	Дѣл. ядра.
Сперматогоніи.	Амфиби	La Valette St. George, 76, 78.	Регенерат. дѣл.

Объектъ.	Животное.	Авторъ и годъ.	Примѣчанія.
Сперматогонія.	Лягушка.	M. Nussbaum, 80.	Регенерат. дѣл. „maulbeerförmige Kerntheilung“.
„	Крыса.	Brown, 85.	Регенерат. дѣл.
„	Саламандра.	Meyes, 91.	Участіе сфермы; вѣрнотное дѣл. тѣла.
„	Саламандра.	Vom Rath, 94.	Дегенерат. характ.
„	Воробей.	Loisel, 00.	Регенерат. дѣл.
„	Крыса.	Regaud, 01.	Дѣленіе ядра, невыяснен. характ.
Сперматогоніи и сперматоциты.	Человѣкъ.	Bardeleben, 92.	Регенерат. дѣл.
Сперматоциты и сперматиды.	Собака.	Moore, 94.	Регенерат. дѣл.
Сперматоциты (?)	Человѣкъ.	Sappin Trouffy.	Регенерат. дѣл.
Сертолиевы кѣтки.	Млекопитающія.	Sanfelice, 90.	(Ядрышковое веретено).
„	Яперича.	Tollyesnicki, 94.	Дегенерат. характ.
„	Человѣкъ, быкъ.	Bardeleben, 97.	?
„	Морская свинка.	Bouin, 99.	(Участіе ядрышков. аппарата) повид. дегенерат. характ.
„	Крыса.	Regaud, 99, 00.	Регенерат. дѣл.
Интерстиціальныя кѣтки яичка.	Человѣкъ, быкъ.	Bardeleben, 97.	
„	Боровѣ.	Bouin и Ancel, 03.	Дѣл. ядра.
Эпителии epididymis.	Рептиліи, птицы, млекопитающія.	Henry, 00.	Дѣл. ядра.
„	Крыса.	Regaud, 01.	Регенерат. дѣл.
„Eikarseln“ Биддерова органа.	Жаба.	Кларре, 85.	Регенерат. „maulbeerförm. Kern.“
Яйцевыя кѣтки.	Млекопитающія.	Flemming, 85.	Дегенерат. распадъ.
„	Человѣкъ.	Stoeckel, 99.	Регенерат. дѣл.
Фолликулярный эпителий (при атрофії фолликула).	Аксолотль, саламандра.	Ruge, 90.	Иногда дѣл. тѣла, частью дегенерат. характ.
Детидуальныя кѣтки плаценты.	Морская свинка.	Paladino, 93.	Регенерат. дѣл.
„	Человѣкъ.	Leusden, 97.	Регенерат. дѣл.
Плазмодитрофобласть.	Грызуны.	Duval.	Регенерат. дѣл.
„	Кротъ.	Vernhout, 94.	„
Гликогеновыя кѣтки плаценты.	Кроликъ.	Максимовъ, 98.	Дѣл. ядра.
Гигантскія кѣтки Oviparientae.	Кроликъ.	Максимовъ, 98.	Дѣл. ядра и тѣла.
Эпителий молочной железы.	Собака, кроликъ, кошка.	Nissen, 86.	Регенерат. дѣл.
„	Морская свинка.	Michaelis, 98.	Дѣл. ядра.
„	Корова.	Sticker, 99.	Регенерат. дѣл.

Объектъ.	Животное.	Авторъ и годъ.	Примѣчанія.
Эпителий молочной железы.	Морская свинка, кроликъ.	Ottolenghi, 01.	Дѣл. ядра.
Бластомеры.	Leuciscus.	Рейнгардъ, 96.	Регенерат. съ участіемъ сфермы.
Бластомеры и парабласть.	Coregonus.	Рудневъ, 00.	Регенерат. съ участіемъ сфермы.
Парабласть.	Salmo, Esox и др. костистыя.	Ziegler, 87.	Дегенерат. дѣл.
„	„	„	„
Бластодерма.	Селахин. Кроликъ.	Эйсмондъ, 03. Van Beneden, 75, 80.	Регенерат. дѣл. Дѣл. ядра.
Бластодерма, намѣнен. выростъ веществъ (никотинъ, хлористый цинкъ).	Цыпленокъ.	Шимкевичъ, 01.	—
Зародышевыя оболочки.	Свинья.	Карповъ, 98.	Дѣл. ядра.
„	„	Гарднеръ, 98.	„
Различныя ткани.	Лич. саламандръ.	H. Rabl, 93.	Отдѣленіе побочныхъ ядеръ.
„	Лич. аксолотля.	Карповъ, 96.	„
Членистоногія.			
Всѣ кѣтки за исключ. сѣмянныхъ.	Branchipus и Artemia.	Claus, 86.	Регенерат. дѣл.
Субдермальныя кѣтки и др.	Ostracoda прѣсной воды.	Claus, 92.	Дѣл. ядра.
Книжечный эпителий.	Aphrophora spum. Isopoda.	Carnoy, 85.	Регенерат. дѣленіе.
„	Decapoda.	Frenzel, 85.	Регенерат. дѣленіе.
„	Insecta всѣ отряды.	Frenzel, 86.	„
„	Lamellicornia phlephaga.	Mingazzini, 89.	„
„	Eremobia, Aeschna.	Faussek, 87.	Регенерат. дѣленіе.
„	Ptychoptera cont. Diplopoda.	Van Gehuchten, 90. Visart, 95.	„
Слюнные железы.	Anilocera mediter.	Vom Rath, 90, 95.	Дѣл. ядра.
Среднекишечн. железа.	Carcinus, Idotea.	Frenzel, 91, 92.	Регенерат. дѣл. (nucleoläre Kernhalbiring).
„	Astacus fluvi.	Frenzel, 93.	Регенерат. дѣл.
„	Porcellio.	Vom Rath.	Дѣл. ядра (mit Kernplatte).
„	Astacus.	Карповъ, 99.	Дѣленіе ядра.
„	Euragurus.	Launo, 03.	Дѣл. ядра.
„	Halicyprida.	Claus, 91.	Дѣл. ядра.
Gland. epigastrica.	Bombyx mori.	Verson, 92.	Регенерат. дѣленіе.
Жировое тѣло.	Libellula и др. на съёмкыя.	Carnoy, 85.	„
„	Melolontha.	Карповъ, 98.	Дѣл. ядра.

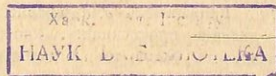
Объектъ.	Животное.	Авторъ и годъ.	Примѣчанія.
Амебоциты.	Astacus fluв.	Löwit, 91.	Регенерат. (per granula).
"	Decapoda.	Cuénот, 94.	Регенерат. дѣл.
"	Orthoptera.	Cuénот, 95.	Регенерат. дѣл.
Мальпигиёвы сосуды.	Aphrophora spum.	Carnoy, 85.	Регенерат. дѣл.
"	Dytiscus.	Platner, 89.	Регенерат. дѣл. (?)
"	Melolontha.	Карповъ, 98.	Дѣл. ядра.
Мышцы.	Paaz. Arthropoda.	Carnoy, 85.	„Caractère de vetusté“.
Зародышевый слой сѣмянника.	Astacus fluв.	Grobben, 78.	Регенерат. дѣленіе.
"	Decapoda.	Sabatier, 85, 93.	Регенерат. дѣленіе.
"	Isopoda.	Carnoy, 85.	"
"	Decapoda.	Gilson, 86.	"
Фолликулярныя кѣтки сѣмянные.	Astacus fluв.	Vom Rath, 91.	Дѣл. ядра.
Кѣтки Verson'a.	Bombyx mori.	Verson 89, 94.	Регенерат. дѣленіе.
"	Bombyx mori.	Toyama, 94.	Дѣл. ядра.
"	Bombyx mori.	Тихомировъ, 95.	Дѣл. ядра.
"	Bombyx mori, Phalaera, Gastropacha, Pieris etc.	Grünberg, 03.	Дѣл. ядра.
Яйцевой эпителий.	Periplaneta or.	Schenk, 82.	—
"	Gryllotalpa.	Carnoy, 85.	Регенерат. дѣл.
"	Blatta germ.	Wheeler, 89.	Дѣл. ядра.
Питательныя кѣтки и фолликул. эпителий.	Hemiptera.	Korschelt, 86.	—
Питательныя кѣтки и фолликул. эпителий.	Hemiptera.	Prouse, 95.	Регенерат. дѣл.
"	Hemiptera.	de Bruyne, 99.	Дѣл. ядра.
"	Hemiptera.	Gross, 00.	Дѣл. ядра.
Зародышев. оболочка.	Скорпионъ.	Blochmann, 85.	Дѣл. ядра.
"	Скорпионъ.	Johnson, 92.	Регенерат. дѣл.
Кѣтки брюшной пластинки.	Зародышъ Hydrophilus.	Carnoy, 85.	Регенерат. дѣл.

МОЛЛЮСКИ.

Различныя ткани.	Ancylus lacustris.	Leydig, 85.	—
Эпителий кожи.	Cymbulia peronii.	Solger, 97.	Дѣл. ядра.
Дыхательныя трубки.	Jannella Schaulins.	Plate, 98.	Регенерат. дѣл.
Зародышевыя карманы (въ жабрахъ).	Cyclas cornea.	Ziegler, 85.	Дѣленіе ядра.
Соединит. ткань (послѣ проникновенія перкарій).	Paludina vivipara.	Chatin, 98.	Регенерат. дѣл.
Амебоциты.	Paaz. моллюски.	Cattaneo, 89.	—
"	Lamellibranchiata.	Knoll, 93.	Регенерат. дѣл.
"	Ostrea.	Carazzi, 96.	Регенерат. дѣл.
Зародышевый слой сѣмянника.	Paludina vivipara.	Brunn, 84.	Регенерат. дѣл.

Объектъ.	Животное.	Авторъ и годъ.	Примѣчанія.
Зародышевый слой сѣмянника.	"	Auerbach, 94.	Регенерат. дѣл.
Кѣтки эктодермы и мезодермы (послѣ дѣйствія коффеина, бромистаго натра, сѣрнокислаго марганца).	Яйца Loligo.	Шимкевичъ, 00.	—
"	"	"	"
Черви.			
Кожа и лимфиски.	Echinorhynchus gen.	Hamann, 90.	Дѣленіе ядра.
Кишечный эпителий.	Strongylus gen.	Hamann, 90.	Дѣл. ядра.
"	Rhabdonema nigrovenosum.	Hoyer, 90.	Регенерат. дѣл.
"	Ophryotrocha puer.	Korschelt, 96.	Регенерат. дѣленіе.
Эпителий целома.	Gordius gen.	Vejdowski, 86.	"
Лимфоидныя кѣтки.	Oligochaeta.	Kückenthal, 85.	"
"	Oligochaeta.	Cuénот, 98.	"
Материнскія сѣмянные кѣтки.	Ascaris megaloc.	Van Beneden и Julien, 84.	"
"	Oxyuris ambigua.	Loewenthal, 89.	Регенерат. дѣл.
Сперматогоніи.	Tetrahymena melanosperh.	Bolles Lee, 86.	Регенерат. дѣл.
Кишечнополосѣтыя.			
Энтодерма плавательныхъ колоколовъ.	Siphonophorae.	Chun, 90.	Дѣленіе ядра. (Для увелич. поверхности).
Питательн. кѣтки сѣмянниковъ.	Aurelia aurita.	Aders, 03.	Регенерат. дѣл.

Прямое дѣленіе у игокожижъ и туникатъ, насколько мнѣ извѣстно, не служило предметомъ подробнаго изслѣдованія. Отдѣльныя указанія встрѣчаются (напр. относительно амебоцитовъ см. Knoll'я), но они слишкомъ неопредѣленны, кратки и сдѣланы мимоходомъ.



3. Смѣна возрѣній на сущность и значеніе прямого дѣленія за 25 лѣтъ (1879—1904).

Когда въ концѣ 70-хъ годовъ изслѣдованіе процесса дѣленія захватило самые различные органы и ткани, и вездѣ былъ находимъ типичный каріокинезъ, можно было сомнѣваться, дѣйствительно ли происходитъ гдѣ нб. прямое дѣленіе, и не зависятъ ли картины перешнурованія отъ несовершенствъ методики. Такое сомнѣніе, какъ я указывалъ, было у Flemming'a въ 79 году. Въ одной изъ работъ (79а) онъ старается доказать, что дву- и многоядерность еще не служитъ доказательствомъ прямого дѣленія, онѣ могутъ возникнуть и вслѣдствіе не доходящаго до конца каріокинеза.

Другіе авторы не относились такъ скептически къ этому вопросу и пытались тогда же, на основаніи имѣющагося матеріала, выяснить значеніе прямого дѣленія и его отношеніе къ каріокинезу. Такъ Klein въ томъ же 79 году, описывая прямое дѣленіе въ каждомъ эпителии тригона, высказываетъ мысли такого рода. Каріокинезъ въ эпителии происходитъ пока клѣтки молоды, пока онѣ не растратили энергіи, полученной отъ яичевой клѣтки, дѣлящейся всегда каріокинетически. Но у взрослыхъ многія клѣтки теряютъ эту способность и вынождаются въ способъ дѣленія, „lose this power and degenerate in the manner of division, becoming degraded into nuclei that multiply after the more plebeic manner of simple cleavage“ (р. 420). Такимъ способомъ природа сохраняетъ остатокъ энергіи.

Большее количество наблюденій надъ прямымъ дѣленіемъ ядеръ было сдѣлано первое время ботаниками, и у нихъ раньше гистологовъ обнаружился противорѣчіе во взглядахъ. Одинъ изъ первыхъ изслѣдователей прямого дѣленія Schmitz (79, 80) не находилъ возможнымъ проводить границы между прямымъ и непрямымъ дѣленіемъ, считая ихъ модификаціями одного и того же основного процесса; къ нему присоединился Johow (81). Другого мнѣнія держались Strasburger и Treub (80), считавшіе прямое дѣленіе признакомъ дезорганизациі ядра и видѣвшие въ немъ просто распаденіе на отдѣльные фрагменты, за которымъ не слѣдуетъ дѣленіе клѣточного тѣла. Впрочемъ первый изъ нихъ скоро измѣнилъ свои возрѣнія.

Дѣлая въ 1882 году обзоръ литературы по прямому дѣленію растительныхъ клѣтокъ, Strasburger привлекаетъ для сравненія данныя животной гистологии, способы дѣленія простѣйшихъ, хлорофильныхъ зеренъ и, обобщивъ все это, развиваетъ цѣлую теорію дѣленія. Прямое дѣленіе представляется ему *нераичнымъ и простѣйшимъ способомъ дѣленія* вообще (der ursprüngliche und einfachste Vorgang der Kerntheilung). Этотъ способъ сохранился въ полной неприкосновенности въ

дѣленіи хлорофильныхъ зеренъ, отчасти онъ выступаетъ въ томъ перешнурованіи клѣточного тѣла, которое наблюдается при каріокинезѣ животныхъ клѣтокъ. Такимъ образомъ, всѣ элементы, состоящіе изъ живой протоплазмы: клѣтка, ядро, хлорофильное зерно, способны размножаться путемъ простаго перешнурованія.

Между прямымъ и непрямымъ дѣленіемъ существуютъ постепенные переходы (Schmitz); они наблюдаются у низшихъ организмовъ. Существенная особенность каріокинеза и его отличіе отъ прямого дѣленія заключаются въ тѣсномъ смѣшеніи (Ineinandergreifen) процессовъ дѣленія ядра и тѣла. Такъ какъ въ прямомъ дѣленіи волокна цитоплазмы не принимаютъ участія, дѣленія клѣточного тѣла обычно не происходитъ, а образуются многоядерныя клѣтки (р. 580—1).

Гораздо сдержаннѣе отнесся къ вопросу Flemming (82). Когда онъ писалъ „Zellsubstanz etc.“, онъ имѣлъ подъ руками ту же литературу о прямомъ дѣленіи, что и Strasburger. (Изъ животной гистологии гл. обр. данныя Ranvier, la Valette St. George'a и Nussbaum'a). Flemming принужденъ былъ признать существованіе прямого дѣленія ядра и клѣтки, но разсужденіе о томъ, какое дѣленіе надо считать первичнымъ, какое вторичнымъ, является по его мнѣнію преждевременнымъ. Сначала необходимо собрать больше данныхъ, а главное, выяснитъ физиологическія условія амитоза.

Въ 1883 году появилась схема процессовъ дѣленія Arnold'a, выработанная имъ на основаніи изслѣдованія лимфатическихъ тѣлецъ и гигантскихъ клѣтокъ. Онъ принялъ за основу классификаціи величину продуктовъ дѣленія и ихъ взаимное отношеніе, а затѣмъ уже, во вторую очередь, измѣненія хроматиноваго остова. Существуютъ два основныя вида дѣленія: 1) *Segmentirung*—„расщепленіе ядеръ въ экваторіальной или сегментальной плоскостяхъ на 2 или нѣсколько почти равныхъ частей“; 2) *Fragmentirung*—„перешнурованіе ядра на двѣ или нѣсколько равныхъ, чаще неравныхъ части, которыя не отграничиваются другъ отъ друга правильными плоскостями дѣленія“. Тотъ и другой видъ распадается на 2 подвѣда: *прямое* сегментированіе или фрагментированіе—безъ прироста и перераспределенія хроматина, и *непрямое*, сопровождающееся его приростомъ и перераспределеніемъ. Въ этой схемѣ каріокинезъ фигурировалъ подъ названіемъ непрямого сегментированія, обычное прямое дѣленіе подходило подъ категоріи прямого сегментированія и фрагментированія; новымъ являлось понятіе о непрямомъ фрагментированіи, процессѣ, имѣющемъ нѣкоторыя общія черты съ каріокинезомъ.

Въ послѣдующихъ работахъ (до 88 г.), посвященныхъ также дѣленію бѣлыхъ тѣлецъ и гигантскихъ клѣтокъ, Arnold нѣсколько измѣняетъ и дополняетъ подробности, оставляя нетронутымъ остовъ своей классификаціи. Онъ указываетъ на существованіе особенныхъ формъ дѣленія, трудно подводимыхъ подъ установленныя имъ категоріи и образующихъ какъ бы переходы между ними; въ его глазахъ рѣзкой гра-

ницы между отдельными видами дѣления не существовало, они могли проявляться рядомъ другъ съ другомъ и одинаково служить для нормального замѣненія тканей.

Схема Arnold'a привлекла общее вниманіе; ниже будетъ изложена судьба фактическихъ данныхъ, на которыхъ она была построена; прибавлю только, что и въ настоящее время она не утратила значения, такъ какъ, будучи сама не особенно ясной, позволяетъ находить мѣсто для всякаго рода сомнительныхъ и неясныхъ картинъ дѣления.

Гораздо меньшій успѣхъ имѣла попытка Löwit'a (83—85), работавшаго надъ образованіемъ бѣлыхъ тѣлецъ, установить особую форму прямого дѣленія „divisio per granula“, связующаго амитозъ съ митозомъ. Löwit построилъ на этомъ дѣленіи различіе между клѣтками — родоначальниками бѣлыхъ тѣлецъ (лейкобластами), дѣляющимися исключительно прямымъ путемъ, и эритробластами, размножающимися путемъ митоза. Вскорѣ было доказано (Flemming'омъ и др.), что лейкобласты также дѣлятся каріокинетически, и о „divisio per granula“ никто уже не поднималъ рѣчи кромѣ автора.

Въ 1885 году Carnoy опубликовалъ свое классическое изслѣдованіе „Cytodièrese chez les Arthropodes“, въ которомъ онъ выступилъ принципиальнымъ противникомъ Flemming'a. Въ то время, какъ знаменитый нѣмецкій цитологъ ставилъ себѣ задачей путемъ самаго подробнаго, „интенсивнаго“, изслѣдованія немногихъ объектовъ составить опредѣленную общія нормы каріокинеза, Carnoy, изучая громадное число представителей насѣкомыхъ, пауковъ, многоножекъ и ракообразныхъ, старался охватить все разнообразіе формъ, наблюдающихся при дѣленіи. „Vouloir enchaîner la nature à nos formules—писать онъ—c'est oublier qu'elle arrive à ses fins par les moyens les plus variés et parfois les plus disparates, moyens, qui nous sont encore en partie inconnus. Surprendre ces moyens, les enregistrer, les analyser telle est donc la tache principale de l'observateur à l'heure présente“. (р. 339).

Наряду съ описаніемъ обычнаго каріокинеза и его различныхъ вариантовъ (напр. каріокинеза съ сохраненіемъ ядерной оболочки), Carnoy приводитъ длинный рядъ случаевъ прямого дѣленія, какъ у взрослыхъ членистоногихъ (оболочка яичника, кишечный эпителий, мальпигіевы сосуды, жировое тѣло, сѣмянники, мышцы), такъ и у зародышей на раннихъ стадіяхъ развитія. Результаты изслѣдованій выражены имъ въ слѣдующихъ положеніяхъ.

1. У членистоногихъ должно быть признано существованіе прямого или акинетического дѣленія, какъ для ядра, такъ и для протоплазмы. 2. Этотъ способъ размноженія констатируется въ самыхъ различныхъ тканяхъ, молодыхъ и взрослыхъ. 3. Онъ обнаруживается зачастую всѣ признаки нормального процесса. 4. Дѣленіе тѣла совершается при немъ то путемъ перешнурованія, то путемъ образованія клѣточной пластинки, какъ у растений. 5. Въ сѣмянникахъ прямое дѣленіе можетъ идти рука объ руку и чередоваться съ непрямымъ дѣленіемъ.

Процессъ дѣленія ядра вообще Carnoy называетъ „caryodièrese“. Онъ заключаетъ въ себѣ „caryocinèse“ и „caryosténose ou division acinétiq.“. Каріокинезъ въ свою очередь распадается на „c. totale ou parfaite“ и „partielle ou imparfaite ou intérieure“ (съ сохраненіемъ ядерной оболочки). „La caryocinèse totale représente le point le plus élevé de la caryodièrese; la caryosténose le degré inférieur. Entre ces deux formes extrêmes viennent s'échelonner une foule de caryocinèses incomplètes, qui les relient sans transition brusque“ (р. 410). Таковъ былъ его окончательный выводъ.

Waldeyer (88), дѣлая сводку литературы о дѣленіи, вновь ставитъ вопросъ: существуютъ ли двѣ различныхъ формы дѣленія ядра или только одна, основная, проявляющаяся въ различныхъ видахъ: „Ich muss gestehen—отвѣчаетъ онъ—dass ich... mich nicht von dem Gedanke losmachen kann, dass die Kerntheilung ein einheitlicher Vorgang sei mit der einfachen Remak'schen amitotischen Theilung als Grundform“ (р. 45). Въ прямомъ дѣленіи слѣдуетъ видѣть основную форму, выступающую на сцену, когда ядра бѣдны хроматиномъ, или когда не требуется точнаго раздѣленія хроматина. Разъ необходимо послѣднее, появляется митозъ. Такое возрѣніе выработалось у Waldeyer'a подъ влияніемъ работы о простѣйшихъ и данныхъ Arnold'a.

До сихъ поръ громче другихъ раздавались голоса ученыхъ, стоящихъ за равноправность амитоза и митоза. Strasburger, Arnold, Carnoy и Waldeyer смотрѣли на прямое дѣленіе въ общемъ болѣе или менѣе одинаково: они признавали въ немъ,—по крайней мѣрѣ въ известныхъ случаяхъ,—форму нормальнаго размноженія клѣтки, только болѣе простую или первичную; Flemming пока еще воздерживался отъ рѣшительнаго сужденія. Между тѣмъ начали появляться взгляды на амитозъ совершенно иного характера.

Н. Е. Ziegler, изслѣдуя въ 1887 году образованіе крови у костистыхъ, описываетъ, что ядра перлюста дѣлятся въ время дробленія каріокинетически, а впоследствии даютъ картины прямого дѣленія—особенность, отмѣченная и прежними изслѣдователями. Онъ видитъ въ этомъ явленіи симптомъ *degeneratio*: ядро можетъ еще исполнять физиологическое назначеніе, всасывать желтокъ, по началу нормальнымъ клѣткамъ дать не можетъ. Отмѣняя попутно подобныя явленія, описанныя раньше въ другихъ органахъ (Korschelt—яичники клоповъ; Blochmann—эмбриональная оболочка скорпіона; Н. Е. Ziegler—эмбриональные карманы у *Cyclas*; Johow ядра *Charae*) Ziegler предлагаетъ называть ихъ общимъ именемъ „Fragmentation“, (amöbiforme и morulaforme Fr.). Фрагментация наступаетъ въ клѣткѣ при ея спеціализаціи, когда она начинаетъ выполнять опредѣленныя функціи: сецернировать, всасывать; ядра при этомъ дегенерируютъ, что надо понимать въ смыслѣ неспособности къ нормальному размноженію, физиологически они могутъ функціонировать долго. Это возрѣніе, воскрешающее забытые взгляды Strasburger'a и Treub'a, въ 80-хъ годахъ не обратило на себя особаго

внимания, но оно содержало въ зародышѣ послѣдующую теорію того же автора.

Въ 1890 году Chun, извѣстный зоологъ, не принимавшій, ни прежде, ни послѣ, участія въ специально цитологическихъ работахъ, высказалъ свое мнѣніе объ амитозѣ. Поводомъ послужило изслѣдованіе эндотермы плавательныхъ колоколовъ у сифонофоръ, гдѣ наблюдаются различныя неправильныя перешнурованія ядеръ. По мнѣнію Chun'a задача прямого дѣленія сводится къ *увеличенію числа ядеръ въ клѣткѣ*, что, увеличивая ядерную поверхность, повышаетъ вегетативную способность клѣтки. Мысль Chun'a получила широкую извѣстность, и вносѣдствіи ее цитировали съ сочувствіемъ не одинъ разъ.

1891 годъ былъ самымъ выдающимся въ исторіи амитоza. Къ этому времени фактическаго матеріала накопилось довольно много; взгляды ученыхъ на роль прямого дѣленія могли сложиться и получить определенную формулировку. Тѣ, противорѣчащія другъ другу направленія, которыя ясно обозначились въ 1891 году, существуютъ въ общихъ чертахъ и понынѣ.

Первымъ высказался Flemming (91). Доказывая, что нормальное фizioлогическое новообразование лейкоцитовъ происходитъ путемъ митоза, онъ писалъ: „...ist der Gedanke nicht abzuweisen, dass die amitotische Theilung bei Protozoen und bei einigen Metazoenformen noch vielfach in generativer Wirksamkeit, diese bei den übrigen und speciell bei Winbeltieren und höheren Pflanzen verloren hat, dass sie sich hier in der Norm nur noch in der von Chun vertretenen Bedeutung (Erzeugung vielkerniger Zellen) geltend macht, sonst aber nur entweder unter pathologischen Bedingungen, oder doch als ein Vorgang auftritt, der kein keimfähiges Zellenmaterial mehr liefert. Es wurde dies auch mit der Auffassung Waldeyer's, nach welcher wir in der amitotischen Theilung die Grundform zu erblicken haben in physiologischem Sinne sehr wohl vereinbar sein“ (p. 295). Далѣе Flemming осторожно добавляетъ: „indem ich diese Hypothese hinstelle... möchte ich mich keineswegs als ihr Vertreter aufthun, sondern bis auf weiteres ganz neutral bleiben“.

Въ высказанномъ положеніи рѣшительнымъ было только одно отрицаніе регенеративнаго значенія амитоza у позвоночныхъ, и то въ смыслѣ производства „keimfähiges Zellenmaterial“; т.-е. отрицаніе способности раздѣлившихся прамымъ путемъ клѣтокъ еще разъ дѣлиться и замѣнять другія клѣтки. Объ амитозѣ беспозвоночныхъ давалась полная возможность предполагать что угодно, не погрѣшая противъ гипотезы, такъ какъ Flemming не выяснялъ, какія группы принадлежать къ „einigen Metazoenformen“ и какія относятся къ „übrigen“.

Вскорѣ послѣ появленія въ свѣтъ работы Flemming'a Н. Е. Ziegler (91) помѣстивъ въ Biologisches Centralblatt статью общаго характера, о біологическомъ значеніи амитоza. Придавая важное значеніе только что высказаннымъ взглядамъ Flemming'a, Ziegler считаетъ возможнымъ идти далѣе: то, что Flemming утверждалъ относительно

позвоночныхъ, приложимо ко всѣмъ животнымъ вообще. Разбирая большинство извѣстныхъ случаевъ прямого дѣленія и опираясь на свои личныя наблюденія и наблюденія vom Rath'a, Ziegler устанавливаетъ рядъ положеній объ амитозѣ:

„(dass) die amitotische Kernteilung stets das Ende der Reihe der Theilungen andeutet“. За амитозомъ слѣдуетъ ограниченное число дѣленій или клѣтка не дѣлится вовсе (p. 374).

„(dass) Kerne, welche durch amitotische Theilung entstanden sind, sich niemals wieder „durch Mitose teilen“, inwiefern verliert sich всякій смыслъ митоза (ib).

„(dass) der amitotischen Kernteilung in der Regel die Zelltheilung nicht nachfolgt“ (p. 375).

„(dass) die Kerne, welche sich amitotisch teilen stets durch besondere Grösse ausgezeichnet sind“ (ib).

„(dass) die amitotische Kernteilung (vorzugsweise, vielleicht ausschliesslich) bei solchen Kernen vorkommt, welche einem ungewöhnlich intensiven Secretions- oder Assimilationsprocess vorstehen“ (p. 376).

„Die amitotische Kernteilung erscheint bei den Metazoen stets als sekundär erworben“ (p. 385). Это положеніе направлено противъ Waldeyer'a.

И Protozoa по Ziegler'y не составляютъ исключенія, какъ думали всѣ прежніе теоретики амитоza: прямое дѣленіе наблюдается только въ micronucleus инфузорій, наряду съ нимъ происходитъ непрямое дѣленіе macronucleus'a, и только тогда дѣлится клѣтка. У Protozoa амитозъ также не является первичной формой дѣленія, а вторичной, приобретенной позднѣе.

Положенія Ziegler'a вызвали рядъ возраженій со стороны защитниковъ регенеративнаго значенія амитоza. Въ томъ же 11 томѣ Biologisches Centralblatt одна за другой появляются статьи Löwit'a (91), Verson'a (91) и Frenzel'a (91). Löwit и Frenzel давно уже работали надъ амитозомъ, Verson намель случай, какъ ему казалось, совершенно ниспровергающій теорію Ziegler'a (прямое дѣленіе въ сѣмянникахъ шелкоvidaго червя; см. ниже).

Löwit, защищая регенеративный характеръ прямого дѣленія амeboцитовъ рака, считаетъ необходимымъ различать два вида амитоza: регенеративный и дегенеративный. Только послѣдній имѣетъ отношеніе къ секретіи и ассимиляціи и является иногда признакомъ близкой смерти клѣтки, первый служитъ всецѣло для новообразованія клѣтокъ.

Frenzel, основываясь на своихъ работахъ о регенерации кишечнаго эпителия насѣкомыхъ и ракообразныхъ, опровергаетъ положенія Ziegler'a о секреторномъ характерѣ клѣтокъ, дѣлящихся амитотически, о необходимости для этого процесса величинѣ ядеръ и объ отсутствіи дѣленія клѣточного тѣла. „Alles in Allem genommen, vermag ich in der amitotischen Kernteilung nicht einzig und allein eine Kernvermehrung, sondern ebensowohl auch eine wahre Zellvermehrung zu erblicken“

(р. 565). В другой статьѣ (91а) онъ описываетъ особую форму дѣленія въ среднекишечной железѣ ракообразныхъ: „*nucleoläre Kernhabitung*“, которая является „weniger direkt als eine Kernfragmentation und weniger indirekt als eine Mitose“ (р. 704).

Такимъ образомъ и Frenzel признавалъ переходныя формы, связывающія два основныхъ способа дѣленія.

На всѣ эти возраженія появилась отвѣтная статья Ziegler'a, написанная въ сотрудничествѣ съ vom Rath'омъ (91). Здѣсь не мѣсто излагать фактическую сторону работы, заключающую въ себѣ основательную критику данныхъ Frenzel'a, Verson'a и Löwit'a; я укажу только на общія положенія. Что касается вопроса о регенерациі, т. е. о нормальномъ физиологическомъ замѣщеніи кѣлѣтокъ, авторы устанавливаютъ два положенія: 1) Регенерация идетъ насчетъ молодыхъ, наименѣ дифференцированныхъ, кѣлѣтокъ; 2) совершается всегда путемъ митозовъ. Во многихъ органахъ имѣются „*Regenerationsherde*“, между прочимъ въ кишечникѣ наѣскомыхъ и среднекишечной железѣ ракообразныхъ; очаги регенерациі содержатъ всегда большое количество каріокинетическихъ фигуръ.

Относительно амитоза повторяются прежнія утвержденія Ziegler'a съ нѣкоторыми добавленіями и разъясненіями, напр. что амитозъ протекаетъ медленнѣе митоза, что дѣленіе кѣлѣтки вслѣдъ за прямымъ дѣленіемъ ядра вышадаетъ, но не всегда. Въ заключеніе авторы приходятъ къ необходимости различать отдѣльные виды амитоза. „*Wir wollen aber nicht behaupten, dass alle Fälle in morphologischer Hinsicht gleichartig sind. Nicht in allen Fällen, welche amitotische Kernteilung bezeichnet wurden, ist der Vorgang phylogenetisch aus der Mitose hervorgegangen und folglich einer wirklichen Kernteilung homolog.* In manchen Fällen liegt nur eine zur Abschnürung von Teilstücken führende Verzweigung des Kerns, in manchen Fällen lediglich ein Zerfall des Kerns vor“ (р. 757).

Я обращаю вниманіе на подчеркнутую мною фразу, которая ясно показываетъ, что Ziegler и vom Rath смотрѣли на амитозъ какъ на особый видъ дѣленія и не считали его цѣльнымъ дегенеративнымъ или вегетативнымъ явленіемъ, какъ иногда излагаютъ ихъ теорію.

Подводя итоги обозначившимся въ 1891 году разногласіямъ по вопросу о прямомъ дѣленіи, становится яснымъ, что спорнымъ являлся, собственно говоря, одинъ пунктъ: могутъ ли продукты прямого дѣленія въ нѣкоторомъ, ограниченномъ числѣ случаевъ, являться совершенно нормальными, жизнеспособными и способными къ митозу кѣлѣтками. Flemming и другіе отвѣчали на это утвердительно, Ziegler и vom Rath отрицали. Филогенетическая связь амитоза съ митозомъ признавалась всѣми теоретиками, опять таки въ извѣстныхъ случаяхъ, причемъ Flemming по слѣдамъ Waldeyer'a и Strasburger'a склонялся къ мнѣнію о первичномъ происхожденіи амитоза, тогда какъ Ziegler и vom Rath считали его вторичнымъ, филогенетически болѣе новымъ явленіемъ. Точно также

признавались всѣми связъ нѣкоторыхъ случаевъ прямого дѣленія съ вегетативными процессами и даже дегенерацией.

Первую половину 90-хъ годовъ продолжаютъ дебатироваться тѣ же вопросы.

Изъ теоретическихъ воззрѣній на сущность амитоза слѣдуетъ отмѣтить высказанное Johnson'омъ (92) предположеніе, что амитозъ и митозъ два различныя, независимо другъ отъ друга возникшія, процессы. Теперь всѣ „возможныя предположенія о генезисѣ амитоза были исчерпаны.

Дѣлая въ 1893 году сводку всѣхъ данныхъ о прямомъ дѣленіи, Flemming заявляетъ, что онъ остается при прежнемъ мнѣніи; онъ отмѣчаетъ согласіе воззрѣній Ziegler'a и vom Rath'a со своими въ главныхъ пунктахъ, но не можетъ согласиться съ мнѣніемъ, что амитозъ стоитъ въ концѣ ряда дѣлений и ссылается по этому поводу на данныя Meves'a о прямомъ дѣленіи сперматогоній.

Для характеристики положенія, занятаго Flemming'омъ въ вопросѣ о прямомъ дѣленіи и тѣхъ разъясненій, какія ему приходилось давать, я приведу полемику между нимъ и Paladino. Paladino (93) описалъ прямое дѣленіе въ денцидуальныхъ кѣлѣткахъ плаценты у морской свишки, причемъ за дѣленіемъ ядра слѣдуетъ дѣленіе кѣлѣточного тѣла. Описанный имъ случай Paladino считаетъ примѣромъ несомнѣнно физиологическаго, не дегенеративнаго амитоза, существованіе котораго у позвоночныхъ отрицалъ Flemming.

Реферируя работу Paladino, Flemming (94) отмѣчаетъ, что итальянскій ученый невѣрно понялъ его мысль: говоря объ отсутствіи регенеративнаго характера амитоза у позвоночныхъ, онъ разумѣлъ, что амитозъ не производитъ „*dauernd keimfähiges Zellenmaterial, wirkt also nicht für die Produktion dauernder Gewebe*“. Назвать его, „нефизиологическимъ“ процессомъ нельзя „*aber einen physiologischen Gewebersatz kann man dies nicht nennen*“. Въ тѣхъ случаяхъ, когда за дѣленіемъ ядра слѣдуетъ дѣленіе тѣла (эмбрион. оболочки, мочевой пузырь) дѣло идетъ о тканяхъ, имѣющихъ временное существованіе „*exquisit hinfällige Gewebe*“, то же самое относится и къ денцидуальнымъ кѣлѣткамъ, которыя не образуютъ „*ein dauerndes Gewebe*“ (р. 128—9).

Paladino не удовлетворился этимъ объясненіемъ и въ *Anatomischer Anzeiger* за 1895 годъ появился его отвѣтъ Flemming'у. Paladino (95) указываетъ, что въ рефератѣ Flemming не воспроизвелъ конца своего положенія, который гласитъ, что амитозъ у позвоночныхъ „*ein Vorgang der nicht mehr zur physiologischen Neulieferung und Vermehrung der Zellen führt, sondern wo er vorkommt, entweder eine Entartung oder Aberration darstellt, oder vielleicht in manchen Fällen durch Vergrößerung der Kernperipherie dem cellulären Stoffwechsel zu dienen hat*“. Последняя фраза указывала, что Paladino правильно понималъ прежнія воззрѣнія Flemming'a. За этимъ отвѣтомъ послѣдовалъ отвѣтъ Flemming'a (95), затѣмъ снова замѣтка Paladino (95а) и заключитель-

ная замѣтка Flemming'a (95a). Каждый изъ спорящихъ старался отстоять свое мнѣніе, причемъ Flemming указываетъ, что въ плацентѣ не доказано отсутствіе каріокинеза, а потому амитозъ тамъ можетъ разыгрываться въ клѣткахъ, которыя „einen aberrirenden Weg eingeschlagen haben“.

Въ концѣ концовъ Flemming (95) все-таки сдѣлалъ уступку: онъ призналъ, что, быть можетъ, его воззрѣнія не были сформулированы достаточно ясно.

Frenzel въ первой половинѣ 90-хъ годовъ продолжалъ отстаивать регенеративное значеніе амитоза, нѣсколько измѣнивши свои взгляды. Не отрицая существованія каріокинеза въ среднекишечной железнѣ, онъ отнесилъ на его счетъ *ростъ* органа, тогда какъ *замѣщеніе* погибающихъ при секреціи клѣтокъ приписывалъ исключительно прямому дѣленію. Это была послѣдняя фаза въ развитіи теоретическихъ воззрѣній Frenzel'a; судьба его фактическихъ данныхъ будетъ паложена въ другомъ мѣстѣ.

Послѣ 1891 года Ziegler больше уже не писалъ объ амитозѣ, его дѣло продолжалъ vom Rath (91—95). Онъ изслѣдовалъ самые различные случаи амитоза (сѣмянники рака и саламандры, яичники, железистыя клѣтки ракообразныхъ и т. д.) и съ необыкновенной энергіей пропагандировалъ взгляды, выработанные имъ сообща съ Ziegler'омъ. Въ его большихъ статьяхъ встрѣчается подробная, подчасъ страстная, критика всѣхъ случаевъ амитоза, описанныхъ за истекшій періодъ; собственные взгляды формулируются рѣзко, приобрѣтаютъ какой-то догматическій, безусловный характеръ. Vom Rath часто подчеркиваетъ дегенеративный характеръ прямого дѣленія и склоняется къ мысли, что между митозомъ и амитозомъ не существуетъ генетической связи. Предположеніе Ziegler'a о малой вѣроятности митоза послѣ амитоза считается vom Rath'омъ совершенно доказаннымъ: „Alle Zellen, welche einmal amitotische Kernteilung erfahren haben, können sich unter keiner Bedingung mehr mitotisch theilen, sie gehen vielmehr einen sicheren Untergang entgegen“ (94, p. 145). vom Rath описалъ также особый видъ прямого дѣленія „mit Kernplatte“ и изслѣдовалъ отношеніе центросомъ и сферъ къ амитозу, придя къ результатамъ отрицательнаго характера. Этому прекращенію изслѣдователю принадлежитъ по праву одно изъ первыхъ мѣстъ въ исторіи амитоза.

Послѣднее десятилѣтіе (1894 — 1904) не принесло какихъ-либо новыхъ теоретическихъ воззрѣній на сущность и значеніе прямого дѣленія: очевидно, высказано почти все, что можно, и изслѣдователямъ остается примыкать къ тому или иному лагерю. Пересматривая списокъ случаевъ прямого дѣленія, читатель найдетъ въ немъ краткія указанія, какъ понимали авторы значеніе отдѣльныхъ случаевъ; я укажу только въ общемъ на теченія, проявившіяся за послѣднее время.

Прежде всего появляются попытки измѣнить *пріемы* и *способы доказательствъ* общихъ положеній о прямомъ дѣленіи.

Въ своихъ изслѣдованіяхъ я (96—99) сдѣлалъ попытку поставить нѣсколько иначе самый вопросъ объ амитозѣ. Излагая существующіе взгляды на значеніе этого процесса, я писалъ: „Нѣтъ никакого сомнѣнія, что подобная постановка вопроса о прямомъ дѣленіи воплнѣтъ закона и правильна, но она въ то же время не захватываетъ явленія цѣлкомъ, а только одну его сторону, и притомъ сложнѣйшую. *Зачѣмъ* существуетъ амитозъ, каково его *значеніе въ жизни организма*—вотъ, что старались главнымъ образомъ выяснить; но существовать и другой вопросъ, не менѣе важный и законный: *почему* ядро или клѣтка дѣлятся прямымъ путемъ, какія силы заставляютъ его дѣлиться, — другими словами *механика амитоза* и его *значеніе въ жизни клѣтки*“... „отъ такой постановки вопроса и другой вопросъ о значеніи прямого дѣленія въ жизни организма можетъ лишь выиграть“ (98, p. 3—4).

Изслѣдованіе отдѣльныхъ случаевъ прямого дѣленія давало мнѣ надежду объяснить ихъ физикомеханическимъ путемъ, исходя изъ физическихъ свойствъ ядра и механическихъ условій, при которыхъ совершается функція ткаей и органовъ. Но тогда вопросъ о регенеративномъ значеніи амитоза отпадалъ самъ собой, прямое дѣленіе являлось процессомъ сопутствующимъ, такъ сказать, побочнымъ продуктомъ жизнедѣятельности органа.

Мои работы, напечатанныя на русскомъ языкѣ, прошли малозамѣченными. Въ настоящее время я не могу считать сдѣланныя мной попытки объяснить прямое дѣленіе за воплнѣтъ удачными; да въ нѣкоторыхъ изъ разобранныхъ мною случаевъ, вѣроятно, нѣтъ никакого амитоза. Но постановку вопроса и общія мысли я считаю вѣрными: о нихъ будетъ рѣчь впереди.

Для выясненія генетическихъ отношеній между митозомъ и амитозомъ Рудневъ (00) воспользовался переходными формами между обоими процессами, наблюдающимися у позвоночныхъ: когда ядро дѣлится, не подвергаясь волокнистому метаморфозу, но съ участіемъ ахроматинной фигуры и центросомъ. Случаи этого рода были до тѣхъ поръ единичными (лейкоциты саламандры, M. Heidenhain; chorioidea котенка, v. d. Stricht), Рейнгардтъ (96) и Рудневъ подробно изслѣдовали blastomeres костистыхъ и нашли въ нихъ несомнѣнные признаки амитоза, причемъ по Рудневу амитозъ замѣчается только на раннихъ стадіяхъ дробленія и затѣмъ переходитъ въ митозъ. Проводя параллель между онтогенезомъ клѣтки и ея вѣроятнымъ филогенезомъ, Рудневъ предполагаетъ, „что прямое дѣленіе есть явленіе палингенетическое, предшествовавшее въ гезисѣ клѣтки непрямому“, т.-е. примыкаетъ къ взглядамъ Strasburger'a и Waldeyer'a.

Крупнымъ событіемъ въ исторіи прямого дѣленія за послѣднее время являются работы по „экспериментальному амитозу“; на нихъ основываютъ новыя доказательства регенеративнаго значенія этого процесса. Работы эти можно раздѣлить на двѣ категоріи. Къ первой относятся наблюденія Balbiani и Henneguy (96) и другихъ объ уча-

сти прямого дѣленія въ регенераціи эпителия послѣ нанесенія раны; они восстанавливаютъ старое ученіе, защищавшееся Fraisse (85) и, казалось, совершенно опровергнутое. Другого рода данныя получены дѣйствіемъ на дѣлящаяся кѣтки различныхъ агентовъ. Näcker (98), дѣйствуя на яйца циклопа эфиромъ, переводилъ каріокинезъ въ прямое дѣленіе, и нормальное развитіе не нарушалось. Nathanson (98,00) работалъ надъ спирогирой, у которой Герасимовъ еще въ 1892 году вызывалъ прямое дѣленіе путемъ охлажденія; подъ влияніемъ эфира ядро спирогиры дѣлилось амитотически, а по минованіи дѣйствія снова было способно къ митозу. Wasielewsky (02) примѣнялъ съ такимъ же успѣхомъ и результатами хлоралъ-гидратъ на корешкахъ *Viciae Fabaе*. Факты этого рода какъ бы воочию убѣждаютъ въ полной равнозначности митоза и амитоза, въ способности ихъ замѣщать другъ друга; теоретическіе выводы напрашиваются сами собой. „Zum mindestens kann man sagen, dass das Vorurtheil, welches vielfach den Bemühungen entgegengebracht wurde, die physiologische Gleichwerthigkeit von Mitose und Amitose zu beweisen, durchaus unbegründet war“ (Nathanson 00, p. 75—6). А Wasielewsky рисуетъ картину анестезіи, подъ дѣйствіемъ которой въ кѣткѣ исчезаютъ недавно приобретенныя черты и пробуждаются древнія, глубоко спящія; повинувшись этому, кѣтка дѣлится такъ, какъ дѣлились ея отдаленные прародичи.

Немало работниковъ продолжаютъ идти и обычнымъ путемъ, — наблюдая нормальныхъ кѣтокъ и истолкованія видѣнныхъ явленій. Одни изъ нихъ (напр. Bruyne, Gross, Henry, Grünberg) примыкаютъ къ воззрѣніямъ Ziegler'a и vom Rath'a, — другіе стоятъ за регенеративный амитозъ. Особенно усиленно работаютъ въ этомъ направленіи новѣйшіе французскіе гистологи Regaud, Loisel. Ихъ изслѣдованія о прямомъ дѣленіи сперматогоній замыкаютъ длинный рядъ работъ (la Valette st. George; M. Nussbaum, Grobben, Sabatier, Carnoy, Gilson, Brunn, Auerbach), съ конца 70-хъ годовъ доказывающихъ, что прямое дѣленіе лежитъ въ началѣ сперматогенеза и что, слѣдовательно, точное раздѣленіе хроматина не играетъ никакой роли въ наследственности.

Изъ работъ, посвященныхъ выясненію тонкой стороны процесса прямого дѣленія, нельзя не отмѣтить оригинальной работы Полякова (01). По мысли этого изслѣдователя руководящую роль въ процессахъ размноженія кѣтокъ беретъ на себя ядрышко, „душа кѣтки, возбудитель всѣхъ жизненныхъ явленій, виновникъ жизни, болѣзни и смерти кѣтки“ (p. 3) Дѣленіе ядрышка лежитъ въ основѣ и прямого и непрямого дѣленія, причемъ въ послѣднемъ случаѣ оно протекаетъ сложнѣе и даетъ начало центросомамъ. Дѣленіе кѣточного тѣла за прямымъ дѣленіемъ ядра „зависитъ отъ случайныхъ благоприятныхъ тому условій“ (p. 197).

На 17 собраніи Анатомическаго общества, въ 1903 году, M. Nussbaum, возвращаясь черезъ 22 года къ вопросу о полиморфіи ядеръ при сперматогенезѣ и окидывая мысленно смѣну воззрѣній, произнесъ: „...Mitose

und Amitose sind nicht, wie man eine Zeitlang annahm, der Ausgangs- und Endpunkt einer Entwicklungsreihe, sondern sie gehören insofern zusammen, als sie unter geeigneten Bedingungen miteinander abwechseln können“ (p. 89). Если эти слова и не выражаютъ господствующаго воззрѣнія нашего времени, то во всякомъ случаѣ подъ ними подпишется теперь больше ученыхъ, чѣмъ 10 лѣтъ назадъ, когда раздавалась еще убѣжденная критика vom Rath'a, а всѣкое и разсудительное слово Flemming'a заставляло осторожнѣе оцѣнивать видѣнное.

сти прямого дѣленія въ регенераціи эпителия послѣ нанесенія раны; они восстанавливаютъ старое ученіе, защищавшееся Fraisse (85) и, казалось, совершенно опровергнутое. Другого рода данныя получены дѣйствіемъ на дѣлящаяся кѣтки различныхъ агентовъ. Näcker (98), дѣйствуя на яйца циклопа эфиромъ, переводилъ каріокнезъ въ прямое дѣленіе, и нормальное развитіе не нарушалось. Nathanson (98,00) работалъ надъ спирогирой, у которой Герасимовъ еще въ 1892 году вызывалъ прямое дѣленіе путемъ охлажденія; подъ вліяніемъ эфира ядро спирогиры дѣлилось амитотически, а по минованіи дѣйствія снова было способно къ митозу. Wasielewsky (02) примѣнялъ съ такимъ же успѣхомъ и результатами хлораль-гидратъ на корешкахъ *Viciae Fabaе*. Факты этого рода какъ бы воочию убѣждаютъ въ полной равнозначности митоза и амитоза, въ способности ихъ замѣщать другъ друга; теоретическіе выводы напрашиваются сами собой. „Zum mindestens kann man sagen, dass das Vorurtheil, welches vielfach den Bemühungen entgegengebracht wurde, die physiologische Gleichwerthigkeit von Mitose und Amitose zu beweisen, durchaus unbegründet war“ (Nathanson 00, p. 75—6). А Wasielewsky рисуетъ картину анестезіи, подъ дѣйствіемъ которой въ кѣткѣ исчезаютъ недавно приобрѣтенныя черты и пробуждаются древнія, глубоко спящія; повинувшись этому, кѣтка дѣлится такъ, какъ дѣлились ея отдаленные прародичи.

Немало работниковъ продолжаютъ идти и обычнымъ путемъ, — наблюдая нормальныхъ кѣтокъ и истолкованія видѣнныхъ явленій. Одни изъ нихъ (напр. Brune, Gross, Henry, Grünberg) примыкаютъ къ воззрѣніямъ Ziegler'a и vom Rath'a, — другіе стоятъ за регенеративный амитозъ. Особенно усилленно работаютъ въ этомъ направленіи новѣйшіе французскіе гистологи Regaud, Loisel. Ихъ изслѣдованія о прямомъ дѣленіи сперматогоній замыкаютъ длинный рядъ работъ (la Valette st. George, M. Nussbaum, Grobben, Sabatier, Carnoy, Gilson, Brunn, Auerbach), съ конца 70-хъ годовъ доказывающихъ, что прямое дѣленіе лежитъ въ началѣ сперматогенеза и что, слѣдовательно, точное раздѣленіе хроматина не играетъ никакой роли въ наследственности.

Изъ работъ, посвященныхъ выясненію тонкой стороны процесса прямого дѣленія, нельзя не отмѣтить оригинальной работы Полякова (01). По мысли этого изслѣдователя руководящую роль въ процессахъ размноженія кѣтокъ беретъ на себя ядрышко, „душа кѣтки, возбудитель всѣхъ жизненныхъ явленій, виновникъ жизни, болѣзни и смерти кѣтки“ (р. 3) Дѣленіе ядрышка лежитъ въ основѣ и прямого и непрямого дѣленія, причемъ въ послѣднемъ случаѣ оно протекаетъ сложнѣе и даетъ начало центросомамъ. Дѣленіе кѣточного тѣла за прямымъ дѣленіемъ ядра „зависитъ отъ случайныхъ благоприятныхъ тому условій“ (р. 197).

На 17 собраніи Анатомическаго общества, въ 1903 году, M. Nussbaum, возвращаясь черезъ 22 года къ вопросу о полиморфн ядеръ при сперматогенезѣ и окидывая мысленно смѣну воззрѣній, произнесъ: „...Mitose

und Amitose sind nicht, wie man eine Zeilung annahm, der Ausgangs- und Endpunkt einer Entwicklungsreihe, sondern sie gehören insofern zusammen, als sie unter geeigneten Bedingungen miteinander abwechseln können“ (р. 89). Если эти слова и не выражаютъ господствующаго воззрѣнія нашего времени, то во всякомъ случаѣ подъ ними подпишется теперь больше ученыхъ, чѣмъ 10 лѣтъ назадъ, когда раздавалась еще убѣжденная критика vom Rath'a, а всѣкое и разсудительное слово Fleming'a заставляло осторожнѣе отнѣивать видѣнное.

ПЕРВАЯ ЧАСТЬ:

дѣйствительное прямое дѣленіе.

1. Методика изслѣдованій.

Выборъ того или иного метода всецѣло опредѣляется задачей, которую ставить себѣ изслѣдователь. Въ данномъ случаѣ, для изученія прямого дѣленія, требуется возможно лучше обнаружить всѣ подробности клѣточного строенія, какъ ядра, такъ и цитоплазмы, при непрѣмномъ условіи — *сохраненіи каріокинеза*. Послѣдній процессъ можетъ служить масштабомъ пригодности метода: чѣмъ лучше выступаютъ всѣ стадіи метаморфоза хроматинаго остова и ахроматиновой фигуры, тѣмъ больше гарантіи, что сохранятся тонкія подробности прямого дѣленія и черты, отличающія его отъ каріокинеза. Изученіе прямого дѣленія должно идти рука объ руку съ изслѣдованіемъ каріокинеза, это является первымъ и необходимымъ условіемъ.

На второмъ планѣ стоитъ сохраненіе клѣточныхъ включеній, тѣхъ или иныхъ особенностей, связанныхъ съ функциональнымъ состояніемъ клѣтки. Эта сторона дѣла является очень важной для опредѣленія физиологическихъ условій амитоза, но не всегда можетъ быть удовлетворительно выполнена, такъ какъ требуютъ зачастую специальныхъ методовъ, могущихъ нанести ущербъ первой и основной задачѣ. Къ счастью нѣкоторыя изъ жидкостей, хорошо сохраняющихъ каріокинезъ, являются пригодными и для изученія функциональныхъ особенностей, напр. секретіи.

Современная цитологическая техника является достаточно разработанной: она предоставляет къ услугамъ изслѣдователя цѣлый рядъ прекрасныхъ фиксирующихъ жидкостей, изъ которыхъ каждая имѣетъ свои хорошія стороны. Я пользовался въ теченіе своихъ изслѣдованій, главнымъ образомъ, двумя изъ нихъ: *жидкостью Негманна* и *насыщеннымъ растворомъ сулемы съ пятью процентами ледяной уксусной кислоты*.

Жидкость Негманна по праву занимаетъ первое мѣсто среди цитологическихъ фиксаторовъ; она является почти универсальной въ томъ отношеніи, что пригодна и для позвоночныхъ, и для беспозвоночныхъ, и

для растений. Главнымъ достоинствомъ ея считаютъ обыкновенно хорошую фиксацию ахроматиновой фигуры, и, дѣйствительно, въ этомъ отношеніи съ ней можетъ соперничать развѣ жидкость vom Rath'a № 2; но только иногда: чаще эта жидкость даетъ плохіе результаты, слишкомъ разрушая клѣтки. Въ дѣлѣ сохраненія хроматиновыхъ фигуръ предпочтеніе отдають обыкновенно жидкости Flemming'a, такъ какъ она даетъ болѣе тонкія и изящныя картины. Но достаточно хоть разъ наблюдать каріокинезъ *in vivo*, напр. въ эпителии личинокъ аскариды, и тогда станетъ ясно, что жидкость Негманна вѣрнѣе передаетъ общій характеръ хроматиноваго остова, и что изящный видъ хромосомъ послѣ жидкости Flemming'a или сулемы достигается насчетъ ихъ съезживанія. Въ томъ же самомъ убѣждаютъ рисунки всѣхъ авторовъ, изучавшихъ каріокинезъ при жизни.

Объектъ, пролежавшій нѣсколько дней въ жидкости Негманна, — что необходимо для ясности ахроматиновыхъ фигуръ, — не допускаетъ особаго разнообразія въ окраскѣ. Я окрашивалъ препараты послѣ жидкости Негманна исключительно *сафраниномъ* и *лихттрюномъ* (комбинація Вента); эта окраска, при навыкѣ, даетъ необыкновенно яркія и отчетливыя картины. Извлеченіе избытка сафранина можетъ достигаться различными способами, я пользовался всегда разведенной соляной кислотой, прибавляя нѣсколько капель ея въ 95° алкоголь; въ томъ же алкогольѣ растворяется и лихттрюнь (см. Карповъ, 04).

Послѣ жидкости Негманна можно даже совсѣмъ не окрашивать препарата, такъ какъ она сама сообщаетъ ему желтоватый тонъ. Если при этомъ брать для заключенія среды слабо преломляющія: разведенныя глицеринъ или глицеринъ-желатину, то иногда удается различать такія подробности, которыя выступаютъ блѣдно даже на окрашенныхъ, но заключенныхъ въ балъзамъ, препаратахъ.

Не совсѣмъ удобной является жидкость Негманна только для клѣтокъ, содержащихъ въ себѣ большое количество жировыхъ капель, напр. для среднекишечной железы ракообразныхъ или кишечного эпителия круглыхъ червей. Въ этомъ случаѣ клѣтки чернятся настолько сильно, что остальные подробности и даже границы клѣтокъ ступеневаются. Но если предварительно изучить эти объекты при другой фиксациі, то и препараты изъ жидкости Негманна, несмотря на неприглядную виѣшность, дадутъ много поучительнаго.

Достоинства сулемы съ уксусной заключаются въ томъ, что, удовлетворительно фиксируя подробности каріокинеза и прекрасно сохраняя включенія, она позволяетъ производить разнообразныя красочныя реакціи. Въ этомъ отношеніи сулема служитъ прекраснымъ дополненіемъ къ жидкости Негманна. Прибавку уксусной кислоты я считаю необходимой, такъ какъ чистая сулема слишкомъ съезживаетъ ткани: у беспозвоночныхъ, напримеръ, ядро вслѣдствіе скатія можетъ отставать отъ цитоплазмы и оказываться лежащимъ въ особой полости. Лучшійя фигуры послѣ сулемы выступаютъ очень слабо, — доказательствомъ могутъ слу-

жить рисунки М. Heidenhain'a в его изслѣдованіи о центральных тѣлцахъ (94). Это обстоятельство слѣдуетъ приписать, вѣроятно, полному осажденію бѣлковъ, маскирующихъ подробности, тогда какъ прибавка уксусной кислоты вызываетъ частичное раствореніе и проясняетъ картину.

Одной изъ специальныхъ задачъ окраски при изслѣдованіи прямого дѣленія является дифференцировка ядрышекъ. Какъ известно, ядрышкамъ приписываютъ особую роль въ прямомъ дѣленіи очень многіе изслѣдователи, но нерѣдко остается совершенно неяснымъ, о какихъ ядрышкахъ идетъ рѣчь; между тѣмъ выясненіе этого пункта очень важно. Окраска сафраниномъ съ лихттриномъ послѣ жидкости Neumann'a можетъ дать такую отчетливую и яркую дифференцировку, лучше которой и желать нечего, но, какъ при всѣхъ „регрессивныхъ“ окраскахъ, результаты нерѣдко получаются различные, даже на одномъ и томъ же срѣзѣ. Послѣ фиксации сулемой этого свободно можно избѣгать, и, такимъ образомъ, сулемовые препараты могутъ служить для контроля.

Я применялъ послѣ сулемы слѣдующія окраски: 1) Квасцовый гематоксилинъ съ сафраниномъ по Rabl'ю (кариосомы или nucléoles nucléiniques — синія, плазмосомы, п. plasmaticques — красныя). 2) Гематоксилинъ — сафранинъ — лихттринъ. 3) Смѣсь Biondi — Heidenhain'a. Такъ какъ зеленый цвѣтъ хроматина выходитъ очень часто блѣднымъ и скоро выцвѣтаетъ, я передъ смѣсью Biondi прокрашивалъ срѣзы гематоксилиномъ; тогда хроматинъ получаетъ яркосиній цвѣтъ, прочее остается безъ измѣненія. Этотъ способъ очень удобенъ, такъ какъ вся процедура окраски требуетъ не больше 20 минутъ, а дифференцировка получается хорошая. 4) Гематоксилинъ-озонинъ. 5) Сафранинъ-лихттринъ. 6) Желѣзный гематоксилинъ просто или съ предварительной прокраской Vogdeux. Эта превосходная окраска въ данномъ случаѣ мало удобна, такъ какъ не даетъ дифференцировки ядернаго содержимаго.

Таковы были основные методы фиксации и окраски, которыми я пользовался въ настоящемъ изслѣдованіи. Рѣже я употреблялъ жидкость vom Rath'a № 2, жидкость Flemming'a и хромоуксусную смѣсь его же. Однообразие методовъ является очень важнымъ при сравненіи результатовъ, полученныхъ на разныхъ объектахъ; кромѣ того при продолжительной работѣ является навѣкъ, и глазъ привыкаетъ легко разбираться въ знакомой картинѣ.

Въ большинствѣ случаевъ я пользовался параффиновыми срѣзами; расширенные препараты оказывались пригодными сравнительно рѣдко, напр. для эпителия личинокъ аксолотля; при изслѣдованіи мочевого пузыря я применялъ также способъ размазыванія, предложенный Немпловымъ; прямое дѣленіе лейкоцитовъ изслѣдовалъ *in vivo*.

При заливкѣ въ парафинъ главное вниманіе было обращено, чтобы переведеніе объектовъ отъ воды до парафина совершалось въ должной постепенности, и чтобы объекты по возможности меньше подвергались дѣйствию высокой т°. Послѣ фиксации объекты промывались водой и за-

тѣмъ переходили въ спиртъ 30°, 50°, 70°, 95°, абсолютный; затѣмъ слѣдовало постепенное прибавленіе ксилола (иногда хлороформа), чистый ксилолъ и насыщеніе ксилола параффиномъ 55°, которое продолжалось при обыкновенной т° нѣсколько дней. Сама процедура заливки совершалась быстро, въ 2½—3 часа. Объекты въ ксилолѣ, насыщенномъ параффиномъ, помещались въ термостатъ (безъ регулятора), и т° медленно повышалась до 55°—6° при постоянномъ насыщеніи ксилола параффиномъ; затѣмъ они переводились въ чистый расплавленный парафинъ, т° 55—56° и выдерживались въ немъ 20—30—40 минутъ. Такъ какъ я бралъ небольшие объекты, пропитываніе получалось полное, и въ послѣднее время я все болѣе сокращаю срокъ выдерживанія. Обращаю вниманіе на то, что предварительное пропитываніе объектовъ при 37° въ теченіе сутокъ, какъ это нерѣдко практикуется, является, по моимъ наблюденіямъ, совершенно излишнимъ; насколько оно стѣснительно, знаетъ всякій, кому приходилось работать въ небольшой лабораторіи, безъ газа.

Срѣзы готовились толщиной въ 6—8 μ (обыкновенная толщина), а въ случаѣ большихъ клѣтокъ 10 μ . Срѣзы тоньше 6 μ являются уже неудобными для изслѣдованія, такъ какъ ядро перерѣзается на 2 части.

Для приклеиванія срѣзовъ я пользовался водой, разведеннымъ спиртомъ, а въ послѣднее время очень слабымъ воднымъ растворомъ куриного бѣлка, который применяется такъ же, какъ вода. Этотъ способъ былъ любезно указанъ мнѣ прив. доц. Головиннымъ; онъ является очень удобнымъ, такъ какъ гарантируетъ прочную приклейку, нѣсколько не мѣшая окраскѣ.

Изслѣдованіе производилось *всегда съ масляной системой* (¹/₁₂ Hartnack'a; 18 b Reichert'a; Ap. 2 mm. Zeiss'a). Съ этой же системой сдѣлано большинство рисунковъ, контуры которыхъ набрасывались помощью камеры люиды Abbé.

2. Кожный эпителий личинки аксолотля.

Я начну изложеніе изслѣдованныхъ мною случаевъ прямого дѣленія съ описанія явленной полиморфнѣ и фрагментациі ядеръ въ кожномъ эпителии личинокъ аксолотля: случай этотъ является съ морфологической точки зрѣнія крайне простымъ, можно сказать схематичнымъ. Изложивъ фактическую сторону дѣла, я попытаюсь развитъ тѣ воззрѣнія, которыя, по моему мнѣнію, слѣдуетъ имѣть въ виду при объясненіи полиморфнѣ и прямого дѣленія, какъ въ данномъ случаѣ, такъ и въ цѣломъ рядѣ другихъ аналогичныхъ: а такихъ, какъ я надѣюсь показать, найдется не мало.

Литература.

Литературныя указанія относятся преимущественно къ личинкамъ тритона и саламандры, животныхъ близко родственныхъ аксолотлю и представляющихъ значительное сходство въ характерѣ тканей (особенно саламандра). Покровный эпителий хвостатыхъ амфибій служилъ объектомъ, на которомъ были произведены первыя изслѣдованія по каріокинезу тканевыхъ клѣтокъ; естественно, что изслѣдователи, долго изучавшіе этотъ объектъ, не могли не обратить вниманія и на уклоненія происходящихъ ядеръ отъ правильной формы.

Часть перваго изученія каріокинеза въ тканевыхъ клѣткахъ принадлежитъ несомнѣнно Майзелю (1875—78); онъ же первый пользовался для этой цѣли кожнымъ эпителиемъ личинокъ тритона. Майзелъ нѣсколько разъ описываетъ неправильныя формы ядеръ въ эпителии, ихъ глубокія вырѣзки и впадины. Въ расширенныхъ частяхъ вырѣзокъ онъ замѣтилъ особыя блестящія тѣльца—остатки желточныхъ шариковъ.

Flemming (79) въ первой части своихъ классическихъ „Beiträge zur Kenntniss der Zelle“ описываетъ сходныя измѣненія ядеръ у личинокъ саламандры въ эпителии хвостового плавника. Контуръ ядра зачастую не бываетъ правильнымъ: на немъ образуются углубленія, идущія даже до середины ядра; эти углубленія не слѣдуетъ смѣшивать съ острыми углами или зубчиками, появляющимися какъ результатъ отмирания. Кромѣ углубленій съ краю Flemming описываетъ и поверхностныя складки. Изслѣдуя живыя ткани, удастся подмѣтить лишь незначительныя измѣненія въ глубинѣ и ширинѣ складокъ; общая форма ядеръ не мѣняется въ теченіе цѣлыхъ часовъ. Упомяная о наблюденіяхъ Майзеля, Flemming отклоняетъ мысль о томъ, что углубленія обязаны своимъ происхожденіемъ желточнымъ зернамъ, такъ какъ они видны въ клѣткахъ, желтокъ которыхъ давно исчезъ.

Во второй части своихъ „Beiträge“ Flemming (80) возвращается еще разъ къ полиморфнымъ ядрамъ. Онъ утверждаетъ, что описанныя имъ формы не представляютъ изъ себя стадій прямого дѣленія, такъ какъ ни ему, ни кому-нб. другому не удалось видѣть ихъ полного перешнурованія. Наличие двухъ ядерныхъ клѣтокъ Flemming объясняетъ неполнымъ каріокинезомъ, остановкой дѣленія клѣточного тѣла, что ему приходилось наблюдать на нѣкоторыхъ клѣткахъ при жизни. На существованіе неполнаго каріокинеза въ эпителии тритона указываетъ и Перемежко (79) (прижизненныя наблюденія).

Къ совершенно инымъ результатамъ пришелъ Klein (79), изслѣдуя дѣленіе клѣтокъ въ кожномъ эпителии тритона. Онъ описываетъ наряду съ каріокинезомъ другой, болѣе простой, способъ дѣленія—cleavage или прямое дѣленіе. На рисункахъ 26—32 л. с. имъ изображены нѣсколько дольчатыхъ ядеръ со складками или, вѣрнѣе, перегородками, разбѣгающимися

ядро на 2 или 3 части. О теоретическихъ взглядахъ Klein'a на прямое дѣленіе я уже сообщалъ ранѣе. Онъ изображаетъ кромѣ того нѣсколько дольчатыхъ ядеръ со слѣдами начинающагося каріокинеза и даетъ этимъ формамъ такое объясненіе: ядро хотѣло дѣлиться каріокинетически, но потомъ почему-то раздумало и стало дѣлиться прямымъ путемъ.

Въ „Zellsubstanz“ etc Flemming (82) повторяетъ буквально то же, что говорилъ ранѣе; данныя Klein'a кажутся ему неубѣдительными.

Нѣсколько лѣтъ спустя, Leydig (85), изслѣдуя тотъ же объектъ, что и Flemming, т.-е. эпителий саламандры, также обратилъ вниманіе на неправильныя формы ядеръ. Онѣ ведутъ въ окончательномъ результатѣ къ полному перешнурованію ядра, и Leydig считаетъ ихъ прямымъ дѣленіемъ. Подобныя же картины Leydig наблюдалъ въ соединительной ткани и хрящѣ.

Flemming (93) не оставилъ это заявленіе безъ отвѣта; въ рефератѣ объ амитозѣ онъ критикуетъ данныя Leydig'a и считаетъ ихъ просто субъективнымъ толкованіемъ, потому что Leydig не наблюдалъ всего процесса дѣленія in vivo. „Es liegen überhaupt keine Beweise dafür vor, dass eine amitotische Kernzertrennung ohne oder mit Zellteilung in Geweben von wachsenden Larven oder Embryonen bei Wirbeltieren als ein normaler Prozess, oder auch als abnormer vorkäme; es ist dies immerhin ganz möglich, man weiss davon aber bis jetzt nicht“ (p. 61). Такъ формулируетъ онъ свое окончательное мнѣніе по этому вопросу.

Vom Rath (94) изображаетъ полиморфію ядеръ въ кожномъ эпителии тритона, сопровождающуюся раздѣленіемъ сферъ (?). Онъ не останавливается на вопросѣ, раздѣлятся ли совсѣмъ эти ядра, снабженныя глубокими складками, или дѣло ограничится полиморфіей; судя по контексту, можно подуматъ, что онъ относитъ изображенныя картины къ прямому дѣленію.

Лавдовскій (94) изображаетъ въ эпителии молодыхъ личинокъ аксолотля ядра съ глубокими вдавленіями и вырѣзками, въ глубинѣ которыхъ помѣщаются желточные зерна. Продавливаясь черезъ оболочку, зерна проникаютъ въ ядро и превращаются въ хроматинъ; такимъ образомъ существованіе вдавленій, такъ же, какъ въ наблюденіяхъ Майзеля, приводится въ связь съ желточными зернами. О полномъ раздѣленіи ядеръ Лавдовскій не упоминаетъ.

Van der Stricht (95a) описывая и объясняя полиморфію въ эпителии саламандры, также не видалъ прямого дѣленія. Изображая двуядерную клѣтку, онъ приписываетъ ея происхожденіе неполному каріокинезу.

Branca (00) отмѣчаетъ существованіе нарѣзокъ и углубленій въ перитонеальномъ эндотелии млекопитающихъ и предостерегаетъ отъ истолкованія этихъ картинъ въ смыслѣ амитоza. Подобныя же нарѣзки (обыкновенно узкія) встрѣчаются въ кожѣ нормальныхъ аксолотлей; по мнѣнію Branca, ничто не уполномочиваетъ видѣть въ этомъ явленіи стадій прямого дѣленія.

Этим исчерпываются указания на полиморфию и прямое дѣление въ каждомъ эпителии хвостатыхъ амфибій. Вполнѣ опредѣленно высказываются за прямое дѣление—Klein и Leydig; противъ—Flemming, van der Stricht и Branca.

Въ ядрахъ Лейдиговскихъ клѣтокъ (которыя мы рассмотримъ вмѣстѣ съ покровнымъ эпителиемъ) существованіе полиморфій было отмѣчено еще Langerhans'омъ въ 1873 году. Flemming (79) также описываетъ это явленіе; при долгомъ приживненномъ изслѣдованіи ядра Лейдиговскихъ клѣтокъ у саламандры медленно измѣняютъ свою форму, напр. изъ сѣженныхъ дѣлаются болѣе полными (prallere Zustand); прямого дѣленія Flemming не выдалъ.

Указанія на прямое дѣленіе ядеръ Лейдиговскихъ клѣтокъ я нашелъ только у Schuberg'a (93). Въ короткой замѣткѣ (Zusatz bei der Korrektur) Schuberg сообщаетъ, что ему удалось найти дву- и трехъядерныя Лейдиговскія клѣтки въ кожѣ аксолотля, наряду съ митозами. Онъ считаетъ многоядерность результатомъ прямого дѣленія.

У безхвостыхъ амфибій часто встрѣчаются *двуядерныя клѣтки* въ слинявшей кожѣ. Schuberg (93), впервые описавшій это явленіе у *Nyctala arborea* и *Bombinator igneus*, объясняетъ его прямымъ дѣленіемъ. Независимо отъ упомянутого автора, то же явленіе было описано мною (98) и такъ же истолковано.

Собственныя наблюденія,

Мои наблюденія производились въ разное время надъ личинками аксолотлей отъ 1,3—4,0 см. длины. (Фиксація гл. обр. жидк. Негманна или 2 дней—1 мѣсяца; расщипываніе безъ окраски въ $\frac{1}{3}$ глицеринѣ или глицеринъ-желатинѣ; парафиновые срѣзы, окраска сафр. лихтр. Кромѣ того фиксація сулемой съ укс., жидк. Flemming'a, Tellyesnicky, хромоуксусной; разнообразная окраска).

Эпидермисъ личинокъ около 2 см. состоитъ изъ клѣтокъ, расположенныхъ въ 2 слоя. *Поверхностный* образуется однимъ рядомъ плоскихъ и тонкихъ клѣтокъ, покрытыхъ кутикулой съ нѣжными и короткими волосками. Въ *глубокомъ* слой расположены элементы двойного рода: эпителиальныя и Лейдиговскія клѣтки. Сформированныя Лейдиговскія клѣтки занимаютъ всю толщу этого слоя, отъ покровнаго эпителия до основной перепонки; эпителиальныя клѣтки потолще также лежатъ въ одинъ рядъ, но обыкновенно сосѣднія клѣтки заходятъ между другъ на друга. У личинокъ старшаго возраста глубокой слой состоитъ изъ нѣсколькихъ рядовъ, причемъ эпителиальныя клѣтки помѣщаются и надъ Лейдиговскими и подъ ними. За эпителиемъ лежитъ основная перепонка; я имѣлъ возможность подтвердить указанія Schuberg'a (93), что эта перепонка принадлежитъ собственно *corium* и со-

стоитъ изъ плоскихъ пучковъ клейдающихъ волоконъ, переплетенныхъ на подобіе рогажи.

а) *Эпителиальныя клѣтки*. Личинки, находящіяся въ хорошихъ условіяхъ, растутъ быстро, особенно когда достигнутъ 2—3 см.; поэтому въ любомъ мѣстѣ кожицы находятся каріокINETическія фигуры. Ядра покоящихся клѣтокъ имѣютъ въ общемъ форму болѣе или менѣе сплюсненнаго эллипсоида. Въ поверхностныхъ слояхъ они тоньше, въ глубокихъ потолще, по близости отъ образующихся органовъ боковой линіи, гдѣ эпителий „приподнимается“ въ видѣ бугорка, встрѣчаются круглыя ядра.

Въ ядрахъ вполнѣ покоящихся, т.-е. находящихся на полпути между двумя каріокINEZами, хроматинъ въ мелко раздробленномъ состояніи распределяется по нѣжной лининовой сѣти. Лишь нѣсколько глубоко отличаются своей величиной; на разрѣзахъ можно убѣдиться, что наиболѣе крупное зерно представляетъ изъ себя настоящее ядрышко (плазмасому), воспринимающее кислыя краски (рис. 1а, нл.); съ поверхности оно покрыто корочкой хроматина, которая на плоскостныхъ препаратахъ можетъ маскировать его истинную природу. Иногда такихъ ядрышекъ бываетъ два. На ядрахъ недавно перешедшихъ въ покоящееся состояніе, или передъ началомъ новаго каріокINEZа, хроматинъ распределяется нѣсколько иначе: рѣзче выступаетъ ядерный остовъ съ утопченными въ мѣстахъ пересѣченія нитей. Послѣ нѣкоторыхъ жидкостей, напр. хромоуксусной кислоты, почти всѣ ядра имѣютъ такой видъ, что зависятъ отъ дѣйствія фиксатора; приживненное наблюденіе подтверждаетъ вѣрность картинъ, получающихся послѣ жидкости Негманна и описанныхъ ранѣе.

Уклоненія отъ правильной формы, такъ называемая полиморфія, наблюдается на ядрахъ съ мелко раздробленнымъ хроматиномъ, т.-е. совершенно покоящихся, какъ въ поверхностныхъ, такъ и глубококомъ слой эпителия. Какъ бы ни были разнообразны уклоненія формы, онѣ всѣ сводятся къ образованію складокъ ядерной оболочки.

Складки могутъ помѣщаться и на краяхъ ядра и на его поверхности, верхней и нижней; первая сообщаютъ полиморфный видъ ядру на плоскостномъ препаратѣ, вторыя на поперечномъ разрѣзѣ (рис. 1—3). Положеніе краевъ складки другъ относительно друга бываетъ различнымъ.

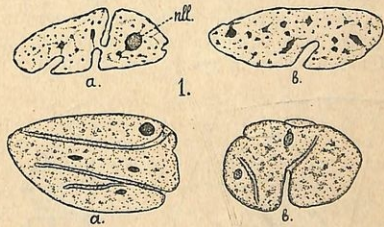


Рис. 1. Ядра кожного эпителия личинки аксолотля. Срѣзь. Ж. Негманна; сафр. лихтр.

Рис. 2. Тоже. Плоскостной препаратъ. Ж. Негм.; глицеринъ. Hartn. $\frac{1}{12}$.

Встрѣчаются складки *раскрытыя*, когда края их расходятся къ свободному краю ядра (рис. 3 справа); величина расхожденія очень измѣнчива. Чаще края складки идутъ параллельно другъ другу, образуя болѣе или менѣе узкія *щели* (рис. 1, 2, 3); въ нѣкоторыхъ случаяхъ глубокая часть складки бываетъ шире поверхностной. Что касается направленія и глубины складокъ, то они бываютъ крайне разнообразны; въ общемъ получаются формы, которыя Flemming характеризовалъ какъ „gefurchte“ и „eingeschnürte“.

Складки, образующіяся съ поверхности ядра, на плоскостныхъ препаратахъ имѣютъ особый видъ: двухъ параллельно идущихъ зернистыхъ полосокъ (рис. 2). Подобныя картины наблюдаются не только на ядрахъ кожного эпителия, но и въ другихъ тканяхъ, онѣ не разъ приводили изслѣдователей въ недоумѣніе. Параллельныя хроматиновые полоски считались за особыя перегородки внутри ядра или за хроматиновые трубки; въ дальнѣйшемъ мы встрѣтимся съ образчиками такихъ толкованій. Между тѣмъ изученіе препаратовъ съ масляной системой, при различной установкѣ трубы, легко выясняетъ сущность дѣла, а поперечные разрѣзы не оставляютъ никакого сомнѣнія въ томъ, что мы имѣемъ дѣло съ поверхностными складками.

Поверхностная складка, доходя до ядерной оболочки противоположной стороны или до встрѣчной складки, вызываетъ *прободеніе ядра*; въ ядрахъ плоскихъ это, конечно, встрѣчается чаще. Вѣроятно дно складки сливается съ ядерной оболочкой, и въ этомъ мѣстѣ ядерная оболочка *рассасывается*. Такимъ путемъ возникаютъ *отверстія* въ ядрахъ кожного эпителия: ихъ щелевидная форма съ узкими вытянутыми концами не оставляетъ сомнѣнія въ томъ, что они произошли отъ складокъ, а не какимъ-нибудь инымъ путемъ. Въ тѣхъ случаяхъ, когда поверхностная складка идетъ отъ края ядра и углубляется сильнѣе на краю — слѣпаніе и прободеніе превращаютъ *поверхностную складку въ краевую*. Начало этого процесса видно на рис. 2а, дальнѣйшія стадіи на рис. 2б. Я имѣю основанія думать, что большинство краевыхъ складокъ возникаетъ именно такимъ образомъ.

Путемъ дальнѣйшаго превращенія поверхностныхъ складокъ въ краевыя ядро разрѣзается все сильнѣе и сильнѣе; это можно прослѣдить на различныхъ ядрахъ шагъ за шагомъ. На рис. 3 справа изображено ядро съ глубокой краевой складкой, края которой разошлись на нѣкоторомъ протяженіи, но въ глубинѣ еще

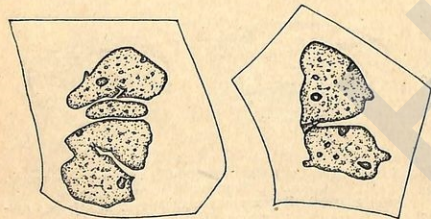


Рис. 3. Прямое дѣленіе въ кожномъ эпителии личинки аксолотля 14 мм. Ж. Негм.; глицеринъ. Натр. 1/12.

сохраняютъ параллельное направленіе. Надъ узенькимъ мостикомъ, соединяющимъ половинки ядра, помѣщается поверхностная складка, выдающаяся въ краевую. Мы присутствуемъ здѣсь при послѣдней стадіи раздѣленія; стоитъ поверхностной складкѣ углубиться и черезъ нѣсколько времени ядро будетъ раздѣлено, какъ это случилось съ ядромъ рис. 3 слѣва. Въ согласіи съ тѣмъ, что утверждалъ Leudig для саламандры и Klein для тритона я считаю доказаннымъ, что и въ кожномъ эпителии личинки аксолотля *полиморфна переходитъ въ настоящее прямое дѣленіе*, — иначе этотъ процессъ нельзя назвать. Образчиками раздѣлившихся ядеръ могутъ служить рис 3 и 4: на рис. 4 слѣва ядра еще сохраняютъ форму, которую имѣли въ моментъ раздѣленія, на 4 справа они скруглились и нѣсколько отодвинулись другъ отъ друга.

Требованіе Flemming'a прослѣдить процессъ раздѣленія при жизни является въ данномъ случаѣ трудно выполнимымъ. Полное раздѣленіе наблюдается далеко не часто, и совершается оно, по всемъ вѣроятіямъ, медленно, такъ что попасть на ядро, имѣющее въ ближайшемъ будущемъ раздѣлиться, слишкомъ мало шансовъ. То обстоятельство, что длившіеся часами наблюденія не дали Flemming'у никакихъ результатовъ, не заключаетъ въ себѣ ничего удивительнаго; тутъ все зависитъ отъ случая. Да кромѣ того, возможно предполагать, что механическіе моменты играютъ извѣстную роль въ производствѣ дѣленія; на неподвижно лежащей, прижатой стекломъ, личинкѣ они отпадаютъ, слѣдовательно, шансы наблюдать раздѣленіе *in vivo* еще болѣе уменьшаются.

Что касается происхожденія двуядерныхъ кѣтокъ путемъ неполнаго каріокинеза — на что постоянно ссылается Flemming — то для кожного эпителия аксолотля оно является совершенно недоказаннымъ. Въ теченіе нѣсколькихъ лѣтъ передъ моими глазами прошли тысячи дочернихъ звѣздъ и клубковъ, и ни разу я не могъ констатировать отсутствія раздѣленія кѣлочнаго тѣла; мало того, мнѣ не удалось вызвать его искусственно, примѣняя тѣ способы, которые даютъ результаты на другихъ объектахъ (хлораль-гидратъ, алкоголь). Какъ выяснится изъ дальнѣйшаго, двуядерныя кѣтки, возникшія вслѣдствіе abortивнаго каріокинеза, имѣютъ равныя по величинѣ и лежащія на извѣстномъ разстояніи другъ отъ друга ядра, между тѣмъ картины, изображенныя на рис. 3 и 4, имѣютъ ядра неравныя и кромѣ того часто носятъ слѣды фрагментатіи, такъ что приписывать ихъ неполному каріокинезу нѣтъ никакихъ основаній.

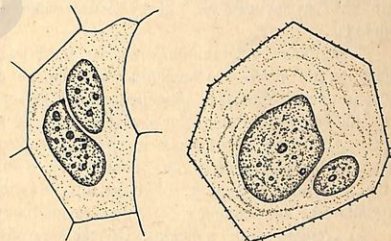


Рис. 4. Двуядерныя кѣтки изъ кожного эпителия личинки аксолотля. Ж. Негм.; глицеринъ. Натр. 1/12.

Мнѣ кажется, къ даннымъ Flemming'a и Перемежко о томъ, что нерѣдко каріокнезъ въ кожномъ эпителии и соединительной ткани въ нормѣ не доходитъ до конца, слѣдуетъ относиться очень осторожно. И тотъ и другой основываются на прижизненныхъ наблюденияхъ, а здѣсь возможны слѣдующія происшествія. Во-первыхъ, поставленная не совсемъ въ нормальныя условія, прижатая стекломъ, кѣтки могутъ ослабѣть, и дѣленіе кѣточного тѣла запаздываетъ. Во-вторыхъ, дѣленіе тѣла въ эпителии и соединительной ткани совершается часто путемъ образования узкой борозды, вродѣ перегородки, причемъ дочернія кѣтки почти не закругляются; въ этомъ случаѣ его очень легко проглядѣть. Въ соединительной ткани амфибій встрѣчаются кѣтки, попарно прижатія другъ къ другу и образующія вмѣстѣ какъ въ одну разрыванную кѣтку; принять ихъ за двуядерную кѣтку легко даже и на фиксированныхъ препаратахъ.

Принимая во вниманіе все это, а также то обстоятельство, что Flemming не даетъ изображенія abortивнаго каріокнеза и не упоминаетъ о немъ, описывая фиксированные объекты, я долженъ высказать сомнѣніе въ правильности его утвержденій. Если бы abortивный каріокнезъ въ эпителии встрѣчался такъ часто, соответствующія картины находились бы въ достаточномъ количествѣ и на окрашенныхъ препаратахъ; а тогда Flemming, описывавшій съ такой любовью мельчайшія подробности, остановился бы и на подробностяхъ этого процесса.

в) *Лейдиговскія кѣтки*. Образование Лейдиговскихъ кѣтокъ изъ индифферентныхъ эпителиальныхъ совершается у молодыхъ личинокъ; тамъ можно наблюдать постепенное развитіе крупнопетливой сѣтки, составляющей ихъ характерную особенность. Впослѣдствіи онѣ оживленно размножаются каріокнезомъ, причемъ остановки дѣленія кѣточного тѣла я не наблюдалъ ни разу, ни у нормальныхъ личинокъ, ни послѣ дѣйствія хлоралъ-гидрата и алкоголя.

Особой, рѣзко очерченной оболочки (pellicula) на Лейдиговскихъ кѣткахъ нѣтъ: на поверхности ихъ находится сѣтка изъ толстыхъ блестящихъ волоконъ (пронизывающихъ и тѣло кѣтки), а промежутки между перекладинами сѣтки покрыты развѣ только мягкой и пѣжной корочкой (crusta). Лейкоциты, ползая между эпителиемъ, постоянно вдвѣдываются въ Лейдиговскія кѣтки и доходятъ до самаго ядра; такія кѣтки при поверхностномъ осмотрѣ легко могутъ симулировать двуядерныя.

Ядра Лейдиговскихъ кѣтокъ, окруженные слоемъ зернистой и волокнистой плазмы, имѣютъ въ нормѣ форму шара. Внутри помѣщается остовъ съ большимъ количествомъ крупныхъ хроматиновыхъ зеренъ и одно или два ядрышка (n. plasmatiques). Послѣднія на плоскостныхъ препаратахъ маскируются густымъ слоемъ хроматина. Уклоненія отъ правильной формы сводятся также къ образованію складокъ, раскрытыхъ или щелеобразныхъ, большихъ или малыхъ, отчего ядро нерѣдко получаетъ дольчатый видъ. Вслѣдствіе шарообразной формы ядра проводятъ

здѣсь различіе между краевыми и поверхностными складками не имѣетъ значенія.

Небольшія складки и борозды составляютъ заурядное явленіе; рѣже встрѣчаются одностороннія глубокія складки, или складки, подходящія другъ къ другу съ разныхъ сторонъ и оставляющія между собой тонкія перешеекъ (см. рис. 5 слѣва: съ одной стороны раскрытая, съ другой сомкнутая складка, вродѣ перегородки). Углубляясь еще дальше, складки могутъ вызывать полнѣе перешнурованіе ядра; при этомъ поверхности, обращенныя другъ къ другу, остаются первое время изогнутыми, соответственно ходу складокъ; изгибы одной поверхности въ точности соответствуютъ изгибамъ другой. На рис. 5 (посерединѣ) изображена двуядерная лейдиговская кѣтка; съ одной стороны края ядеръ расходятся: это мѣсто, откуда началось образованіе складки и гдѣ она стала открытой.

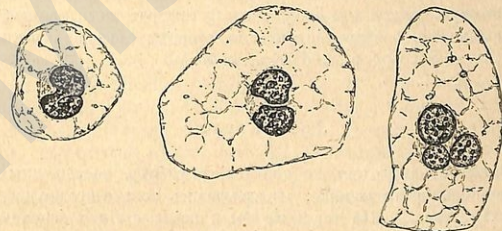


Рис. 5. Лейдиговскія кѣтки аксолотля. Ж. Негм.; глицеринъ. Reichert 18 b.

Впослѣдствіи раздѣлившіяся ядра скругляются, но далеко другъ отъ друга не отходятъ и лежатъ вмѣстѣ, окруженныя общимъ слоемъ цитоплазмы. Въ случаѣ неполнаго каріокнеза должны были бы встрѣчаться ядра, лежащія въ вѣкоторомъ отдаленіи другъ отъ друга и окруженныя каждое особымъ слоемъ цитоплазмы, такъ какъ при каріокнезѣ онъ распредѣляется между обоими дочерними ядрами.

Очень рѣдко встрѣчается прямое дѣленіе ядеръ на 3 части, образчикъ чего данъ на рис. 5 справа.

Такимъ образомъ въ нормальныхъ покровахъ амфибій встрѣчается полиморфія, сводящаяся къ образованію складокъ и вѣскающая въ нѣкоторыхъ случаяхъ полное прямое раздѣленіе ядра. Никакихъ указаній на послѣдующее дѣленіе кѣточного тѣла не имѣется.

Слѣдуетъ замѣтить, что полное раздѣленіе ядра въ нормѣ встрѣчается рѣдко, хотя его можно найти почти у каждой личинки, если не ограничиваться однимъ кусочкомъ кожицы, а систематически переислѣдовать эпителии на большомъ пространствѣ. Полиморфія встрѣчается часто; иногда надо искать мѣста, гдѣ ядра не имѣютъ складокъ. Но въ этомъ отношеніи между отдѣльными личинками наблюдается разниа:

степень полиморфии и число полных раздѣлений колеблется даже у личинок одного и того же возраста, находящихся, повидимому, въ одинаковыхъ условияхъ. Вѣроятныя причины этихъ индивидуальныхъ колебаний будутъ выяснены въ слѣдующей главѣ.

3. Разсужденія о причинахъ полиморфии и условияхъ ея перехода въ прямое дѣленіе.

Объясненіе описанныхъ случаевъ прямого дѣленія требуетъ разсмотрѣнія двухъ вопросовъ: 1) *почему на ядрахъ эпителия и Лейдиновскихъ клетокъ образуются складки?*—это приводитъ насъ къ вопросу о причинахъ полиморфии вообще; и 2) *почему въ историческихъ случаяхъ полиморфии достигается такой степени, что ядро раздѣляется?* Слѣдующаго принятому порядку, я изложу сначала литературныя данныя о причинахъ полиморфии вообще, оставляя въ сторонѣ объясненія полиморфии лейкоцитовъ, о которой рѣчь будетъ особо.

Литература.

До конца 80-хъ годовъ не появлялось работъ, посвященныхъ разсмотрѣнію полиморфии вообще; высказывались только предположенія объ отдѣльныхъ случаяхъ. Но тогда же были намѣчены два основные пути: 1) объясненіе полиморфии физикомеханическимъ путемъ, 2) сведеніе ея къ активнымъ движеніямъ ядра. Образцомъ перваго рода объясненій можетъ служить объясненіе полиморфии железистыхъ ядеръ давлениемъ секрета (M. Nussbaum); активное участіе ядра принимали тѣ, которые наблюдали его „амебонное“ движеніе при жизни (въ яйцевыхъ клеткахъ Brandt, Voigt, Weismann и др.; въ эпителии Unger, Klein, Перемежко, см. литературу у Korschelt'a (89)). Всѣ эти данныя представляютъ только историческій интересъ.

Первая серьезная попытка разсмотрѣть измѣненія формы покоящихся ядеръ и привести ихъ въ связь съ физиологіей ядра принадлежитъ Korschelt'у (89). Его обширныя наблюденія относятся къ двумъ видамъ клетокъ: яйцевымъ и железистымъ. Исслѣдованы яйцевыя клетки наѣсковыхъ (гл. обр. Dytiscus), шелкопрятокъ, червей и кишечнополостныхъ; изъ клетокъ секреторныхъ — питательныя клетки яичника наѣсковыхъ и шелкоотдѣлительныя клетки (Spinndrüsen) гусеницы.

Korschelt приходитъ къ выводу, что ядро не только принимаетъ участіе въ размноженіи, но играетъ видную роль и въ другихъ отправленіяхъ клетки. Искѣ всего это обнаруживается въ яйцевыхъ клеткахъ: въ то время какъ онѣ нагружаются пищевымъ матеріаломъ, получая его отъ питательныхъ клетокъ, ихъ ядра выпускаютъ *отростки вродѣ псевдо-*

подій, направленные въ сторону притекающаго матеріала; иногда ядро цѣликомъ перемѣщается въ этомъ направленіи. Подобное происходить и въ сецирирующихъ клеткахъ (напр. въ клеткахъ, выделяющихъ хитиновые лучи въ яйцевыхъ оболочкахъ клоповъ)—ядра выпускаютъ псевдоподіеобразныя выросты въ сторону выдѣленія секрета. Въ другихъ случаяхъ, при секретіи, ядра *сильно развѣтвляются*, получая видъ узкихъ тяжей, вѣтвящихся и соединяющихся между собой перекладинами (питательныя клетки уховертки, шелкоотдѣлит. железы гусеницы).

Образованіе выростовъ служитъ для увеличенія поверхности ядра и болѣе тѣснаго соприкосновенія съ клеточнымъ тѣломъ; направленіе отростковъ указываетъ, что ядро принимаетъ непосредственное участіе, какъ въ переработкѣ воспринимаемыхъ веществъ, такъ и въ секретіи. На ряду съ этимъ въ тѣхъ частяхъ ядра, которыя проявляютъ усиленную дѣятельность, замѣчается *исчезаніе рѣзкой границы* между ядромъ и протоплазмой, какъ будто бы часть вещества переходитъ изъ ядра въ тѣло,—явленіе, напоминающее исчезаніе оболочки при митозѣ.

Образованіе отростковъ Korschelt объясняетъ активной дѣятельностью ядра. „Als wichtigstes Ergebniss ist aus vorstehenden Befunden hervorzuheben, dass sie eine active Bethheiligung des Kernes an der Thätigkeit der Zelle erkennen lassen“ (p. 95). Движеніе ядра къ мѣсту выдѣленія секрета еще можно было бы объяснить пассивнымъ перемѣщеніемъ съ токомъ жидкости; но въ клеткахъ воспринимающихъ это объясненіе совершенно непригодно. „In entsprechender Weise sind die gleichen Einwürfe zu beantworten, welche gegen die vom Kern selbstthätig ausgehende Bildung der Fortsätze machen könnte, auch bei ihnen würde man an eine passive Art der Entstehung höchstens dann, denken, wenn es sich um eine Abgabe von Substanz durch die Zelle handelt, nicht aber wenn nur eine Aufnahme von Stoffen in Frage kommt“ (p. 94).

Образованіе развѣтвленныхъ ядеръ также сводится къ активному измѣненію формы. „Die vom Kern ausgehenden Fortsätze werden nicht wieder eingezogen, sondern bleiben erhalten und wachsen nach verschiedenen Richtungen aus“ (p. 92).

Интересно также въ цитированной работѣ описаніе амебоннаго движенія ядра въ молодыхъ яйцевыхъ клеткахъ. Объемы его очень невелики, и измѣненія формы совершаются медленно. „Die Contouren ändern sich etwa in der Weise, wie bei einer langsam nicht nach bestimmter Richtung sich bewegendes Amöbe“ (p. 25). Это движеніе Korschelt также ставитъ въ связь съ повышенной дѣятельностью ядра.

Объясненія Korschelt'a имѣли въ виду клетки съ усиленной секретіей и ассимиляціей; насколько они могли быть пригодны для объясненія полиморфии тканевыхъ клетокъ, осталось невыясненнымъ.

Совершенно иначе объясняетъ полиморфію van der Stricht (95a). Его теорія относится главнымъ образомъ къ эпителиальнымъ и другимъ тканевымъ клеткамъ, надъ которыми Korschelt не работалъ.

Основываясь на известных наблюдениях van Beneden'a и Neut'a, показавших, что ядра в бластомерах аскариды имеют дольчатую форму в момент реконструкции, van der Stricht пытается поставить в связь с карюкинезом и полиморфно эпителиальных ядер саламандр. Он отмечает, что дочерние ядра в момент появления ядерной оболочки имеют нервнозубчатую форму, да еще, что во многих складчатых ядрах можно найти следы бывшего карюкинеза в виде богатства хроматином и особого его распределения. Отсюда он делает вывод: полиморфия покоящегося ядра зависит от дольчатости его в момент реконструкции: „la forme lobulée du noyau quiescent des cellules épithéliales de larve de salamandre, trouve son origine et son explication dans la manière d'être du noyau dérivé au moment de sa réédification“ (р. 251). Переходя в состояние покоя, ядра продолжают расти, отделяя дольки увеличиваются в объеме; таким образом выростки между дольками могут переходить в глубокие и узкие щели. Конечно, некоторые впадины могут при этом процессе сглаживаться, и ядро иногда получает правильную округлую форму.

Мною (98) была сделана попытка разобрать условия ядерной полиморфии вообще и свести их к основным физико-механическим факторам, имеющим место в жизни клетки. Первой основной посылкой анализа служило положение: „ядро, взятое в целом, по своим физическим свойствам представляет полную аналогию с каплей жидкости... и подчиняется общим законам капиллярных сил“. „В физик капля жидкости представляется окруженной упругой, сдвигивающей оболочкой, которая находится в постоянном натяжении. Ядро представляет из себя каплю, окруженную *реальной* оболочкой; натяжение его поверхности складается: 1) из натяжения ядерной оболочки; 2) натяжения раздѣла между оболочкой и окружающей протоплазмой; 3) натяжения раздѣла между содержимым ядра и оболочкой. Это не мешает, конечно, сравнивать ядро с каплей, поверхностное натяжение которой равно суммѣ указанных натяжений“ (р. 8).

Как доказательство „капельных“ свойств ядра я приводил: сферическую форму, которую стремится принять ядро, когда только может, круглую форму отшнуровывающихся из ядра почечек, линию раздѣла между двумя прижатыми ядрами, отношение ядра к различным полужидким или жидким включениям, прижимающимся к нему. Консистенция ядра может быть различной, больше жидкой или густой; для теоретического рассмотрения это не важно, так как и вязкое вещество может быть подведено под рубрику капельножидкого состояния. Таким образом, в силу своих физических свойств, ядро стремится принять форму шара.

Вторая основная посылка была формулирована следующим образом: „другим важным моментом в дѣлѣ определения формы ядра является *клеточное тѣло*, которое служит внешней средой для ядра и с которым ядро находится в живом взаимодействии“ (р. 9). Ядро откло-

няется от правильной сферической формы „в зависимости от структуры клеточного тѣла с одной стороны и формы клетки с другой“: в цилиндрических клетках становится эллипсоидом, в эндотелии сплещенным эллипсоидом или кружком, в жировых — полумесяцем и т. д. „Для каждой ткани устанавливается известная типичная форма, при которой давление ядра и клеточного тѣла взаимно уравниваются“ (р. 9).

Опредѣлив таким образом моменты, обуславливающие типичную форму ядра для каждой ткани, я пытался выяснить отклонения от нея „носящая общее название полиморфия“ — выщукости, отростки, или складки и выемки.

Я принимал согласно наиболее установленным данным, что ядро находится в постоянном обменѣ с окружающим клеточным тѣлом, и что такой обмен происходит путем осмоса; ядерная оболочка является органической перепонкой, раздѣляющей дѣлѣ среды. В результатѣ обмена может явиться увеличение или уменьшение объема ядра „чѣм дается первое условие, нарушающее равновѣсіе между ядром и протоплазмой“. Как тѣло жидкое, ядро стремится увеличить объем равномерно, но оно встречает препятствіе этому в структурных особенностях клеточного тѣла, различных включениях, волокнах и т. д. „Всѣ эти образования опредѣляют направление, по которому увеличивается ядро, стремясь придти въ равновѣсіе съ окружающей средой“ (р. 11). Далѣе в опредѣленіи формы ядра играет роль форма клетки, — результатъ воздействия содѣжных клеток; для многих клеток форма не представляет чего-либо постоянного, она измѣняется въдствие растяжения и сдвигивания. „Возможность растяжения и сдвигивания обуславливается, во 1-хъ, процессами роста и размножения окружающих клеток; это деформация медленная, клетка и ядро успевают постепенно приспособиться къ новым условиям; во 2-хъ, и это главное, растяжение или спадение ткани является результатомъ функций органа“ (р. 11). Кожа, легкія, кишечный канал и т. д., многие органы подвергаются періодической деформации въ связи съ ихъ функцией.

„Три момента обуславливают таким образом полиморфию ядра: 1) измѣнение объема ядра; 2) измѣнение строения клеточного тѣла; 3) механическія воздействия окружающих клеток. Очень часто всѣ три момента дѣйствуют сразу, и только подробный анализъ условий жизни клетки поможет намъ разобрать въ этомъ случаѣ“ (р. 11).

Указанные принципы были применены далѣе къ объяснению некоторых случаев полиморфии. По поводу выпуска ядром псевдоподий, какъ это описывает Korschelt, я писалъ: „Здѣсь дѣло идетъ, по видимому, объ интенсивном осмотическом обменѣ, который, протекая быстро, ведет къ одностороннему сморщиванию ядерной оболочки при пониженіи внутриядерного давления. Многочисленные факты указываютъ на то, что при уменьшеніи ядернаго содержимаго оболочка не всегда можетъ равномерно стягиваться, и ядро получаетъ зазубренную форму.

как спавшийся каучуковый пузырь (клетки серозных желез, нервная клетка)" (p. 13). Я разбирала также „gefurchte oder eingeschnürte Formen" (Flemming) в эндотелии плевро аксолотля, близко схожая с теми, которая встречается в кожном эпителии, причем главное значение в образовании складок придавал механическим моментам: растяжению и сдавливанию.

Замечу теперь же, что в этом подчеркивании механических факторов заключался главный недостаток моих воззрений 98 года. В общем, предпринятый мною тогда анализ был правилен, но он не был доведен до конца: подводя ядро под категорию жидкой капли, я недостаточно принял во внимание те особенности, которые отличают каплю-ядро от капли обычных жидкостей. Эти недочеты, лишавшие анализ его жизненности и сообщавшие ему слишком отвлеченный характер, я попытаюсь восполнить в настоящем сочинении.

В последнее время появилась обстоятельная статья A. Giardina (03), посвященная вопросу об изменениях в положении и формах ядра. Автор, не знакомый с моей работой, развивает взгляды на полиморфию ядра, сходные с теми, которые были высказаны мною, и в некоторых отношениях идет дальше. Все уклоны от правильной формы ядра он разбивает на 5 категорий: 1) первичные неправильные формы (Forme irregolare originarie), 2) формы, обязанные своим происхождением механическому давлению, 3) зависящие от изменения осмотического давления, 4) зависящие от изменения поверхностного натяжения, 5) производимые сложными причинами (a cause complesse). Взгляды Giardina на физическая свойства ядра выясняются им постепенно, в течение изложения.

1) К первичным формам относятся дольчатая ядра бластомеров аскариды (v. Beneden et Neyt; Carnoy et Lebrun), эпителий саламандры (van der Stricht). Giardina объясняет их так же как v. d. Stricht, указывая только, что v. d. Stricht ошибочно приписывает подобное происхождение всем полиморфным ядрам. (Последнее замечание несправедливо, так как v. d. Stricht считает необходимым объяснять полиморфию сперматогоний иным путем).

2) Полиморфия вследствие механического давления зависит от присутствия в клетке разных включений (железистая кл., богатая запасным материалом). В пластичности ядер Giardina убедился, экспериментируя над яйцами наскомаых. Деформированное ядро, освободившись от давления, снова принимает сферическую форму, частью вследствие сильного поверхностного натяжения, но главным образом, благодаря ядерной оболочке, вероятно весьма упругой (verisimilmente molto elastica). Таким образом, Giardina считает необходимым рассматривать отдельно поверхностное натяжение ядра, как жидкой капли, и упругие свойства ядерной оболочки.

3) К формам ядра вследствие изменения осмотического давления Giardina относит „амебодинамические" движения ядер яйцевых клеток, опи-

санных Korschelt'ом; в этом отношении наши объяснения сходятся. Но далее Giardina думает, что эти формы при жизни не существуют и зависят от гипертоничности жидкостей, в которых Korschelt исследовал яйца, от фиксации или от промывания (!). С этим я решительно не могу согласиться, так как полиморфия в яйцевых клетках плавунца получается при употреблении фиксаторов, прекрасно сохраняющих ядра, например, сулемы с уксусной, в полном согласии с тем, что дает прижизненное наблюдение: известно, что ядра яйцевых клеток полиморфны только в известный момент.

4) Формы, возникшие вследствие изменения поверхностного натяжения. Приводя известный пример капли ртути, погруженной в жидкость и мбняющей свою форму вследствие изменения поверхностного натяжения, Giardina восклицает: „E tutti questi processi di deformazione sono presentati dai nuclei, alle volte in un medesimo tessuto!" (p. 346). Такой тканью является переобласть костистых в последние периоды его существования. Почему эти формы следует объяснять изменением поверхностного натяжения, а не осмотического давления, остается неизвестным; вероятно основанием для сравнения служить внешнее сходство между ядром и каплей ртути в опытах.

Giardina подробно останавливается на рассмотрении вопроса: не помешает ли ядерная оболочка изменению формы ядра, раз его поверхностное натяжение изменится. Для некоторых случаев он считает это вероятным; толстая пленка может оказать сопротивление (vittoriosa resistenza), тонкая будет следовать за изменением формы ядра и выпячиваться; от разрыва ее будет предохранять рост путем интусусцепции. По мнению Giardina ядерная оболочка является осадочной пленкой, подобно оболочке известной Traube'вской клетки, поэтому ее природа, идущий параллельно с деформацией, будет вполне понятен. С другой стороны, отсутствием ядерная оболочка помешает полиморфному ядру принять круглую форму (пример: капля ртути в растворе хромовкислого кали).

5) К формам, вызванным сложными причинами, относятся формы ядер спермий в момент спермиогенеза, ядра инфузорий.

Таким образом Giardina совершенно отрицает собственную энергию ядра и возможность активных амебодинамических движений; перемещение ядер в том или ином направлении, как это наблюдается в яйцах, сводятся, по его мнению, к химотаксису.

Главная разница между воззрениями моими и Giardina заключается в том, что итальянский автор считает возможным на практике различать случаи полиморфии вследствие изменения поверхностного натяжения и вследствие изменения осмотического давления. С теоретической точки зрения такое различие вполне возможно, и его можно провести еще дальше, различая натяжение раздволов по обьим сторонам ядерной оболочки; но я сомневаюсь, чтобы мы могли пользоваться им при рассмотрении конкретных явлений, не вступая в область совершенно

произвольных предположений. Разсуждение о свойствах ядерной оболочки является в моих глазах самым ценным в статье Giardina, хотя сравнение оболочки с осадочной пленкой высказывалось и раньше.

Как выяснилось из обзора литературы, при разсуждении о полиморфии слѣдует имѣть в виду возможность троякаго рода: 1) активная, амебодная движѣнія ядра, 2) сохранѣніе ядромъ формы, которую оно получает послѣ каріокінеза, 3) рядъ физико-химическихъ процессовъ (включая сюда механическое давленіе, измѣненіе поверхностнаго натяженія, осмотической обѣмы), въ окончательномъ результатѣ которыхъ ядерная оболочка образуетъ вдавленія и выпячиванія. Сдѣлавъ нѣсколько замѣчаній относительно каждой изъ этихъ возможностей, я попытался опредѣлить, какія изъ нихъ примѣнимы къ эпителию кожи аксолотлей.

Кажется, что, когда мы называемъ измѣненія ядра „активными“ или „амебодными“, мы даемъ объясненіе наблюдавшимся явленіямъ. Но это только повидимому: стоитъ немного вдуматься въ дѣло, и мы увидимъ, что за приведенными словами не скрывается никакого объясненія; онѣ передаютъ только впечатлѣніе наблюдателя.

Терминъ „активный“ принадлежитъ психологамъ и обыденной рѣчи: онъ обозначаетъ характеръ нѣкоторыхъ дѣйствій человѣка; съ естественно научной точки зрѣнія онъ не имѣетъ никакого опредѣленнаго значенія. Въ крайнемъ случаѣ съ нимъ можно связать представленіе о большомъ запасѣ потенциальной энергіи — и только. Въ этомъ смыслѣ активными называли такіа движѣнія, данныя для производства которыхъ находятся въ самомъ движущемся объектѣ; но это разъясняетъ намъ очень немногое, такъ какъ сюда будутъ относиться и полетъ птицы, и взрывъ динамита, и даже движѣнія капли, зависяція отъ существованія „поверхностной энергіи“ (Oberflächenenergie), которая несомнѣнно принадлежитъ самой каплѣ.

Терминъ „амебодное движѣніе“ можетъ характеризовать только внѣшнюю, морфологическую сторону явленія; объяснить онъ ничего не можетъ, такъ какъ самъ нуждается въ объясненіи. Но если бы даже движѣніе амёбы и лейкоцита было для насъ такъ же ясно, какъ движѣніе паровоза, амёбодная измѣненія ядра не стали бы понятнѣе, такъ какъ субстраты движѣній въ обоихъ случаяхъ совершенно различны, и надъ еще доказать, что они могутъ быть сведены другъ на друга.

Съ другой стороны, пользоваться этимъ терминомъ для морфологической характеристики возможно только въ рѣдкихъ случаяхъ. Одинъ изъ классическихъ примѣровъ этого рода, — выпусканіе „псевдоподіеобразныхъ“ отростковъ яйцевымъ ядромъ плавунца, имѣетъ самое поверхностное сходство съ движѣніемъ амёбы, отличающаеся отъ него въ одномъ, очень важномъ, пунктѣ. Когда амёба выпускаетъ псевдоподіи, они выходятъ всегда за первоначальную границу тѣла, въ яйцѣ же мы имѣемъ образованіе

выростовъ, не выходящихъ за контуръ ядра; правильнѣе сказать: тамъ образуются не выросты, а вырѣзки. Чтобы убѣдиться въ этомъ, я рекомендую внимательно просмотрѣть рисунки Korschelt'a на 1 и 2 таблицѣ его труда (89); еще яснѣе это выступаетъ на препаратахъ, окрашенныхъ желтымъ гематоксилиномъ, гдѣ въ нѣкоторыхъ случаяхъ остается замѣтнымъ прежній контуръ ядра. — По тому же самому нельзя примѣнять названіе амёбодный и къ полиморфій эпителия аксолотля.

Гораздо болѣе вниманія заслуживаетъ объясненіе полиморфій, данное van der Stricht'омъ; въ томъ, что касается эпителия, съ нимъ согласенъ и Giardina. Нѣкоторыя замѣчанія по поводу теорій van der Stricht'a были сдѣланы мною раньше (98); они сохраняютъ значеніе и въ настоящее время. Я указывалъ, что „наблюденія v. d. Stricht'a заключаютъ въ себѣ большую долю истины. Очень часто въ самыхъ различныхъ тканяхъ дочернія звѣзды, переходя въ стадію дочерняго клубка, имѣютъ зубчатую или долчатую форму, и ядерная оболочка въ моментъ появленія плотно облегаетъ ядро, слѣдуя за всѣми выступами хроматина, — такъ спавшіяся эластической мѣшочкѣ. Но по мѣрѣ того какъ происходитъ накопленіе ядернаго сока и реконструкція хроматина — процессъ, очевидно тѣсно связанные между собой, — ядро получаетъ снова округлую или овальную форму. Очевидно, чтобы покоящееся ядро сохранило видъ предшествующей стадіи, должны существовать особыя условія со стороны окружающей его протоплазмы, а именно, невозможность раздаваться во всѣ стороны равномерно. Такимъ путемъ объяснима подковообразная форма нѣкоторыхъ эндотелиальныхъ ядеръ у аксолотля, вполне соответствующая формѣ дочернихъ звѣздъ: выемка образуется съ той стороны, гдѣ лежитъ аттракціонная сфера“ (p. 14). Въ этихъ словахъ указывается главный недостатокъ объясненія v. d. Stricht'a, его незаконченность. Съ другой стороны, большинство полиморфныхъ ядеръ эпителия не подходитъ подъ объясненіе потому, что ихъ складки идутъ не въ тѣхъ направленіяхъ, въ какихъ образуются углубленія на дочернихъ ядрахъ. Соответственно расположенію хромосомъ, лежащихъ радіально по отношенію къ центросомѣ, складки, образующіяся на ядрѣ въ моментъ реконструкціи, сохраняютъ то же направленіе. Между тѣмъ на покоящихся полиморфныхъ ядрахъ складки расположены безъ всякой правильности, онѣ бороздятъ поверхность и вдоль и наискось, достигая нерѣдко такой глубины, которую не могли имѣть въ моментъ образованія.

Такимъ образомъ теорія van der Stricht'a, приложимая, можетъ быть, въ отдѣльныхъ случаяхъ, недостаточна для объясненія полиморфій эпителия во всемъ ея разнообразіи.

При объясненіи полиморфій въ направленіи, указанномъ мною и Giardina, слѣдуетъ считать не только съ физическими свойствами ядра и окружающей его среды, но также съ тѣми химическими процессами, которые, происходя въ клеткѣ, вліяютъ на измѣненіе физическихъ свойствъ. Съ этой точки зрѣнія вполне правильной является основная мысль

Korschelt'a—поставить въ связь полиморфию съ физиологіей кѣтки и ядра. Но, разумѣется, ни въ 89 году, ни теперь, черезъ 15 лѣтъ, состояние нашихъ знаний не позволяетъ хоть сколько-нибудь подробно выяснить причину любого конкретного явленія; мы можемъ только намѣтить вѣроятный путь объясненія.

Совокупность наблюдений даетъ нѣкоторое право считать ядро *жидкой каплей, окруженной болѣе или менѣе упругой оболочкой и находящейся въ осмотическомъ обмѣнѣ съ окружающей средой*. Подъ такимъ образомъ одно явленіе подъ другое, болѣе широкое и извѣстное намъ, мы даемъ нѣкоторое объясненіе видимому; но это является только первой ступенью: система сама-по-себѣ слишкомъ неопредѣленна; подобно общему уравненію коническихъ сѣченій она заключаетъ въ себѣ рядъ разнообразныхъ случаевъ, изъ которыхъ многіе не могутъ осуществиться въ организмѣ. Мы должны поэтому ближе опредѣлить ее, вводя дополнительные условія, основанныя на наблюденияхъ. Я остановлюсь поэтому вкратцѣ на свойствахъ главныхъ составныхъ частей упомянутой системы: *оболочки, содержимаго ядра и клеточнаго тѣла*.

Взглядъ на ядерную оболочку какъ на образованіе, аналогичное осадочной, полупроницаемой пленкѣ, представляется не только вполне допустимымъ, но и единственнымъ, при которомъ это образованіе перестаетъ быть загадкой. Морфологическихъ свойствъ оболочки это предположеніе не затрогиваетъ; оно не противорѣчитъ даже указаніямъ на связь ядернаго остова съ протоплазмой,—если, противъ ожиданія, они подтверждаются. Такъ какъ взглядъ на ядерную оболочку, какъ на осадочную пленку, далеко не распространенъ, я остановлюсь на его обоснованіи.

Несомнѣнно, что ядерная оболочка при каріокинезѣ исчезаетъ безъ слѣда; исчезаніе совершается настолько быстро и равномерно со всѣхъ сторонъ, что его можно назвать только раствореніемъ. Въ этомъ отношеніи каріокинезъ въ корневыхъ верхушкахъ бобовъ, недавно изслѣдованный мною, даетъ очень поучительныя картины: благодаря сильному развитію „Mantelfasern“ акроматиновой фигуры, охватывающихъ ядро при цѣлой еще оболочкѣ, удается довольно точно опредѣлить моментъ ея исчезновенія (см. 04 рис. 12—15). Отсутствуя все время каріокинеза, оболочка сразу появляется въ началѣ реконструкціи; прослѣдить ея первое появленіе невозможно, такъ какъ она вплотную прилегаетъ къ обближеннымъ въ этотъ моментъ хромосомамъ и выступаетъ только тогда, когда ядро разбухаетъ, а хромосомы раздвигаются. Оболочка можетъ выдѣляться на поверхности отдѣльной хромосомы или даже части ея, которая превращается тогда въ маленькія ядра (каріокинезъ а *chromosomes dispersés* франц. авторовъ). Разъ оболочка появилась, въ ядрѣ начинаетъ накапливаться жидкость, и оно быстро разбухаетъ; въ этотъ моментъ сходство ядра съ искусственной кѣткой Traube является прямо разительнымъ.

Всѣ эти странныя явленія получаютъ простое объясненіе, если мы будемъ смотрѣть на оболочку какъ на осадочную пленку, возникающую на границѣ двухъ реагирующихъ веществъ, причемъ при измѣненіи концентрации компонентовъ, или другихъ условій системы, реакція происходитъ обратнымъ путемъ и приводитъ къ уничтоженію образовавшагося осадка. Исчезаніе оболочки при каріокинезѣ связано съ измѣненіями внутри ядра; въ чемъ заключается тонкая сторона этихъ измѣненій, мы не знаемъ, но, мы ихъ видимъ: ядро набухаетъ, разсыпавшія зерна хроматина стягиваются, образуютъ хромеры и хромосомы, ядрышко исчезаетъ. Все время пока хроматинъ остается въ этомъ консолидированномъ состояніи—оболочки нѣтъ; съ первыми слѣдами его дезагрегаціи, указывающими на возстановленіе прежняго состоянія, ядерная оболочка появляется, какъ появилась бы при аналогичныхъ условіяхъ осадочная пленка.

Отдѣльные случаи сохраненія ядерной оболочки у простѣйшихъ не могутъ поколебать значеніе этого объясненія; они составляютъ исключеніе и, вѣроятно, при ближайшемъ знакомствѣ съ ними, подтвердятъ правило; тѣмъ болѣе, что и ядра простѣйшихъ имѣютъ совсѣмъ иной характеръ.

Существуютъ указанія, что и въ покоящемся ядрѣ наблюдаются частныя исчезанія оболочки (Korschelt (89); изъ новыхъ авторовъ R. W. Hoffmann (03) въ макромерахъ у *Nassa*). Можетъ быть, она и не совсѣмъ исчезаетъ, какъ думаютъ авторы, но во всякомъ случаѣ затухивается, дѣлается тоньше. Случаи этого рода связаны съ измѣненіемъ клеточнаго тѣла, съ появленіемъ вблизи оболочки новыхъ веществъ, и являются дополненіемъ того, что наблюдается при митозѣ. Тамъ выпадаютъ условія ея существованія съ одной стороны, здѣсь съ другой.

Все время, пока ядерная оболочка существуетъ, она играетъ важную роль въ жизни кѣтки, регулируя обмѣнъ веществъ между ядромъ и клеточнымъ тѣломъ (схема Verwoh'a). Разница въ химическомъ составѣ по обѣ стороны ядерной оболочки, при которой только и имѣетъ значеніе этотъ обмѣнъ, служитъ лучшимъ доказательствомъ ея *полупроницаемости*: извѣстно, что нѣкоторыя соединенія, находящіяся въ плазмѣ, отсутствуютъ въ нормальномъ ядрѣ, и наоборотъ.

Называя оболочку осадочной пленкой, мы не предпріимемъ ея механическихъ свойствъ; опытъ показываетъ, что въ различныхъ кѣткахъ, да и въ одной кѣткѣ въ разное время, они могутъ быть *не одинаковы*. Иногда достаточно легкаго прикосновенія къ кѣткѣ, чтобы нарушить цѣлость ядерной оболочки, что замѣчается, напр., у многихъ членистоногихъ, иногда, какъ въ яйцахъ амфибій, ядро можно свободно отщеплять иглами: здѣсь оболочка имѣетъ значительную толщину и резистентность. Последнее обстоятельство можно поставить въ связь съ продолжительностью ея существованія: чѣмъ больше времени протекло отъ каріокинеза, тѣмъ сильнѣе она могла отолстѣть. Упругость ядер-

Среди вдавлений и складок, образующихся таким путем, особое мѣсто занимают *узкія щелевидныя складки*. Онѣ представляютъ изъ себя *устойчивую деформацию* ядра, а потому и сохраняются лучше другихъ. Углубленіе или складка съ пологими краями при послѣдующемъ повышеніи внутриядернаго давления будетъ изглаживаться, если не помѣшаетъ что нб. извнѣ, такъ какъ равнодѣйствующая давленій, дѣйствующихъ на ея отдѣльныя точки, будетъ направлена наружу. Но, если углубленіе достигаетъ извѣстной величины, наступаетъ моментъ, когда края складки будутъ стремиться другъ къ другу навстрѣчу, складка захлопывается, а углубленная часть вворачивается внутрь. Это обстоятельство каждый легко можетъ уяснить себѣ простымъ чертежомъ: давление на боковыя части складки начинается уравновѣшивать давление на дно, складка становится устойчивой и при повышеніи давления уже расправиться не можетъ.

Мы отвѣтили такимъ образомъ на первый вопросъ, поставленный въ началѣ этой главы: почему на ядрахъ образуются складки? Онѣ служатъ выраженіемъ осмотического обмѣна между ядромъ и клеточнымъ тѣломъ, и зависятъ отъ физическихъ свойствъ ядерной оболочки и ея отношеній къ ядру и клеточному тѣлу. Теперь слѣдуетъ обратиться къ рассмотрѣнію второго вопроса: при какихъ условіяхъ складки могутъ вызвать полное раздѣленіе ядра.

Два главныхъ фактора способствуютъ углубленію складокъ, а слѣдовательно и раздѣленію ядра: во-первыхъ, *время*; во вторыхъ, *механическія условія*, въ которыхъ находятся клетѣки.

Значеніе перваго изъ нихъ легко упустить изъ виду, хотя оно совершенно понятно: небольшія измѣненія суммируются, нарастаютъ, и чѣмъ больше времени протекло отъ послѣдняго каріокинеза, тѣмъ большей деформации подвергается ядро. Это можетъ объяснить намъ, почему степень полиморфнѣ различна въ рядомъ лежащихъ клетѣкахъ: такъ какъ клетѣки дѣлятся не всѣ сразу, то и время, протекшее послѣ возстановленія ядерной оболочки, различно. Мы не знаемъ, черезъ какой промежутокъ времени дѣлятся клетѣки эпителия, но наблюденіе показываетъ, что ростъ личинокъ совершается неравномѣрно: временами усиливается, временами затихаетъ; отсюда вытекаетъ, что продолжительность индивидуальнаго существованія ядра различна, а слѣдовательно у нѣкоторыхъ личинокъ полиморфнѣ можетъ встрѣтиться чаще.

Мнѣ пришлось натолкнуться совершенно случайно на очень рѣзко выраженный случай полиморфнѣ и прямого дѣленія въ эпителии личинки аксолоталя 1,4 стп. Личинка была фиксирована въ январѣ мѣсяцѣ вмѣстѣ съ другими и ничѣмъ не отличалась отъ нихъ по внѣшнему виду. При послѣдованіи оказалась очень сильная полиморфнѣ: глубокия складки, краевыя и поверхностныя, бороздили ядра во всѣхъ направленіяхъ, нѣкоторыя ядра были раздѣлены на двѣ, на три и большее число частей. (Рис. 3 заимствованъ отъ этой личинки; онъ даетъ нѣкоторое понятіе о происходившемъ процессѣ). Наряду съ этимъ замѣчался цѣлый рядъ

особенностей: 1) отдѣльныя клетѣки, особенно покровнаго эпителия, достигали гигантскихъ размѣровъ, превосходя вдвое и втрое нормальную величину; въ нихъ помѣщались соответственной величины полиморфныя ядра; 2) встрѣчались гигантскія фигуры каріокинеза, содержащія приблизительно вдвое больше хромосомъ, чѣмъ въ нормѣ; 3) всѣ фигуры находились въ стадіи материнской звѣзды и клубка—ни въ одной позднейшей стадіи.

Никакихъ видимыхъ слѣдовъ дегенерации или воспаленія не замѣчалось, бактерій также не было видно; такимъ образомъ, причина, вызвавшая описанныя измѣненія, осталась неизвѣстной. Но процессъ въ цѣломъ становится совершенно понятнымъ, если принять во вниманіе измѣненія каріокинеза. Они указываютъ на то, что нормальный процессъ клеточнаго дѣленія былъ на извѣстное время задержанъ, а затѣмъ, незадолго до фиксации, задержка исчезла, и клетѣки, стояція на очереди, стали дѣлиться сразу. (Такую задержку можно вызвать искусственно, какъ показываютъ опыты съ производствомъ экспериментальнаго амитоза, см. ниже). Въ это время клетѣки продолжали питаться и расти, какъ обыкновенно, нѣкоторыя изъ нихъ достигли гигантскихъ размѣровъ, а полиморфнѣ получила *достаточно времени* проявить себя. Такъ какъ по характеру полиморфнѣ у этой личинки ничѣмъ не отличалась отъ обыкновенной, превосходя ее только въ среднемъ размѣрамъ, предполагать какую-нибудь аномалію въ обмѣнѣ вѣтъ оснований.

Мнѣ кажется, что и наблюденіе O. Schultze (88), относительно появленія дольчатыхъ и перешнурованныхъ ядеръ у голодавшихъ личинокъ тригона допускаетъ сходное объясненіе. Голоданіе задерживаетъ нормальный ходъ клеточнаго размноженія, а слѣдовательно, увеличиваетъ продолжительность періода покоя. Но такъ какъ при голоданіи клетѣки не могутъ хорошо питаться, въ нихъ и не замѣчается за это время увеличенія, какъ было въ моемъ случаѣ, а одно усиленіе полиморфнѣ.

Механическія деформации являются вторымъ факторомъ, способствующимъ образованію и углубленію складокъ. Сюда относятся: 1) сокращеніе самой эпителиальной клетѣки, которая, какъ извѣстно, можетъ измѣнять свою форму въ извѣстныхъ предѣлахъ; 2) давление со стороны сосѣднихъ клетѣокъ, растущихъ и дѣлящихся каріокинетически; 3) сдавленіе клетѣки ползающими лейкоцитами; 4) сгибаніе, разгибаніе, сдавленіе и растяженіе эпителиальнаго покрова при движеніяхъ личинокъ.

Механическія деформации могутъ оказывать вліяніе въ двухъ направленіяхъ: опредѣляя направленіе возникающихъ складокъ, условія для образованія которыхъ уже имѣются, и углубляя существующія. Я замѣчалъ нѣсколько разъ, что на ядрахъ по краю хвостового плавника складки идутъ параллельно краю. Здѣсь значеніе механическаго момента выступаетъ ясно, такъ какъ при боковыхъ движеніяхъ хвоста тонкія краевыя части плавника сгибаются.

Но не слѣдуетъ ожидать, что механическія воздѣйствія будутъ всегда производить одинаковыя деформации въ сосѣднихъ клетѣкахъ, какъ

это думает Немиллов (03). Онъ пытается опровергнуть механический амитозъ слѣдующимъ разсужденіемъ: „Mir scheint es, dass Zellen, die nebeneinander gelegen sind, sich nicht in verschiedenen physikalischen Bedingungen befinden können; wenn man, wie einige Autoren es wollen, annimmt, dass die amitotischen Teilungsfiguren durch mechanische Bedingungen, wie z. B. durch Zerrung verursachte Kunstgebilde sind, so bleibt es für mich dennoch vollkommen unklar, warum in der einen Zelle die Gewebzerrung die Figur einer Amitose ergibt, während dieselbe mechanische Bedingung auf eine andere, benachbarte Zelle durchaus keine Einwirkung ausübt“.

Этотъ аргументъ былъ бы неопознаннымъ, если бы клѣтки одной и той же ткани походили другъ на друга какъ двѣ капли воды; но между ними всегда замѣчаются индивидуальныя различія, какъ во вѣнскихъ очертаніяхъ, такъ и въ физическихъ свойствахъ; о послѣднихъ я уже распространялся. Поэтому импульсъ одной и той же силы, падая на клѣтку подготовленную, можетъ произвести длительную деформацию, у другой, рядомъ лежащей, внутриядерное давление въ данный моментъ выше, и онъ проходитъ безслѣдно. Разумѣется, здѣсь дѣло идетъ о такихъ воздѣйствіяхъ, которыя встрѣчаются въ нормальномъ организмѣ, вѣнскихъ насилія принимать въ расчетъ нельзя.

Если двѣ клѣтки, лежащая рядомъ, отличаются только своими внутренними свойствами, то двѣ клѣтки, отдѣленные другъ отъ друга нѣсколькими клѣтками, разнятся и по своему положенію. А это существеннымъ образомъ влияетъ на силу и направленіе испытываемыхъ вѣнскихъ воздѣйствій, такъ что едва ли можно говорить объ одинаковости ихъ физическихъ условий.

Во всякомъ случаѣ механическимъ воздѣйствіямъ нельзя придавать большого значенія въ дѣленіи ядеръ кожного эпителия, и деформации, которымъ подвергается эта ткань, не велики.

Намъ остается сказать еще нѣсколько словъ о самомъ процессѣ дѣленія. Когда сойдутся двѣ противоположащія складки, или дно складки коснется ядерной оболочки на противоположной сторонѣ, то въ мѣстѣ соприкосновенія наступаетъ слипаніе, а затѣмъ слипанная оболочка расщепляется. Приписывать этотъ процессъ какому-нибудь механическому воздѣйствію, напр. разрыву, нельзя, оно объясняется всецѣло свойствами ядерной оболочки. Какъ всякая осадочная пленка, оболочка можетъ существовать только на границѣ двухъ средъ опредѣленнаго состава; въ точкахъ соприкосновенія это условіе нарушается, и оболочка должна исчезнуть.

4. Эпителий мочевого пузыря.

Литература.

Догель (90) подробно изслѣдовалъ эпителий мочевого пузыря у различныхъ млекопитающихъ. Онъ намѣль, что клѣтки поверхностнаго

слоя достигаютъ иногда гигантскихъ размѣровъ, особенно у мелкихъ грызуновъ, и въ нихъ можетъ находиться два, три и большее число ядеръ; эти ядра происходятъ путемъ прямого дѣленія. На ядрѣ появляются бороздки, большей частью круговыя, которыя дѣлятъ ядро на двѣ приблизительно равныя части, соединенныя нѣкоторое время тонкимъ мостишкомъ. Еще чаще образуется нѣсколько бороздъ, дѣлящихъ ядро на соответственное число неравныхъ по величинѣ частей. Происходитъ ли дѣленіе клѣточного тѣла, остается невыясненнымъ, въ его пользу говорить клѣтки, утонченныя посрединѣ (mit Einschnürungen). Въ клѣткахъ средняго слоя встрѣчается нерѣдко два ядра; въ клѣткахъ самаго глубокаго, четвертаго по счету—кариокинезъ. Такимъ образомъ, въ одномъ и томъ же многослойномъ эпителии клѣтки поверхностнаго слоя дѣлятся прямымъ, глубокаго непрямымъ путемъ.

Работа Немиллова (03), вышедшая изъ лабораторіи Догеля, содержитъ болѣе подробное описаніе того же процесса. Объектомъ изслѣдованія служилъ, главнымъ образомъ, мочевоы пузырь бѣлой мыши. Такъ какъ приготовить правильные поперечные и продольные срѣзы черезъ слизистую оболочку пузыря трудно, Немилловъ выработалъ особый методъ: слизистая оболочка вскрытаго пузыря растягивалась на пробѣ и прижималась къ чистому покровному стеклу; стекло вмѣстѣ съ прилипшими клѣтками погружалось въ фиксаторъ и затѣмъ окрашивалось. Такимъ образомъ получались плоскостные препараты клѣтокъ верхняго слоя.

Въ каждомъ ядрѣ помѣщается ядрышко, окруженное свѣтлымъ ободкомъ (Hof), черезъ который протягиваются тонкія нити отъ ядернаго остова. Значеніе этой свѣтлой зоны (описанной ранѣ Нoyerомъ и Догелемъ) представляется автору въ высокой степени загадочнымъ. Приготовляясь къ дѣленію, ядро вытягивается; вытягивается и ядрышко параллельно длинной оси ядра, дѣлится на двѣ части, и каждая часть становится въ фокусѣ эллиптического ядра. Затѣмъ на ядрѣ появляется углубленіе, оно принимаетъ бисъитовидную форму и перешнуровывается. Дочернія ядра первое время плотно прижаты другъ къ другу, и въ это время на соприкасающихся сторонахъ ядра появляется особая полосатость, въ видѣ тонкихъ палочекъ хроматина, стоящихъ перпендикулярно къ уплощенному краю. Значеніе этого образования, не описаннаго до сихъ поръ, также представляется автору загадочнымъ. Когда ядра раздвигаются, между ними обнаруживается зернистая полоска, отличающаяся по своей окраскѣ отъ остальной протоплазмы, какъ бы мостижъ, соединяющей ядра; съ удаленіемъ ядеръ, мостижъ вытягивается. Трудно рѣшить, представляетъ ли это вещество измѣненную протоплазму или продуктъ дѣятельности ядра.

Далѣе сообщаются подробности о хроматиновомъ остовѣ. Въ покоящихся ядрахъ петли хроматиновой сѣти расположены радиально къ ядрышку; во время дѣленія ядерная сѣть становится незамѣтной, ядро оказывается выполненнымъ хроматиновыми зернами, расположенными

без всякой правильности; въ дочернихъ ядрахъ радиальное расположение возобновляется. Вѣроятно такимъ способомъ достигается равномерное распределение хроматина между дочерними ядрами. Въ томъ, что описанное не *Kunstprodukt*, можно убѣдиться, изслѣдуя клѣтки *in vivo* при 35—37° въ растворахъ метиленовой сини или нейтральнорота, окрашивающихъ ядерный остовъ.

Еще одно образование привлекло вниманіе Немилова и, выражаясь его словами, „in einigen Erstaunen versetzt“: особая свѣтлая полоска съ темными контурами, замѣтная иногда въ ядрахъ при сильномъ увеличеніи. Указывая на сходство этихъ полосокъ съ образованиями, описанными *Carou* и *Bardeleben*’омъ въ ядрахъ, *Holmgren*’омъ въ клѣточныхъ тѣлахъ, Немилловъ приходитъ къ убѣжденію, что эти полоски есть „хроматиновые каналы“, описанные *Carou*; значеніе ихъ не извѣстно.

Дѣленія клѣточного тѣла не наблюдалось ни разу: въ результатѣ прямого дѣленія получаются многоядерныя клѣтки (до 18 ядеръ).

Собственныя наблюденія.

Бѣлая мышъ. Мочевой пузырь мышши, какъ справедливо указываетъ Немилловъ, является очень удобнымъ объектомъ для изученія прямого дѣленія. Я испробовалъ остроумный методъ приклеиванія эпителиальныхъ клѣтокъ къ стеклу, фиксируя клѣтки сулемой съ уксусной и ж. *Netmann*’а. Методъ этотъ дѣйствительно хорошъ, но ограничиться имъ однимъ для изученія дѣленія нельзя. Во-первыхъ, на стеклѣ остаются преимущественно клѣтки поверхностнаго слоя, съ ядрами уже раздѣлившимися, тогда какъ главное дѣленіе идетъ въ клѣткахъ средняго слоя; во-вторыхъ, клѣтки деформируются въ извѣстномъ направленіи, уплощаются, и составить себѣ правильное представленіе объ ихъ формѣ и взаимномъ отношеніи ядеръ не всегда возможно. Въ дополненіе къ плоскостнымъ препаратамъ я приготавливалъ, поэтому, срѣзы черезъ мочевой пузырь дѣлкомъ (фиксация и окраска обычнымъ путемъ); клѣтки, конечно, перерѣзываются въ самыхъ различныхъ направленіяхъ, но изъ серіи всегда можно выбрать мѣста, гдѣ онѣ перерѣзаны строго поперекъ или тангенциально. Во всякомъ случаѣ, просматривая большое число срѣзовъ, можно составить очень полное представленіе о формѣ клѣтокъ, ядеръ и размѣрахъ деформаций, которыя они испытываютъ.

Клѣтки эпителия у мышши образуютъ въ общемъ три слоя (рис. 6). Ближе къ соединительной ткани лежатъ клѣтки молодая съ небольшимъ ядромъ и небольшимъ компактнымъ тѣломъ (а, а); непрерывнаго покрова онѣ не образуютъ. Въ этихъ клѣткахъ замѣчаются, хотя и не часто, каріокINETическія фигуры. Клѣтки средняго слоя (b, b) имѣютъ болѣе большій размѣръ; ихъ тѣло кажется свѣтлымъ, какъ бы разбухающимъ и нѣжно волокнистымъ; форма ихъ, въ общемъ округлая или многогранная, подвергается сильнымъ измѣненіямъ въ зависимости отъ мѣстона-

хожденія и степени растяженія пузыря. Въ этомъ слоѣ происходитъ прямое дѣленіе ядеръ и можно наблюдать всѣ промежуточныя стадіи его. Переходя въ поверхностный слой, клѣтки еще болѣе увеличиваются въ размѣрахъ, становятся прямо гигантскими (с); тѣло начинаетъ закрашиваться интенсивно и дѣлается ясноволокнистымъ. Форма поверхностныхъ клѣтокъ также различна; онѣ имѣютъ видъ плоскихъ листовъ только, когда подвергаются растяженію; на разрѣзахъ спавшагося пузыря видно, что онѣ могутъ имѣть значительную толщину и выдвигаться глубоко своими отростками между клѣтками средняго слоя. На поверхности гигантскихъ клѣтокъ образуется кромка, описанная *Eggeling*’омъ (02) въ мочевомъ пузырьѣ различныхъ млекопитающихъ. Эти клѣтки отмираютъ и слущиваются, на замѣну ихъ выдвигаются клѣтки глубокихъ слоевъ; но, вѣроятно, при нормальныхъ условияхъ смѣна происходитъ не быстро: картины полной дегенерации поверхностныхъ клѣтокъ встрѣчаются рѣдко, соответственно числу митозовъ клѣтокъ основныхъ.

Тонкое строеніе ядеръ въ общемъ таково, какъ его описываетъ Немилловъ: въ ядрѣ существуетъ лининовая сѣть съ вкрапленными въ нее зернами хроматина и одно или нѣсколько ядрышекъ. Уже на плоскостныхъ препаратахъ, а еще лучше на разрѣзахъ, можно убѣдиться, что ядрышко здѣсь является настоящимъ (*nucleole plasmatique*), красящимся въ зеленый цвѣтъ отъ лихтриона или въ красный отъ s-фуксина; оно окружено корочкой хроматина, образующаго по мѣстамъ скопленія большей величины (рис. 7 с). Ядерная сѣть прикрѣпляется непосредственно къ ядрышку; свѣтлый „ног“ который Немилловъ считаетъ постояннымъ явленіемъ, наблюдается очень рѣдко. Я его встрѣчалъ иногда на плоскостныхъ препаратахъ послѣ фиксации сулемой съ уксусной, и ни разу не видѣлъ на срѣзахъ. Сравнивая клѣтки, на которыхъ наблюдается это явленіе, съ другими, гдѣ его нѣтъ, трудно убѣдиться, что свѣтлая зона вокругъ ядрышка зависитъ отъ сморщиванія препарата; на это указываетъ и свѣтлый ободокъ кругомъ ядра, и особый способъ окраски, болѣе блѣдный и диффузный и, наконецъ, появленіе въ нѣсколькихъ, рядомъ лежащихъ клѣткахъ, островками. Я не утверждаю вмѣстѣ съ *Flemming*’омъ, что такой свѣтлый ободокъ есть всегда явленіе искусственное: въ клѣткахъ меристемы растеній онъ появляется при условіяхъ, исключающихъ возможность артефакта, какъ это отмѣчено *Zimmermann*’омъ, *Rosen*’омъ и подтверждено моими изслѣдованіями (см. Карповъ 04). Но въ данномъ случаѣ для меня несомнѣнно, что его обра-

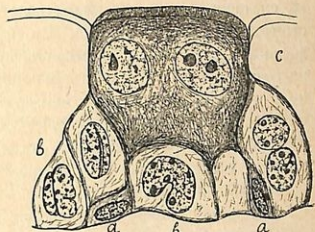


Рис. 6. Эпителий мочевого пузыря бѣлой мышши. Разрѣзъ, немного наискось а, b, с— клѣтки различныхъ возрастовъ Ж. Нем.; садр. лихтр. Reich. 18 b.

зование зависит от подсыхания клетки, прежде чем она была фиксирована, а может быть, и от действия сулемы на прилипания и немогущия равномерно сжаться клетки.

Сравнение ядер различных слоев показывает, что в клетках глубокого слоя ядро является более компактным и меньших размеров, в среднем слой ядро увеличивается в размерах, разбухает, и его строение выступает яснее. В поверхностных клетках ядра могут достигать громадных размеров, превышающих размеры клеток среднего слоя; их строение в большинстве случаев остается нормальным, но тут уже наблюдаются иногда явления дегенерации. В иных ядрах сѣтка становится очень грубой, в других хроматиновые зерна свиваются в комки, тогда как остальная часть ядра перестает воспринимать ядерные краски; в результате хроматолиза на месте ядра остается кучка зерен.

Прямое деление совершается на ядрах по внешнему виду вполне нормальных, по крайней мере никаких следов дегенерации на них уловить нельзя. Поверхностные клетки являются в большинстве случаев уже двуядерными, иногда, впрочем, дочерние ядра подвергаются новому делению; образования большого числа ядер, до 18, как описывает Немитов, мы не удалось видеть; не имѣл ли онъ перед глазами нѣсколько клеток, склеившихся вместе?

На плоскостных препаратах, по способу Немитова, я видел чаще всего уже разделившиеся ядра в клетках поверхностного слоя; одна такая клетка средней величины изображена на рис. 7а. Здесь ядра отодвинуты друг от друга на небольшое расстояние и являются круглыми; в гигантских клетках громадные ядра лежат нередко у противоположных краев клетки. На ряду с этим встречаются клетки с ядрами, прижатыми друг к другу; граница между ядрами является или ровной, прямой, как будто бы ядро было разрезано ножом, или изогнутой, складчатой. Особого протоплазматического мостика, соединяющего дочерние ядра в момент их расхождения, на моих препаратах не было; несколько раз на срезѣ я подмечал скопление между ядрами вещества, окрашивающегося иначе, чем остальное клеточное тѣло, но ставить его в какую-либо связь с делением я не могу. Вероятно,

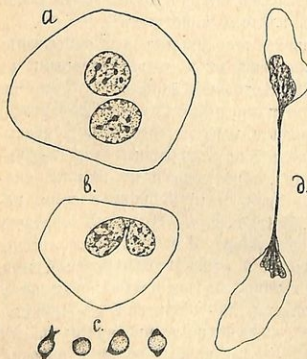


Рис. 7. а, в, д, — эпителиальные клетки мочевого пузыря белой мыши на плоскостном препарате по способу Немитова. Сулема укс.; гематоксилин, эозин. с — ядрышки эпителия (сѣ разрывов). Reich. 189.

вещества, окрашивающегося иначе, чем остальное клеточное тѣло, но ставить его в какую-либо связь

послѣ удаления сближенных ядер в клеточном тѣлѣ остается слѣдъ от них, так как движение объемистого ядра не может не изменить структуры клеточного тѣла; а самое движение при наличии сильных механических воздействий, которым подвергается эпителий пузыря, может происходить быстро.

Дѣлящиеся ядра на плоскостных препаратах встречаются не особенно часто. На рис. 7б изображено ядро почти разделившееся: при глубокой установке видны ясно двѣ отдѣльные половинки ядра, онѣ соединены плоскимъ поверхностнымъ мостикомъ ядернаго вещества. Слѣдует замѣтить, что правильныя бисеквиобразныя формы большая ядрокость, чаще на ядрѣ образуются односторонний выемки (форма переметной сумы). Впрочемъ, всѣ эти картины не вполне правильно передаютъ формы ядеръ, встречающихся в действительности, так как способъ приготовления препарата вноситъ известныя деформации; ихъ надо изучать на разрывахъ.

Я долженъ остановиться здѣсь на двухъ особенностяхъ, отмѣченныхъ Немитовымъ: на полосатости в ядрахъ и хроматиновыхъ каналахъ. Расположение хроматиновыхъ зеренъ на сторонахъ двухъ ядеръ, прижатыхъ другъ къ другу, явление довольно обыкновенное: его можно наблюдать почти всегда на ядрахъ, дѣлящихся путемъ образования складокъ; на рисункахъ Немитова оно выражено немного рѣзче, чемъ бываетъ в действительности. Это явление привлекаетъ внимание наблюдателя своей правильностью и заставляетъ подозрѣвать какую-нибудь связь съ механизмомъ деления. На самомъ дѣлѣ здѣсь нѣтъ ничего особеннаго или таинственнаго, оно обуславливается пристѣчнымъ слоемъ хроматиновыхъ зеренъ, имѣющихся в каждомъ ядрѣ. Наблюдателю, смотрящему в профиль на уплощенную сѣтку ядра, этотъ слой будетъ казаться гуще и длиннѣе, а при сопоставленіи съ такимъ же точно параллельнымъ слоемъ другого ядра, впечатлѣніе усиливается, и получается особая правильность в расположеніи глыбокъ, — результатъ оптической иллюзии. Такое же точно расположение глыбокъ можетъ встрѣчаться на одиночномъ ядрѣ, только проходитъ незамѣченнымъ. Съ этимъ явленіемъ мы не разъ еще будемъ встрѣчаться в дальнѣйшемъ изложеніи.

Такъ называемые хроматиновые каналы, т.-е. свѣтлыя полоски съ темными контурами, не имѣютъ ничего общаго съ „voies nucléolien“ Carnoy. Это просто узкія складки на ядрѣ, видимыя съ поверхности. Описывая каждый эпителий, я подробно останавливался на ядерныхъ складкахъ, такія же точно складки встрѣчаются и здѣсь (рис. 6 слѣва).

Процессъ деления ядра можно изучать во всѣхъ подробностяхъ на срезѣхъ. Здѣсь можно убѣдиться, что онъ происходитъ главнымъ образомъ в клеткахъ среднего слоя; многія изъ этихъ клетокъ имѣютъ уже по два ядра и в такомъ видѣ переходятъ на поверхность, подвергаясь гипертрофіи, а иногда и дальнѣйшему раздѣленію. Форма дѣлящихся ядеръ бываетъ крайне разнообразной и подчасъ причудливой; сказать, что ядро вытягивается, принимаетъ бисеквиовидную форму и

т. д., значить слишком схематизировать действительность; описание Догеля в этом отношении ближе соответствует истинѣ. Обыкновенно дѣло начинается съ того, что на нѣсколько увеличенномъ ядрѣ образуются углубленія и болѣе или менѣе узкія складки. Складки могут располагаться и вдоль длиннаго діаметра ядра, и поперекъ, и наискось (рис. 6); края ихъ могут расходиться или идти параллельно, могутъ быть плотно прижаты другъ къ другу и симулировать вросшую въ ядро перегородку. Иногда единичная складка, углубляясь, можетъ разрѣзать ядро совсѣмъ; въ другихъ случаяхъ на подмогу ей приходятъ другія складки съ противоположной стороны. Если складки расположены прямо другъ противъ друга, ядро получаетъ видъ восьмерки, чаще онѣ лежатъ не на одномъ уровнѣ и ядро становится S-образнымъ; наконецъ въ каждой изъ половинокъ могутъ появляться другія мелкія складки и углубленія. Такимъ путемъ возникаютъ полиморфныя, перекрученныя ядра самыхъ различныхъ очертаній, образчики которыхъ можно найти въ любомъ срѣзѣ.

Складки, постепенно углубляясь и распространяясь по поверхности, приводятъ ядро къ полному перешнурованію; каждая изъ частей можетъ вновь подвергаться тому же процессу. Первое время раздѣлившіяся ядра бывають прижаты другъ къ другу, какъ разрыванныя половинки одного цѣлага, а затѣмъ скругляются и расходятся. Положеніе дочернихъ ядеръ въ клеткахъ средняго слоя различно: они могутъ лежать одно надъ другимъ, рядомъ или наискось; при переходѣ этихъ клетокъ въ поверхностныя, положеніе ядеръ измѣняется, и они обыкновенно ложатся рядомъ.

Въ виду указаній Немцова на роль ядрышка и измѣненія въ свойствахъ хроматина во время дѣленія, я обращаю особое вниманіе на эти образованія, но никакой закономерности обнаружить не могъ. Число ядрышекъ въ покоящихся ядрахъ бываетъ различно: одно, два и больше; въ каждой изъ половинокъ дѣлящагося ядра ихъ можетъ быть нѣсколько, можетъ быть и ни одного. Встрѣчаются иногда вытянутыя, какъ бы дѣлящаяся ядрышки, но дифференцированная окраска обнаруживаетъ въ этомъ случаѣ соединеніе отдѣльныхъ ядрышекъ при помощи хроматиновыхъ глыбокъ, облѣпляющихъ ихъ поверхность. Для меня несомнѣнно, что въ эпителии мочевого пузыря, также какъ въ каждомъ эпителии и другихъ исследованныхъ мною случаяхъ, ядрышки не принимаютъ никакого участія въ процессѣ дѣленія.

Прояснить ли въ моментъ дѣленія измѣненія въ количествѣ и распредѣленіи хроматина? Въ этомъ отношеніи между клетками различныхъ слоевъ, и даже между клетками одного слоя, замѣчается нѣкоторая разница, безразлично дѣлятся ядра или нѣтъ. Ядра средняго слоя имѣютъ болѣе густой остовъ; такъ какъ они дѣлятся чаще, то это можетъ дать нѣкоторое основаніе предполагать измѣненія въ хроматинѣ, особенно если сравнить ихъ съ ядрами поверхностныхъ, уже раздѣлившихся, клетокъ, но ближайшее разсмотрѣніе обнаруживаетъ случайность такого совпаденія. Говорить о

радіальномъ расположеніи хроматиноваго остова въ покоящихся *одноядрышковыхъ* ядрахъ пожалуй и позволительно, *cum grano salis*, но о правильности, вообще, не можетъ быть и рѣчи. Понятно также, что въ деформированномъ ядрѣ могутъ исчезнуть всякіе признаки правильности. Такимъ образомъ для каждой изъ особенностей, подмѣченныхъ Немцовымъ, можно отыскать соответствующее мѣсто въ препаратѣ, но связывать ихъ между собой, устанавливая извѣстную слѣдовательность въ связи съ актомъ дѣленія, нѣтъ никакихъ основаній.

Изъ всего изложеннаго нетрудно видѣть, что прямое дѣленіе въ мочевоомъ пузырьѣ мыши относится къ той же категоріи, что и прямое дѣленіе въ кожномъ эпителии личинки аксолотля. Мы имѣемъ и здѣсь *полиморфно ядеръ съ характернымъ образованіемъ складокъ; углубленіе складокъ приводитъ къ полному перешнурованію ядра на равныя или неравныя части; измѣненій со стороны ядрышка или хроматина, которыя возможно было бы поставить въ прямую связь съ процессомъ дѣленія, не наблюдается; дѣленія клеточнаго тѣла не происходятъ*. При такихъ обстоятельствахъ немисливо приписывать прямому дѣленію въ эпителии пузыря регенеративное значеніе и вообще видѣть въ немъ процессъ одного порядка къ каріокинезю.

Принципы объясненія полиморфіи, развитыя въ предыдущей главѣ, полностью приложимы и въ данномъ случаѣ: образованіе складокъ является результатомъ осмотическаго обмѣна при невозможности со стороны ядерной оболочки равномерно стягиваться и расширяться. Всѣ условія, которыя способствуютъ образованію и углубленію складокъ, выступаютъ въ пузырьѣ мыши крайне рельефно.

Каріокинезъ составляетъ принадлежность молодыхъ, недифференцированныхъ клетокъ глубокаго слоя; въ этомъ слоѣ клетки невелики, прямого дѣленія въ нихъ не замѣчается. Переходя въ средній слой, клетка вступаетъ на новый путь, которымъ и идетъ до самаго конца: она уже больше не дѣлится, а начиняетъ расти, пока не достигнетъ гигантскихъ размѣровъ; на ряду съ этимъ измѣняется ея строеніе: развивается волокнистый остовъ, въ тѣлѣ накапливается какое-то вещество, придающее поверхностнымъ клеткамъ способность сильно закрашиваться, иногда встрѣчаются оформленные включения, зернистыя или каплевидныя. Этотъ періодъ жизни клетки можно назвать вегетативнымъ, онъ характеризуется усиленіемъ ассимиляціи и метаболизма; въ это же время клетка начинаетъ исполнять роль, назначенную ей въ экономіи организма.

Въ силу функциональныхъ особенностей органа эпителии мочевого пузыря испытываетъ громадныя деформаціи: въ наполненномъ пузырьѣ клетки растягиваются и уплощаются; въ спавшемся онѣ подвергаются боковому давленію, становятся кубическими и даже цилиндрическими. Особенно сильному воздѣйствию подвергаются клетки, сидяція на перегородкѣ складокъ слизистой оболочки.

Всѣ эти обстоятельства: 1) усиленный и специализированный обмѣнъ веществъ (ростъ, метаболизмъ), 2) отсутствіе каріокинеза, слѣдовательно,

достаточное время, 3) механические моменты, объясняют нам, почему прямое дѣление въ эпителии мочевого пузыря встрѣчается такъ часто, гораздо чаще, чѣмъ въ кожномъ эпителии личинокъ аксолотля. Определить, какую долю участія слѣдуетъ приписать каждому изъ указанныхъ факторовъ очень трудно.

У кролика прямое дѣление въ эпителии пузыря встрѣчается гораздо рѣже, чѣмъ у мыши. Слизистая оболочка пузыря состоитъ изъ 4—5 клеточныхъ слоевъ; поверхностныя клѣтки также уплощены, но онѣ никогда не достигаютъ такихъ гигантскихъ размѣровъ, какъ у мыши; въ общемъ величина клѣтокъ во всѣхъ слояхъ приблизительно одинакова.

Бѣльцовъ (84), изслѣдовавшій регенерацію пузыря у кролика, отмѣчаетъ, что въ нормальномъ эпителии прямого дѣления не происходитъ, но по моимъ наблюдениямъ оно тамъ несомнѣнно встрѣчается, хотя въ сравнительно небольшихъ размѣрахъ: стоитъ внимательно просмотрѣть нѣсколько поперечныхъ срѣзовъ, чтобы найти тамъ и сямъ двудерныя поверхностныя клѣтки. Гораздо легче ихъ отыскать на плоскостныхъ, тангенциальныхъ срѣзахъ, когда границы поверхностныхъ клѣтокъ выступаютъ рѣзче. Въ среднихъ слояхъ двудерныя клѣтки встрѣчаются рѣдко. Наряду съ этимъ полиморфія ядеръ въ эпителии кролика выражена гораздо слабѣе.

Можетъ показаться страннымъ, почему въ одинаковыхъ органахъ у двухъ близко родственныхъ животныхъ замѣчается такая разница въ частотѣ прямого дѣления? Съ этимъ явленіемъ, при изслѣдованіи амноза, приходится сталкиваться на каждомъ шагѣ; въ желудочнокишечномъ каналѣ, железахъ, половыхъ органахъ замѣчается то же самое. Нѣкоторые случаи прямо поразительны: у бѣлой крысы прямое дѣленіе въ Сертолиевыхъ клѣткахъ наблюдается часто, у бѣлой мыши почти отсутствуетъ.

Сравненіе органовъ показываетъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ значительную разницу въ строеніи клѣтокъ и условіяхъ ихъ жизнедѣятельности; это выступаетъ ясно въ слизистой оболочкѣ пузыря. Одна и та же клѣва—образование защитнаго эпителиальнаго покрова—достигается у кролика увеличеніемъ числа клѣтокъ, у мыши увеличеніемъ отдѣльныхъ элементовъ, ихъ гипертрофіей. Соответственно этому вся жизнь клѣтки настраивается на иной ладъ, объемъ веществъ, метаболическая дѣятельность измѣняются, и покровныя клѣтки получаютъ совершенно иной habitus. Это различіе наиболѣе бросается въ глаза; оно связано съ различіемъ физическихъ свойствъ ядеръ и можетъ обусловить различную степень полиморфіи.

Интересно, что послѣ химическихъ и механическихъ раздраженій прямое дѣление въ пузырь кролика становится чаще, какъ это показалъ Бѣльцовъ; вѣроятно измѣненіе обмена веществъ приближаетъ эпителий кролика къ тому состоянію, которое является обычнымъ для эпителии мыши.

Прямое дѣленіе въ однослойномъ эпителии мочевого пузыря амфибій не встрѣчается при нормальныхъ условіяхъ. Патологическій случай Flemming'a будетъ рассмотрѣнъ въ послѣднемъ отдѣлѣ.

5. Эпителий желудочно-кишечнаго канала позвоночныхъ.

I. Существуетъ рядъ работъ, описывающихъ прямое дѣленіе цилиндрическаго эпителиа Либеркуновыхъ железъ, въ связи съ образованіемъ лимфатическихъ фолликуловъ въ стѣнкахъ кишечника.

Давидовъ (87) изслѣдовалъ эти отношенія въ червеобразномъ отросткѣ морской свинокъ и тонкой кишкѣ человека. Онъ находилъ въ цилиндрическомъ эпителии по близости отъ образующихся фолликуловъ ядра двоякаго рода: одни обыкновенныя—первичныя (Primärkern), другія, отличающіяся отъ нихъ и формой и окраской—вторичныя ядра (Sekundärkern). По всѣмъ вѣроятіямъ, вторичныя ядра образуются посредствомъ прямого дѣленія первичныхъ, на это указываютъ углубленія и перехваты, нерѣдко встрѣчающіеся на послѣднихъ. Вторичныя ядра въслѣдствіи выходятъ изъ эпителиальной клѣтки и превращаются въ ядра лейкоцитовъ, образующихся, такимъ образомъ, на счетъ эпителиа.

Изслѣдованія Rüdinger'a (91) относятся къ червеобразному отростку человека. При проростаніи Либеркуновыхъ железъ образуются лимфатическимъ фолликуломъ замѣчается между прочимъ разростваніе лимфатическихъ трубочекъ, и этотъ процессъ совершается на счетъ прямого дѣленія эпителиальныхъ клѣтокъ (ohne Mitose). Въ данномъ случаѣ прямое дѣленіе имѣетъ регенеративный характеръ.

Иначе смотритъ на это дѣло Чермакъ (93), по описанію котораго прямое дѣленіе ограничивается однимъ ядромъ. Въ слѣпой кишкѣ кролика инфильтрація ткани лейкоцитами раздражаетъ эпителий криптъ (Либеркуновыхъ железъ), вызываетъ его усиленный ростъ и прямую фрагментацию ядеръ. Одни изъ новообразовавшихся ядеръ подвергаются дальнѣйшей фрагментации и превращаются въ слизистыя массы, другія высыхаютъ становящіяся маленькими блестящими тѣльцами.

Всѣ эти данныя подверглись критикѣ Stöhr'a (98 и предп. раб.), одного изъ главныхъ противниковъ ученія о переходѣ эпителиа въ лимфатическіе элементы (про: Давидовъ, Rüdinger; Retterer, Mauger и др.; contra: Stöhr, Brunn, Чермакъ, Tomarkin). Вторичныя ядра Давидова Stöhr считаетъ просто лейкоцитами, ползающими между эпителиемъ. (Въ этомъ не можетъ быть никакого сомнѣнія: достаточно взглянуть на очень отчетливыя рисунки Давидова). Прямое дѣленіе Rüdinger'a и Чермака объясняется по мнѣнію Stöhr'a косыми срѣзами, когда рядомъ лежащія клѣтки оказываются лежащими одна надъ другой; на рисункахъ Rüdinger'a косое направленіе срѣзовъ совершенно ясно.

Во всякомъ случаѣ надо считать установленнымъ, что прямое дѣленіе эпителиальныхъ *клетокъ* кишечника не имѣетъ за себя никакихъ данныхъ. Но врядъ ли возможно отрицать единичные случаи прямого дѣленія *ядеръ* въ томъ видѣ, какъ ихъ описываетъ Чермак.

II. Прямое дѣленіе, какъ нормальное явленіе при регенерации кишечнаго эпителия, описано Nicolas (94) у саламандры. Какъ извѣстно, въ кишечникѣ хвостатыхъ амфибій встрѣчаются кучки эпителиальныхъ *клетокъ*, лежащая ниже уровня цилиндрическаго эпителия и вполнѣ напоминающія крыши *наѣсковыхъ*. Эти образованія считались прежде за железы, Bizzozzo и Nicolas считаютъ ихъ очагами регенерации. По наблюдениямъ Nicolas эпителиальные отрisky образуются путемъ *прямого* дѣленія прилежащихъ цилиндрическихъ *клетокъ* (cellules basales); затѣмъ въ нихъ появляются *митозы*, и тогда уже они даютъ начало новымъ *клеткамъ* цилиндрическаго эпителия, выдвигающимся наружу.

Vom Rath (95) считаетъ это толкованіе „recht unwahrscheinlich“. Надо еще доказать, по его мнѣнію, что *клетки*, дѣлящіяся митотически, являются потомками *клетокъ*, раздѣлившихся прямымъ путемъ.

Мною (99) было подробно описано прямое дѣленіе въ эпителии желудка у взрослыхъ аксолотлей. Я не могъ подтвердить на этомъ объектѣ предположеній Штейнгауза (88) и Лукьянова (90), приписывавшихъ двудерность желудочнокишечнаго эпителия саламандры неполному каріокинезу. На овальныхъ ядрахъ образуются складки, обыкновенно слегка наискось къ длинному діаметру ядра, и раздѣляютъ его на двѣ, а иногда и на три части. Верхнія ядра могутъ подвергаться измѣненіямъ, связаннымъ вѣроятно съ выработкой слизистаго секрета, какъ это доказывается упомянутыми авторами. Я приписывалъ это дѣленіе главнымъ образомъ механическимъ влияніямъ, — тому давленію и растяженію, которымъ подвергаются *клетки* въ силу ихъ положенія. Дѣйствительно, замѣчается громадная разница въ очертаніяхъ *клетки*, если брать желудокъ пустой и наполненный, точно также разнится форма *клетки* и условия ея давленія въ зависимости отъ ея положенія: на вершинѣ или въ глубинѣ складки.

Съ тѣхъ поръ я могъ провѣрить и подтвердить фактическую сторону этихъ наблюдений надъ *личинками аксолотля*, въ желудкѣ которыхъ также встрѣчается прямое дѣленіе. Оно происходитъ, какъ и у взрослыхъ, путемъ образованія и углубленія складокъ (рис. 8). Складки образуются на очень многихъ ядрахъ, въ различныхъ направленіяхъ, но полное раздѣленіе встрѣчается сравнительно не часто; при этомъ образовавшіяся ядра могутъ лежать и рядомъ другъ съ другомъ, чего никогда не удавалось видѣть у взрослыхъ (ср. рис. 8 съ 8 и 9 l. cit.). Это зависитъ конечно отъ формы *клетокъ*, болѣе узкой и длинной у взрослыхъ, тогда какъ у личинокъ, наряду съ цилиндрическими *клетками*, встрѣчаются кубическія и уплощенныя. Какіхъ-либо намековъ на дѣле-

ніе *клеточнаго тѣла* — нѣтъ. Приписывать происхожденіе двудерности абортивному каріокинезу не позволяетъ общій ходъ процесса, который можно прослѣдить съ начала до конца; наряду съ этимъ у изслѣдованныхъ мною личинокъ находилась массовый каріокинезъ, насколько я могъ убѣдиться, всегда кончающійся нормально.

Подтверждая, такимъ образомъ, фактическую сторону прежнихъ наблюдений, я не могъ поддерживать высказанные мною тогда взгляды на значеніе механическихъ факторовъ въ томъ же объемѣ. Я считаю и теперь давленіе и растяженіе однимъ изъ моментовъ, способствующихъ скорѣйшему раздѣленію, но только при наличности условий, коренящихся въ самой *клеткѣ* и способныхъ вызвать полиморфию. Меня убѣждаетъ въ этомъ кишечный эпителий тѣхъ же личинокъ: не смотря на поистинѣ громадную деформацию, которой подвергаются эти *клетки*, — у нахрившихся личинокъ онѣ становятся плоскими, — образованіе складокъ на ядрахъ встрѣчается рѣдко, а прямое дѣленіе въ видѣ исключения.

Попутно мнѣ удавалось находить въ „*bourgeons germinatifs*“ кишечника аксолотля ядра со складками, а вмѣстѣ съ ними и каріокинезъ. Вѣроятно, подобныя картины привели Nicolas къ убѣжденію о смѣсѣ амитозовъ митозами. Но полного передѣленія ядра въ этомъ объектѣ я не могъ констатировать ни разу съ увѣренностью, не говоря уже о дѣленіи тѣла, поэтому я считаю себя вправѣ присоединиться къ мнѣнію vom Rath'a и съестъ предположеніе Nicolas за „*recht unwahrscheinlich*“.

6. Вопросъ о прямомъ дѣленіи въ половыхъ железахъ.

Въ половыхъ железахъ всѣхъ позвоночныхъ и безпозвоночныхъ встрѣчаются *клетки* двоякаго рода, разница между которыми выступаетъ особенно ясно въ періодъ дѣятельности органа. *Клетки* перваго рода являются половыми элементами въ собственномъ смыслѣ, такъ какъ онѣ превращаются въ спермій и яйца. *Клетки* втораго рода помѣщаются между половыми элементами, еще чаще между ними и оболочкой органа; онѣ получили очень много названій. Въ сѣмянникахъ ихъ называли замѣщающими, материнскими, краевыми, фолликулярными, вегетативными, Fuszellen, *клетками* Sertoli; въ яичникахъ — фолликулярными, питательными.

Въ личинкахъ значеніе *клетокъ* втораго рода не вызывало разногласій, такъ какъ вѣшняя разница между ними и яйцевыми *клетками* сразу бросается въ глаза, не то въ сѣмянникахъ. Многие изслѣдователи,

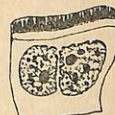


Рис. 8. Эпителий желудка личинки аксолотля 25 мм. Ж. Нерн., сафр.-лихтр. Zeiss. Ap. 2 mm.

не отрицая значеніе фолликулярныхъ кѣтокъ для поддержки и питанія формирующихся спермій, приписывали имъ еще другую, болѣе важную роль, свѣта ихъ родоначальниками сперматогоній. Съ этой точки зрѣнія всѣ элементы, которые мы можемъ различить въ функционирующемъ сѣмянникѣ, исключая оболочки, произошли отъ кѣтокъ одного рода. Такому „монистическому взгляду“ противустоитъ ученіе дуалистовъ о раздѣльномъ происхожденіи фолликулярныхъ и половыхъ кѣтокъ и возможности перехода однихъ въ другія.

Прямое дѣленіе было описано какъ въ собственно половыхъ кѣткахъ мужскихъ и женскихъ, такъ и въ фолликулярныхъ; въ первыхъ оно встрѣчается сравнительно рѣдко, но по вопросу о прямомъ дѣленіи фолликулярныхъ кѣтокъ существуетъ обширная литература. Эти случаи представляютъ громадную важность для біологическаго значенія амитоза: если прямое дѣленіе ядра съ послѣдующимъ дѣленіемъ кѣтки встрѣтится въ циклѣ развитія половыхъ элементовъ, взглядъ на прямое дѣленіе, какъ нормальный способъ размноженія кѣтки, будетъ установленъ на прочномъ основаніи. Лучшаго доказательства и не надо. Понятно теперь, почему ученые, специально работавшіе надъ амитозомъ, такъ охотно останавливались на прямомъ дѣленіи въ половыхъ железахъ, стараясь истолковать данныя въ пользу защищаемаго ими взгляда. Для доказательства регенеративнаго значенія амитоза фолликулярныхъ кѣтокъ необходимо доказатъ также, что фолликулярныя кѣтки служатъ для замѣщенія сперматогоній; эти два вопроса такъ тѣсно переплетаются между собой, что разрѣшить ихъ можно только вмѣстѣ, — обстоятельство, значительно усложняющее задачу изслѣдователя.

Одно время можно было думать, что вопросъ о значеніи прямого дѣленія въ половыхъ железахъ разрѣшенъ въ положительномъ смыслѣ и регенеративное значеніе амитоза установлено, это было въ серединѣ 80-хъ годовъ, послѣ работъ Carnou и Gilson'a. Затѣмъ появились изслѣдованія vom Rath'a, и положеніе дѣлъ измѣнилось; vom Rath доказывалъ, что прямое дѣленіе принадлежитъ исключительно фолликулярнымъ кѣткамъ и является признакомъ ихъ близкаго конца; это воззрѣніе встрѣтило сочувствіе многихъ. Но въ самое послѣднее время появляются вновь защитники монистическаго взгляда, ставящіе прямое дѣленіе въ началѣ сперматогенеза (Regaud, Loisel), и вопросъ снова затмѣняется.

Съ цѣлью выяснитъ всѣ эти вопросы, я произвелъ нѣкоторые наблюденія надъ прямымъ дѣленіемъ въ сѣмянникахъ и яичникахъ. Изъ сѣмянниковъ беззвоночныхъ мною были подробно изслѣдованы сѣмянники рѣчного рака; хотя этотъ объектъ изучался много разъ выдающимися изслѣдователями, но нѣкоторые пункты остаются до сихъ поръ невыясненными, между прочимъ, вопросъ о причинахъ и механизмѣ дѣленія. Поэтому я счелъ не лишнимъ перизслѣдовать его, обращая особое вниманіе на всѣ обстоятельства, сопровождающія прямое дѣленіе, и на дальнѣйшую судьбу фолликулярныхъ кѣтокъ. Въ виду того, что послѣднія данныя о регенеративномъ амитозѣ фолликулярныхъ кѣтокъ

основаны на изученіи сѣмянниковъ млекопитающихъ, я постарался лично ознакомиться и съ этими объектами, поскольку это представлялось необходимымъ для критическаго отношенія къ дѣлу. Что касается яичниковъ, я перизслѣдовалъ прямое дѣленіе питательныхъ кѣтокъ у одного изъ клоповъ: *Pyrthocoris apterus*. Кромѣ того я собралъ всю доступную мнѣ литературу о прямомъ дѣленіи въ половыхъ железахъ; въ нѣкоторыхъ случаяхъ простое сопоставленіе существующихъ работъ позволяетъ придти къ определеннымъ выводамъ.

7. Сѣмянники рѣчного рака.

Литература.

Въ вопросѣ о тонкомъ строеніи сѣмянниковъ и спермиогенезѣ рака исходнымъ пунктомъ является работа Grobben'a (78); хотя она появилась въ 1878 году, но до сихъ поръ не утратила своего значенія. Grobben показалъ, что сѣмянники у рака имѣютъ строеніе альвеолярной железы: по серединѣ каждой изъ лопастей идетъ центральный каналъ — сѣмянная трубка (образованіе, отличное отъ *vas deferens*); отъ нея отходятъ мелкія трубочки, вѣтвящіяся и оканчивающіяся пузырьками — сѣмянными дольками. Каждая трубочка покрыта соединительнотканной *tunica propria* съ овальными ядрами, внутри отъ нея лежитъ еще безструктурная тонкая кожа. Эпителій, выстилающій дольки, Grobben называетъ *Keimlager* и различаетъ въ немъ: 1) большія кѣтки съ большимъ круглымъ ядромъ, — сперматобласты Ebner-Neumann'a; 2) протоплазменную массу, прилежащую непосредственно къ оболочкѣ и не раздѣленную на кѣтки; въ ней помѣщены ядра меньшихъ размѣровъ и сильно красящіяся. Ядра съ принадлежащей къ нимъ протоплазмой Grobben называетъ „*Ersatzkeime*“, указывая этимъ на ихъ значеніе.

Сперматобласты, дѣлясь путемъ каріокнеза, превращаются въ спермій, ихъ замѣщеніе происходитъ насчетъ *Ersatzkeim*'овъ. Когда спермій уже образовался, ядра замѣщающаго слоя достигаютъ значительной величины и умножаются. „*Diese grossen Kerne theilen sich wahrscheinlich, und haben sich wohl gewiss schon früher getheilt*“ (p. 16). Въ примѣчаніи къ этому мѣсту авторъ добавляетъ: „*ich kann nicht unerwähnt lassen, dass ich Kernspindeln in dem Ersatzkeimlager nie zu Gesicht bekam, obgleich ich ohne Zweifel theilende Keime öfters beobachtete*“. Это выраженіе можно понимать въ томъ смыслѣ, что Grobben наблюдалъ прямое дѣленіе; такъ и толкуетъ его vom Rath. Въ 1878 году разниша между обоими видами дѣленія недостаточно еще выяснилась, и терминологія не была установлена.

Нѣкоторыя изъ ядеръ замѣщающаго слоя превращаются въ ядра сперматобластовъ; вокругъ нихъ обособляется тогда участокъ протоплазмы,

и они выходят из состава замещающего слоя; другие остаются на месте до будущего года. Изследуя молодых (3,7 см.) раков, Grobben находил в пузырьках элементы одного вида, схожие с Ersatzkeimen. Правда на рис. 9 Taf. V он изображает между ними и спермато-бласты, но объясняет их присутствие преждевременным появлением.

„Wir finden also—говорит он в заключение—dass zwischen Spermatoblast und Ersatzkeim ebensowenig ein Unterschied besteht, wie zwischen Eizelle und Follikelzelle“ (р. 19). В согласии со взглядами своего времени Grobben является „монистом“.

В работах G. Hermann'a (83) и M. Nussbaum'a (84) не находится указаний на прямое деление и судьбы фолликулярных клеток: сообщение первого из авторов очень коротко, а Nussbaum занимается каркиномозом и образованием клеток.

Sabatier (85) в своей первой работе производит протоспермато-бласты из соединительнотканной оболочки долек. Ея плоския ядра делятся прямым путем, окружаются тонким слоем протоплазмы и превращаются в названные элементы. Протосперматобласты образуют внутри себя дейтосперматобласты „par la genèse directe“—процессом, напоминающим свободное образование ядер прежних авторов. Описание Sabatier было шагом назад в сравнении с точной работой Grobben'a, и все последующие авторы признали его плодом недоразумения.

В обширном исследовании о сперматогенезе арthropод Gilson (86) уделяет много внимания представителям десятиногих ракообразных, а в частности речному раку. Результаты его исследования формулированы в ряд кратких и ясных положений, из которых я приведу главнейшие в подлиннике; они относятся к *Astacus fluviatilis*.

„Première étape. 1. La cavité de la partie productrice de l'organe mâle ne renferme à une certaine période, qu'une masse de protoplasme indivise, véritable plasmodium contenant de nombreux noyaux. 3. Ces noyaux multiplient par sténose pendant une grande partie de l'année sans qu'aucune phénomène de diérèse ne se produise dans le protoplasma qui les contient. 4. Mais à un moment donné celui-ci (le protoplasme) entre à son tour en mouvement et s'individualise autour d'un certain nombre de ces noyaux: ainsi naissent les métrocytes de première grandeur, d'où vont dériver tous les éléments spermatiques destinés à la prochaine saison de reproduction“ (р. 125 и сл.).

Из этих положений ясно, что воззрения Gilson'a на фолликулярные клетки и их значение совпадают со взглядами Grobben'a, только названия другие: Ersatzkeime немецкого ученого превращены в Plasmodium. Отсутствие клеточных границ в плазмодии Gilson доказывает с особой тщательностью: кроме расщипанных препаратов и срисов (фиксация сулемовой смесью автора), была применена обработка серебром и золотом.

Таким образом по Gilson'у прямое деление является первым и непрерывным членом в цикле развития половых элементов; в этом

отношении его исследование всецело подтверждает взгляды его учителя Carnoy. Последний доказывал (85), что в начале сперматогенеза половые элементы могут размножаться путем прямого деления; он утверждал это относительно некоторых Isopoda (*Asellus*, *Idotea*) и Decapoda (*Astacus* не был исследован), основываясь на том, что в известное время года, перед сперматогенезом, митозы в сямнишках почти совершенно отсутствуют.

Къ совершенно новым результатам по вопросу о замещении сперматогоний пришел vom Rath (91), исследуя вновь сямнишки рака. Он описывает в сямнишках пузырьках, также как и предшествовавшие авторы, два рода элементов: сперматогоний и краевых или фолликулярных клеток (терминология la Valette St-George'a). Границь между краевыми клетками vom Rath не выдал и склонен, как Grobben и Gilson, признать существование плазмодия („sichere diese Kerne in eine gemeinsame Plasmamasse eingebettet zu sein“ р. 343). Ядра краевых клеток делятся прямым путем; первые следы деления встречаются в июле месяца, но особенного развития оно достигает в августе, когда начинается сперматогенез, и краевые ядра вырастают до гигантских размеров. По мере развития спермий, ядра, прежде богатые хроматином, начинают бледнеть вследствие его исчезания; в скором времени они окончательно распадаются и образуют слизистую массу, в которую погружены спермий. Краевые клетки исполняют, по мнению vom Rath'a, „железистую функцию“, в связи с чем и находится прямое деление.

Для регенерации половых элементов служат: 1) сперматогоний, не превращающихся в сперматоциты, а остающихся в таком же виде до будущего года; 2) сперматогоний, лежащих в выводных протоках. Что касается краевых клеток, они замещаются клетками выводных протоков „с продолговатыми или овальными ядрами“ и также без ясных клеточных границ. (Признавая плазмодий, в. Р., тем не менее, всегда говорит о клетках). На границь между выводным протоком и сямнишным пузырьком ядра этих клеток делятся амитотически, втягиваются в сямнишную пузырек и превращаются в ядра краевых клеток.

Sabatier (93) в новой подробной работе о сперматогенезе у Decapoda изменяет свои прежние взгляды. В согласии с воззрениями Grobben'a и Gilson'a он описывает плазмодийный слой—бластему, содержащую в себе „germes de remplacement“, — ядра, на счет которых образуются половые элементы. Деление этих ядер происходит, хотя и прямым, но довольно сложным, путем; Sabatier называет этот процесс „division directe par voie de putréfaction nucléinienne“ и различает в нем 5 стадий: 1) хроматиновые зерна собираются в более компактные массы; 2) они распадаются и развываются по ядру в виде пыли (poussière chromatique); 3) часть хроматиновой пыли образует центральную зону, располагающуюся поперек ядра—„voie lactée

placéinienne“ по образному выражению автора, остальная часть образует скопления в боковых частях ядра; 4) зернышки, входящая в состав центрального пояса, конденсируются и образуют два параллельных хроматиновых слоя; зернышки боковых частей образуют центральные ядерные массы; между слоями хроматина появляется слой каріоплазмы „plaque sauroplasmique“; 5) ядро распадается на 2 части по „plaque sauroplasmique“, дочерние ядра сдвигаются друг к другу. После этого ядра переходят в покоящееся состояние.

Къ сожалѣнію я не могъ познакомиться съ работой Sabatier въ подлинникѣ и принужденъ цитировать ее по изложению Vouin'a, вслѣдствіе этого не могу ручаться за вѣрность перевода.

Vom Rath (94 и 95) относитъ прямое дѣленіе фолликулярныхъ клѣтокъ рака къ категоріи дѣленія „mit Kernplatte“, установленной имъ на основаніи изслѣдованія среднекишечной железы мокрицы. Онъ продолжаетъ отстаивать выработанную имъ точку зрѣнія на значеніе фолликулярныхъ клѣтокъ.

Собственныя наблюденія.

Періодъ половой дѣятельности нашего рѣчного рака (*Astacus leptodactylus* Kessl.) падаетъ на осенніе мѣсяцы; циклъ измѣненій его половыхъ элементовъ является такимъ образомъ годичнымъ. Я бралъ для изслѣдованія сѣмянники раковъ въ іюль, августѣ, сентябрѣ, ноябрѣ и декабрѣ; фиксировалъ жидкостью Hertmann'a (лучшіе результаты) и сушеной съ уксуной (объ окраскѣ см. методику). Слѣдуетъ замѣтить, что сѣмянники отдѣльныхъ особей, фиксированныхъ одновременно, не даютъ вполне одинаковыхъ картинъ: у однихъ процессъ сперміогенеза болѣе подвинулся впередъ, у другихъ менѣе. Далѣе, между отдѣльными дольками сѣмянника могутъ существовать различія: обыкновенно большинство находится на одной стадіи, напр. сперматидъ, но наряду съ этимъ встрѣчаются дольки со сперматоцитами и съ формирующимися спермиями. Эти обстоятельства облегчаютъ изслѣдованіе, позволяя ограничиться меньшимъ числомъ объектовъ.

Циклъ развитія половыхъ элементовъ рака вполне подходитъ подъ схему, установленную О. Hertwig'омъ. Безъ всякой натяжки можно отличать періоды: 1) дѣленія, 2) роста, 3) созрѣванія, 4) формированія спермій и, наконецъ, 5) періодъ регенерации. Рука объ руку съ измѣненіемъ половыхъ элементовъ идутъ измѣненія фолликулярныхъ клѣтокъ. Онѣ находятся въ *покой* во время періода дѣленія; за время роста и созрѣванія половыхъ элементовъ замѣчается усиленный *ростъ* фолликулярныхъ клѣтокъ, достигающій своего аспе въ долькахъ со сперматоцитами. Далѣе наступаютъ уже ихъ *регрессивныя измѣненія*. Мы рассмотримъ всѣ эти три стадіи, сообщая также объ измѣненіяхъ половыхъ элементовъ, насколько это необходимо для яснаго пониманія дѣла.

1.

Въ сѣмянникахъ, фиксированныхъ во второй половинѣ іюля, мы найдемъ округлые или грушевидные сѣмянные пузырьки $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{2}$ mm въ діаметрѣ, плотно набитые клѣтками. Одинъ изъ такихъ пузырьковъ изображенъ на рис. 9 при слабомъ увеличеніи; разсмотрѣвая его, можно ознакомиться съ состояніемъ клѣточныхъ элементовъ, типичнымъ для данного періода.

Каждый сѣмянной пузырекъ покрытъ оболочкой; какъ это показали еще Grobben, оболочка состоитъ изъ двухъ пленокъ, отдѣленныхъ другъ отъ друга узкой щелью. Внутренняя оболочка очень плотно прилежитъ къ клѣточному содержимому и на разрѣзѣ кажется тонкой рѣзкой линіей; между ней и наружной оболочкой помѣщены ядра (m), узкія и длинныя на разрѣзѣ, округлыя или овальныя при разсмотрѣваніи en face. Въ описываемой стадіи тѣла, относящаяся къ нимъ, совершенно незамѣтны; вслѣдствіи, въ періодъ регенерации, оболочки первѣдо расслаиваются, и тогда клѣтки могутъ отставать; онѣ имѣютъ видъ плоскихъ и тонкихъ листочковъ. Наружная оболочка, которую онѣ, вѣроятно, и образуютъ, представляетъ изъ себя тонкую перепонку, на расширенныхъ препаратахъ казущуюся однородной, иногда слегка волокнистой. Grobben называетъ эту оболочку соединительно-тканной; вѣроятно она построена по типу другихъ перепоночекъ рака, также однородныхъ или слабо волокнистыхъ. Точное гистологическое изслѣдованіе еще не коснулось большинства образований безпозвоночныхъ, а потому и классификація ихъ является временной.

Оболочка сѣмянныхъ канальцевъ, образующихъ горлышки пузырьковъ, покрыта сѣтью мышечныхъ волоконъ; продолжаютъ ли они и на пузырекъ, остается невыясненнымъ. На расширенныхъ плоскостныхъ препаратахъ оболочки иногда замѣтны тонкія блестящія волокна, пробѣгающія по ней, но сдѣлать определенное заключеніе объ ихъ природѣ я не могу, тѣмъ болѣе, что между дольками пробѣгаютъ также пучки нервовъ; и упомянутыя волокна могутъ принадлежать ихъ конечнымъ развѣтвленіямъ.

Содержимое пузырька состоитъ изъ клѣточныхъ элементовъ трехъ рода: 1) сперматогоній, 2) фолликулярныхъ или краевыхъ клѣтокъ, 3) эпителиальныхъ клѣтокъ шейки.

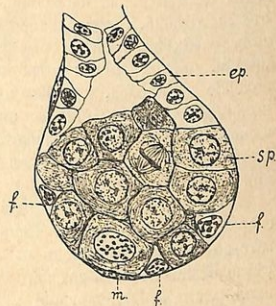


Рис. 9. Сѣмянной пузырекъ рѣчного рака (іюль): ep—эпителий шейки; f—фолликулярныя клѣтки; m—ядра оболочекъ; sp—сперматогоніи. Ж. Негт.: сафр. лихтр. Слабое увеличеніе.

Сперматогонии сейчас же бросаются в глаза: это большие (25—35 μ), округлые или многогранные клетки с большими круглыми ядрами. Тело их интенсивно окрашивается кислотными красками; оно имеет ясно выраженное волокнистое строение, а между волокнами располагается мелкозернистое вещество, образующее мѣстами болѣе густыя скопления. Ядро большое, пузырьковидное (рис. 10 e, f), в немъ всегда находится одно или два настоящихъ ядрышка, красящихся въ зеленый цвѣтъ отъ лихтриона, въ яркочерный отъ смеси Biondi. Распределение хроматина очень характерно: онъ является раздробленнымъ на мелкия зернышки, образующія густыя скопления вокругъ ядрышекъ, и рыхлые, походяе на хлопья, комочки въ различныхъ мѣстахъ ядра. Нѣжная лицевая сѣтка соединяетъ отдѣльные скопления между собой и съ периферией. Очевидно сперматогонии въ описываемый периодъ соответствуютъ „spermatogonies à noyaux croûteux“ млекопитающихъ по терминологии Regaud.

Крайне характернымъ является отношение хроматинового остова сперматогонии къ окраскѣ Biondi—Heidenhain'a: онъ принимаетъ красновато-коричневый оттѣнокъ съ легкимъ зеленоватымъ налетомъ и этимъ рѣзко отличается отъ зеленого остова ядеръ фолликулярныхъ и эпителиальныхъ клетокъ. Исслѣдование съ масляной системой показываетъ различную окраску отдѣльныхъ зернышекъ: среди основной красноватой массы попадаются зеленые глыбки, иногда мелкия зерна бутылочнозеленого цвѣта. Очевидно, мы имѣемъ здѣсь дѣло съ особой модификаціей хроматина—оксихроматиномъ M. Heidenhain'a; Rohde (03), обстоятельно исслѣдовавшій въ недавнее время измѣненія красящей способности хроматива, считаетъ указанную модификацію болѣе бѣдной фосфоромъ.

Тамъ и сямъ встрѣчаются сперматогонии, продѣлывающія послѣднія дѣленія. Непрерывнаго палочка не образуется: хроматинъ собирается въ короткия зернистыя палочки, соединенныя между собой лишневыми нитями; укорачиваясь, палочки превращаются въ компактные шаррики. Число хромосомъ очень велико, около 200; точно считать ихъ невозможно. Нѣсколько разъ удавалось мнѣ видѣть сперматогонии съ двумя ядрами, также съ ядрами, имѣющими неправильную форму въ видѣ буквы *e* или цифры 8. Такія находки очень рѣдки, поэтому сопоставлять ихъ другъ съ другомъ и толковать какъ прямое дѣленіе я не рѣшаюсь, тѣмъ болѣе что Gilson указываетъ на возможность abortивнаго каріокинеза въ сѣмянникахъ рака. Сперматогонии съ полиморфнымъ ядромъ и съ двумя ядрами могутъ длиться каріокинетически; мнѣ удавалось находить ихъ въ стадіи клубка. Эти наблюденія лишній разъ опровергаютъ утверждение vom Rath'a (94), по которому всѣ клетки съ полиморфнымъ ядромъ, встрѣчающіяся въ половыхъ железахъ, обречены на гибель.

Фолликулярныя или краевыя клетки (рис. 9 f) помѣщаются между сперматогоніями и оболочкой; онѣ притиснуты, сдавлены съ боковъ рвущимися и дѣлящимися сперматогоніями, отчего на разрѣзахъ, идущихъ черезъ середину дольки, имѣютъ форму треугольника.

Ядра фолликулярныхъ клетокъ также получаютъ нѣрѣдко угловатую форму, въ описываемый периодъ они меньше ядеръ сперматогоній и рѣзко отличаются отъ нихъ по свойствамъ ядернаго остова (рис. 10 a, b, c). Хроматинъ образуетъ въ нихъ большія компактныя глыбки, размѣщенныя какъ въ ядерной полости, такъ и подъ оболочкой; иногда въ центрѣ лежитъ одна большая глыбка, отъ которой идутъ радиально лицевыя нити, усѣяныя зернами меньшей величины; иногда двѣ такихъ глыбки; иногда вся ядерная полость усѣяна равномерными крупными зернами. Цитоплазма фолликулярныхъ клетокъ, имѣющаяся въ очень небольшомъ количествѣ около ядеръ, является свѣтлой, слабо красящейся, съ нѣжными перелетающими волокнами; въ это время въ ней нѣтъ еще зернистыхъ включеній.

Я не вижу никакихъ оснований признавать существованіе „плазмодія“ или синцитія фолликулярныхъ клетокъ, какъ это дѣлаютъ всѣ авторы, работавшіе надъ сѣмянниками рака. Въ болѣшинствѣ случаевъ сперматогонии плотно прилегаютъ къ оболочкѣ, между ними кое-гдѣ видны ядра краевыхъ клетокъ съ небольшимъ треугольнымъ скопленіемъ цитоплазмы; въ этихъ случаяхъ рѣшить вопросъ, существуетъ ли граница между отдѣльными клетками, прямо невозможно. Но иногда два или нѣсколько ядеръ лежатъ вмѣстѣ, въ одномъ промежуткѣ между сперматогоніями (рис. 11), и тогда на препаратахъ, фиксированныхъ жидкостью Неймана, масляная система обнаруживаетъ ясныя клеточныя границы. Мы увидимъ, что впоследствии, въ периодъ регенерации, границы фолликулярныхъ клетокъ выступаютъ еще отчетливѣе.

Горлышко сѣмянныхъ пузырьковъ выстлано слоемъ цилиндрическихъ эпителиальныхъ клетокъ, составляющихъ прямое продолженіе эпителия сѣмянныхъ канальевъ (рис. 9 ep). Тѣла этихъ клетокъ являются свѣтлыми, прозрачными, съ очень нѣжными волокнами, идущими въ различныхъ направленіяхъ. Никакихъ указаній на железистую функцію этого эпителия въ данный периодъ я не нашелъ: ни зеренъ, ни скопле-

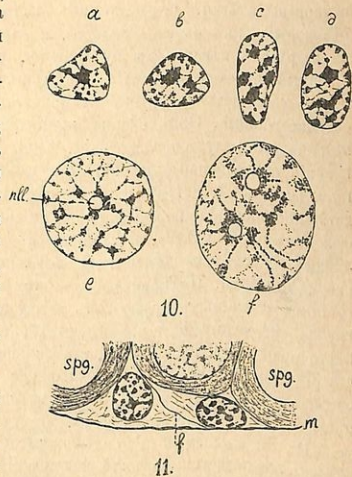


Рис. 10. Сѣмянникъ рѣчного рака, a, b, c—ядра фолликулярныхъ клетокъ; d—эпителія горлышка; e, f—ядра сперматогоній; g—настоящее ядрышко. Ж. Нейм.; сафр. лихтр. Reich. 18 в.
Рис. 11. f—границы между фолликулярными клетками; m—оболочка дольки; spg—сперматогонии. Обработка та же.

ния секрета. Ядра эпителия построены совершенно по тому же типу, что и ядра фолликулярных клеток (см. рис. 10 d), величина их та же, только форма, соответственно формѣ клетки, является болѣе правильной, овальной.

Въ какомъ отношеніи находятся между собой эпителии и фолликулярныя клетки? Сходство ихъ тѣмъ и ядрѣ уже а priori дѣлаетъ вѣроятнымъ ихъ близкое родство, а картины, которыя можно наблюдать на разрѣзахъ нѣкоторыхъ пузырьковъ, позволяютъ установить непосредственный переходъ эпителия въ фолликулярныя клетки. Эти отношенія можно наблюдать въ шейкѣ пузырька, на границѣ между эпителиемъ и сперматогоніями. Обыкновенно цилиндрической эпителии вплотную примыкаетъ къ ряду сперматогоній, какъ на рис. 9 справа, но нѣрѣдко крайнія эпителиальныя клетки сдавливаются сперматогоніями и уплотняются (на рис. 9 слева одна клетка). Въ такомъ случаѣ можно наблюдать постепенный переходъ отъ цилиндрической клетки эпителия до фолликулярной клетки; и становится совершенно ясно, что фолликулярныя клетки есть не что иное какъ эпителии, раздвинутыи и сдавленные сперматогоніями. Подтвержденіемъ этому служитъ нахождение сперматогоній въ сѣмянныхъ трубочкахъ между эпителиальными клетками. Иногда группа сперматогоній выпячиваетъ оболочку канальца, образуя какъ бы клеточную нишу; несомнѣнно, такія ниши представляютъ изъ себя первыя стадии развитія сѣмянныхъ пузырьковъ, и эпителии, лежащій между сперматогоніями, долженъ превратиться въ фолликулярныя клетки, — иного источника для нихъ нѣтъ.

Въ описываемый періодъ прямое дѣленіе ядеръ фолликулярныхъ клетокъ наблюдается въ видѣ исключенія; очень рѣдко мнѣ приходилось видѣть ядро со складками или отшнурованіе небольшихъ частей. Въ эпителиальныхъ клеткахъ шейки встрѣчались нрѣдка каріокINETИЧЕСКІЯ фигуры.

2.

Во второй половинѣ іюля, наряду съ сѣмянниками въ „періодѣ дѣленія“, попадаются сѣмянники, вступившіе уже въ „періодъ роста“, т.-е. превращенія сперматогоній въ сперматоциты.

Сперматогоніи перестаютъ дѣлиться, тѣла ихъ увеличиваются въ объемѣ и начинаютъ интенсивно закрашиваться, въ нихъ появляются блестящія веретенообразныя вклученія, еще сильнѣе окрашивающіяся лихтгрюномъ, — „Nebenkerne“² авторовъ. Измѣненія въ ядрахъ очень характерны для описываемаго періода: мелкозернистый хроматинъ начинаетъ равномерно распредѣляться по линновому остову, и въ ядрѣ образуются тончайшія зернистыя нити; ядрышко пока сохраняется. Въ большинствѣ случаевъ ядерный остовъ въ этомъ періодѣ сбивается въ кучу къ одному полюсу ядра, образуя картину, описанную Моогомъ у салахій и Rosen'омъ у растений подъ именемъ „Synapsis“³. Болѣе чѣмъ

вѣроятно, что подобное явленіе обязано своимъ происхожденіемъ дѣйствию фиксатора на очень нѣжный и отстающій отъ оболочки ядерный остовъ: случайно сохранившіяся ядра съ равномернымъ распредѣленіемъ остова (главнымъ образомъ въ периферическихъ частяхъ препарата) подтверждаютъ такое толкованіе.

Тонкія нити затѣмъ утолщаются, укорачиваются и образуютъ извѣстный клубокъ сперматоцита (рис. 12 spc). Клубокъ состоитъ изъ довольно толстыхъ нитей, вѣрнѣе палочекъ, пересѣкающихъ полость ядра въ различныхъ направленіяхъ. Нити кажутся шероховатыми, сильная система показывается, что онѣ сложены изъ мелкихъ зеренъ; между отдельными нитями протянуты тонкія волокна линина. Такимъ путемъ изъ сперматогоній образуются сперматоциты 1-го ряда.

Въ этомъ состояніи клетки пребываютъ, повидному, долго, такъ какъ дольки со сперматоцитами встрѣчаются даже на сѣмянникахъ, фиксированныхъ 1-го сентября. Въ серединѣ августа начинается обыкновенно „періодъ созрѣванія“.

У рака, какъ у большинства животныхъ и растений, онъ заключается въ двухъ каріокINETИЧЕСКИХЪ дѣленіяхъ, слѣдующихъ одно за другимъ безъ промежутка покоя.

Первое дѣленіе является гетеротипичнымъ: нити клубка превращаются въ короткіе палочковидные сегменты, образующіе затѣмъ колецки. Число сегментовъ приблизительно вдвое меньше числа хромосомъ въ сперматогоніяхъ (около 80), слѣдовательно и у рака имѣетъ мѣсто „псевдоредукція“⁴. КаріокINETИЧЕСКІЯ фигуры, приводившія въ такое восхищеніе Сапоу, дѣйствительно замѣчательны по красотѣ и изяществу; онѣ могутъ служить лучшимъ образцомъ для демонстраціи развитія ахроматиновой фигуры. Протекаетъ ли второе дѣленіе съ продольнымъ или поперечнымъ расщепленіемъ хромосомъ, рѣшить трудно встѣдствіе ихъ почти шаровидной формы. Крайне интереснымъ является возникновеніе вокругъ фигуры дѣленія особой скорлупы, образованной

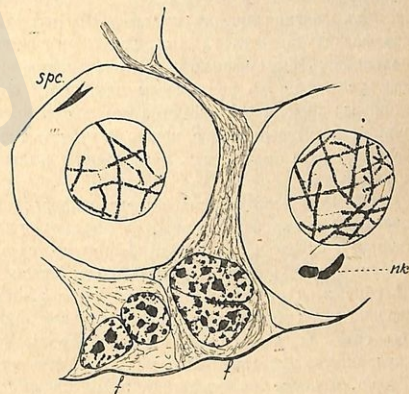


Рис. 12. Сѣмянникъ рѣчного рака. f, f—фолликулярныя клетки; spc—сперматоцитъ; nk—„Nebenkerne“. Ж. Нерн.; сафр. лихтгр. Reich. 18 b.

изъ тонкихъ, правильно пересѣкающихся волоконъ; при дѣленіи кѣтки, дѣлится и эта волокнистая масса, а въ сперматидѣхъ она образуетъ кольцо или клубокъ, лежащій рядомъ съ ядромъ (см. рис. 13). Вѣроятно, мы имѣемъ здѣсь дѣло съ образованиями, относящимися къ категоріи митохондрій (Benda); впрочемъ вопросъ о включеніяхъ въ половые элементы въ настоящее время крайне запутанъ, и ихъ номенклатура далеко не приведена въ порядокъ.

Параллельно съ измѣненіями половыхъ элементовъ идутъ измѣненія и въ фолликулярныхъ кѣткахъ. Въ пузырькахъ со стадіей synapsis ядра фолликулярныхъ кѣтокъ слегка увеличиваются въ объемѣ и становятся какъ бы прозрачнѣе. Это зависитъ, вѣроятно, отъ набухания ядра, увеличения въ немъ массы кѣточного сока, вслѣдствіе чего хроматиновые глыбки отодвигаются другъ отъ друга. Увеличеніе это, впрочемъ, незначительно, и его можно подмѣтить только, сравнивая на одномъ препаратѣ ядра различныхъ пузырьковъ. Кѣточное тѣло также слегка набухаетъ.

По мѣрѣ того какъ въ ядрахъ половыхъ кѣтокъ формируется типичный клубокъ сперматоцита, въ фолликулярныхъ кѣткахъ появляются отдѣльные случаи каріокинеза. Сообразно сдвинутому тѣлу кѣтки и каріокинетическія фигуры лежатъ косо; число хромосомъ очень велико, онѣ сбиваются въгѣтъ и въ стадіи экваторіальной пластинки образуютъ довольно толстый кружокъ. Ахроматиновая фигура на удачно приведенномъ срѣзѣ выделяется вполне ясно. Констатированіе каріокинеза фолликулярныхъ кѣтокъ рѣзко противорѣчитъ утвержденіямъ Grobden'a и Gilson'a, никогда не видавшихъ этого процесса дѣленія въ своихъ плазмодіяхъ.

Въ долькахъ со сперматоцитами каріокинезъ исчезаетъ, и измѣненія фолликулярныхъ кѣтокъ быстро прогрессируютъ. Тѣло кѣтки увеличивается, сохраняя въ общемъ треугольную форму; волоконца, раньше неясныя и блѣдныя, начинаютъ выступать отчетливѣе, между ними появляются зернышки. Вскорѣ верхшій уголъ кѣтки начинаетъ разрастаться и проникать въглубь дольки между сперматоцитами.

Такъ какъ долька плотно набита кѣтками, то растущая верхушка должна выбирать промежутки, гдѣ сопротивленіе ея росту слабѣе, что заставляетъ ее изгибаться. Поэтому кѣтки, перерѣзанныя во всю длину (рис. 12), встрѣчаются очень рѣдко, обыкновенно верхушки срѣзаются. На препаратахъ, соответственныхъ рис. 12, въ тѣлѣ фолликулярныхъ кѣтокъ видна ясная продольная волокнистость; пока она является еще довольно нѣжной, но съ теченіемъ времени дѣлается грубѣе и рѣзче. По мѣрѣ роста верхушки, отъ нея отходятъ боковые отростки, проникающіе между сосѣдними сперматоцитами и охватывающіе ихъ. Этотъ процессъ продолжается въ теченіе всего періода созрѣванія и достигаетъ полного распѣта въ долькахъ со сперматидами. Мы получаемъ тогда (рис. 13) гигантскія кѣтки съ широкими стволами, простирающія во всѣ стороны свои версты и охватывающія ими цѣлую группу сперматидъ, которыя

оказываются какъ бы погруженными въ ихъ тѣло. Сходство фолликулярныхъ кѣтокъ съ „cellule ramificate“ Sertoli млекопитающихъ становится тогда поразительнымъ.

Между волоконцами, выступающими теперь очень рѣзко, видны темныя включения различной величины: отъ самыхъ мелкихъ, едва уловимыхъ глазомъ, зернышекъ до большихъ неправильныхъ комочковъ или глыбокъ. Они расположены по ходу волоконъ, часто цугомъ, глыбка за глыбкой, образуя какъ бы дорожки, идущія отъ основанія кѣтки и терпящіяся между сперматидами. На препаратахъ, фиксированныхъ жидкостью Негманна, часть зеренъ темнѣетъ; слѣдуетъ замѣтить, что этотъ темный оттѣнокъ какъ-то сѣрѣе чернаго цвѣта жировыхъ капель, встрѣчающихся всегда между дольками.

Мнѣ кажется поэтому, что здѣсь имѣется не просто жиръ, а особыя жироподобныя (липоидныя) соединения. Весьма вѣроятно, что фолликулярныя кѣтки въ этомъ періодѣ служатъ для питанія половыхъ элементовъ: онѣ поглощаютъ питательный матеріалъ извне, перерабатываютъ его и подвозятъ къ мѣсту назначенія.

Картинки, изображенныя на рис. 13, когда кѣтка выступаетъ во всю длину, встрѣчаются рѣдко, для этого требуется удачное направленіе разрѣза; вѣроятно этимъ и объясняется то, что ни одинъ изъ авторовъ, работавшихъ надъ сѣмянниками рака, не видалъ ихъ. Зато на каждомъ срѣзѣ видны теперь волокнистыя отростки кѣтокъ, образующіе прожилки между половыми элементами, какъ бы основную массу, въ которую они заключены.

Теперь мы можемъ перейти къ наиболѣе интересному для насъ вопросу: объ измѣненіяхъ ядеръ фолликулярныхъ кѣтокъ. Вкратцѣ ихъ можно резюмировать слѣдующимъ образомъ: ядра подвергаются 1) *интертрофи*, 2) *полиморфи* и 3) *прямоу дѣленію*.

Увеличеніе размѣровъ ядеръ, начавшееся еще въ стадіи synapsis, продолжается въ періодъ созрѣванія, и нѣкоторыя изъ нихъ достигаютъ громадныхъ размѣровъ (40—50 μ), превосходя величиной сперматоциты. Но тогда какъ въ первое время количество хроматина замѣтно не увеличивалось, и ядра только набухали, — здѣсь происходитъ значи-

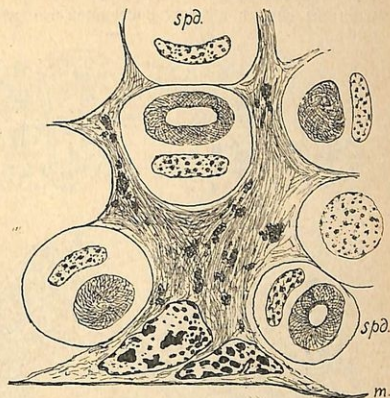


рис. 13. Сѣмянникъ рѣчного рака. Фолликулярная кѣтка на высотѣ развитія; m — оболочка дольки; spd — сперматиды. Ж. Негм.; сафр. азхтр. Reich. 18 b.

тельный прирост хроматина. Интенсивно красная (послѣ сафранина-лихтрюна) или зеленая (Biondi) гигантскія ядра сразу бросаются въ глаза при разсматриваніи препарата изъ періода созрѣванія. Эти измѣненія мы вправѣ назвать настоящей гипертрофіей (рис. 14).

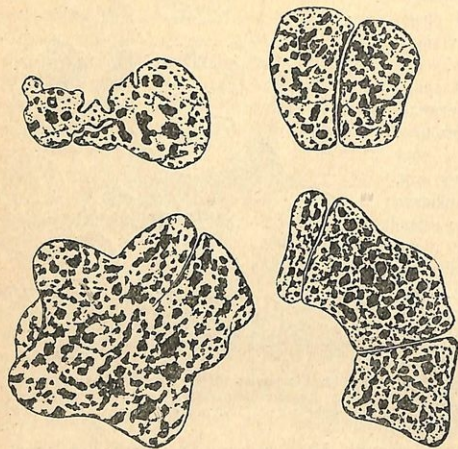


Рис. 14. Сѣмянникъ рѣчного рака. Ядра фолликулярныхъ кѣ-токъ на тангенціальныхъ разрѣзахъ. Ж. Негм.; сафр. лихтр. Reich. 18 b.

вается (рис. 15 нижн). Такой видъ ядра имѣютъ на строго поперечныхъ разрѣзахъ; тутъ ихъ гипертрофія не такъ замѣтна, не такъ бросается въ глаза, какъ на разрѣзахъ касательныхъ къ стѣнкѣ пузырька (рис. 14). При разсматриваніи съ поверхности, ядра имѣютъ видъ широговъ, или лепешекъ; вслѣдствіе разрастанія они теперь лежатъ ближе другъ къ другу, чѣмъ въ предшествующіе періоды. Нерѣдко контуръ ядра бываетъ четырехугольнымъ съ закругленными краями, иногда четырехугольникъ сгибается на одну сторону; нерѣдки ядра овальные. Если ядро перерѣзано наискось, — что бываетъ въ большинствѣ случаевъ, — форма его является средней между той, которую даетъ чисто поперечный и чисто тангенціальныи срѣзъ, обыкновенно крайне неправильной.

Ядра съ цѣлыми и ровными контурами встрѣчаются рѣдко: обыкновенно ихъ ростъ сопровождается *поморфией*, которая и здѣсь проявляется въ видѣ *образованія складокъ*. Складки, углубляясь, вызываютъ полное *раздѣленіе* ядра на двѣ или нѣсколько частей.

Образованіе складокъ идетъ здѣсь совершенно такимъ же образомъ, какъ въ ядрахъ кожного эпителия аскалотля: ядерная оболочка съ лю-

Форма ядеръ очень разнообразна. Ядра, увеличившіяся не особенно много, сохраняютъ прежнюю пирамидальную форму, причѣмъ верхушка пирамиды помѣщается между двумя половыми кѣтками; разросшіяся сильнѣе и лежація подъ нѣсколькими сперматидами могутъ упицаться (рис. 15 среди.); наконецъ, вмѣсто одного срединнаго выступа можетъ появиться два по бокамъ, а средняя часть продавливается

бой стороны вворачивается внутрь ядра, какъ будто бы на ядро давила невидимая нитка. Края складки могутъ расходиться подъ угломъ, но это бываетъ не часто: обыкновенно они идутъ параллельно, раздѣленные узкой щелью, и скругляются только вблизи перехода въ контуръ ядра; они могутъ прилежать другъ къ другу такъ близко, что видны какъ двѣ отдѣльныя линіи только тогда, когда смотришь прямо вглубь складки, а при мало-мальски косомъ положеніи относительно наблюдателя кажутся слившимися въ одну полоску (рис. 12 справа, рис. 14 прав. нижн.). Такія картины производятъ пллюзію перегородки, вдающейся въ ядро; — ошибка, въ которую впасть такой точный исследователь, какъ vom Rath, описывая дѣленіе mit Kernplatte, путемъ образованія ядерной пластинки, впоследствии разслаивающейся на 2 листка.

Углубляясь, складки доходятъ до ядерной оболочки противоположной стороны или до противуположной складки, и тогда ядро оказывается раздѣвшимся, какъ бы разрѣваннымъ, по вполне вѣрному замѣчанію vom Rath'a. Такимъ же образомъ описываетъ процессъ дѣленія и Gilson: „Tous les intermédiaires s'observent entre le simple sillon, à peine indiqué à la surface du noyau, jusqu'au profond étranglement qui le divise en deux moitiés presque entièrement séparées“ (86 p. 130). Конечно не всѣ тѣ ядра, которые кажутся раздѣвшимися на тонкихъ разрѣзахъ, раздѣлились до конца на самомъ дѣлѣ, но, въ общемъ, процентъ раздѣвшихся очень великъ, какъ это ясно показываетъ слѣдующій періодъ жизни фолликулярныхъ кѣтокъ.

Направленіе складокъ крайне разнообразно, число ихъ различно, поэтому и картины дѣленія получаютъ самый разнообразный видъ: врядъ ли можно найти двѣ одинаковыхъ. На рис. 14 (лѣв. верх.) изображено большое ядро, видимое со стороны оболочки, оно все изрѣзано складками, большими и малыми; глубокая наискось расположенная складка подходит къ небольшой выемкѣ на противоположной сторонѣ, и, вѣроятно, въ этомъ мѣстѣ должно было произойти скорое раздѣленіе. Но такія изрѣзанные ядра сравнительно рѣдки. Часто встрѣчается раздѣленіе ядра на двѣ приблизительно равныя половины, при этомъ складка

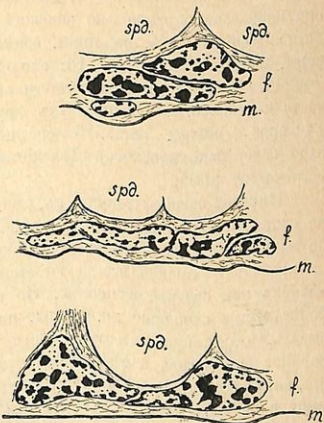


Рис. 15. Сѣмянникъ рѣчного рака. f, f — фолликулярныя кѣтки; m — оболочка дольки; spd — сперматиды. Ж. Негм.; сафр. лихтр. Reich. 18 b.

может располагаться как поперек, по короткому диаметру ядра, так и вдоль (рис. 14 прав. верх.).

На поперечных разрывах видно, что иногда складка идет перпендикулярно к поверхности, кратчайшей дорогой, но едва ли не чаще она направляется несколько наискось (рис. 15). Треугольное ядро раздвигавшее наискось, по линии, соединяющей середины его двух сторон, изображено на рис. 13; это случай обыкновенный.

Разделение ядра на три части встречается сплошь и рядом; третья часть почти всегда меньше двух других (образцы деления на рис. 14 прав. нижн., рис. 15 средн., рис. 15 верхн.; в последнем ядро перерезано наискось). Деление на четыре и большее число частей встречается редко.

Никакой закономерности в распределении хроматина при делении не существует. Хроматин в виде неправильных глыбок развян по ядру без всякой правильности: крупные глыбки чередуются с мелкими; под оболочкой всегда имеется хроматиновый слой из зерен мелких или средней величины. По краям складки может наблюдаться более густое скопление хроматина, но этому явлению, как я уже указывал, нельзя приписывать особого значения. Из всех авторов один Sabatier описывает изменения в свойствах хроматина во время деления, но, к сожалению, я не мог достать его работы, снабженной рисунками, и не знаю, что собственно он наблюдал. Судя по описанию, последние стадии деления (светлая plaque cytoplasmique посредине и по бокам ее хроматиновые полосы) представляют из себя просто складки. Слѣдует ли приписать предшествовавшія стадии—пульверизацию хроматина и скопление хроматина в виде глыбок в боковых частях ядра—недостаточной фиксации, или случайно наблюдавшимся картинам, рѣшить не могу.

Во всяком случае, деление ядер в фолликулярных клетках протекает настолько неправильно, что схематизировать его, как это дѣлает Sabatier, по моему мнѣнию, немисливо.

Никаких изменений в цитоплазмѣ, которая можно было бы связать с процессом деления, вродѣ ахроматиновых фигур кариокнеза, не замѣчается; тѣло клетки остается неразделенным.

Эпителий шейки сѣмянных пузырьков также испытывает нѣкоторыя изменения в периодѣ роста и созрѣванія. Клетки, прилежавшія къ сперматогоніямъ, вслѣдствіе роста и размноженія половых элементовъ, оказываются поднятыми подъ нихъ, сдавленными; ихъ нельзя теперь отличить отъ фолликулярныхъ. Общее разрастаніе клетокъ захватываетъ и эпителий горлышка: клетки гипертрофируются, ядра становятся больше, богаче хроматиномъ, и на нихъ также появляются складки. Нѣсколько разъ мнѣ приходилось наблюдать прямое деление ядеръ въ эпителии, но оно, повидимому, встречается спорадически и такого распространѣнія, какъ въ фолликулярныхъ клеткахъ, не получаетъ. На удачныхъ тангенціальныхъ срѣзахъ можно убѣдиться и въ разрастаніи клѣ-

токъ оболочки; изменения ихъ ядеръ также сводятся къ увеличенію, а въ нѣкоторыхъ случаяхъ и къ полиморфию.

3.

Въ извѣстный моментъ сперматиды уплотняются, уменьшаются въ объемѣ и отстаютъ отъ стѣнокъ пузырька. Тогда столбы фолликулярныхъ клѣтокъ, прежде скрытыя плотно сдвинутыми элементами, обнажаются и становятся ясно замѣтными (рис. 16 f.), а отростки, облегающіе со всѣхъ сторонъ сперматиды, подвергаются распаду и образуютъ массу, въ которую погружены дозрѣвающія спермиды.

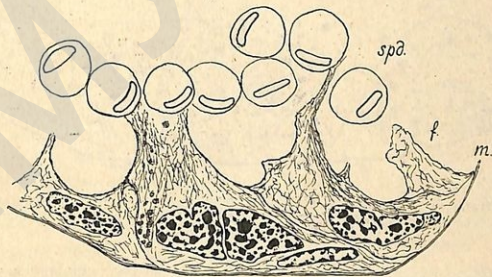


Рис. 16. Сѣмянникъ рѣчного рака. f—фолликулярныя клѣтки; m—оболочка дольки; spd—сперматиды, превращающіяся въ спермиды. Ж. Негм.; сафр. атхтр. Reich. 18 b.

По мѣрѣ уменьшения тургора сѣмянныхъ пузырьковъ, фолликулярныя клѣтки получаютъ возможность расправиться, и вотъ, въ долькахъ, содержащихъ сформированныя спермиды, мы находимъ совершенно иную картину. Сжатая клѣтка неправильной формы, съ торчащими выростами исчезла, онѣ превратились въ крупный цилиндрической эпителий съ рѣзко очерченными границами (рис. 17 f). Въ нѣкоторыхъ долькахъ клѣтки имѣютъ правильную форму съ обрѣзанной поверхностью, въ другихъ—концы клѣтокъ еще соединяются съ массой, обволакивающей спермиды; встречаются, наконецъ, дольки, гдѣ эпителиальный покровъ ниже, и клѣтки могутъ быть названы кубическими. Но всегда общій характеръ клѣтокъ одинъ и тотъ же: волокнистость исчезла, на нее остались только намеки, тѣло клѣтки является прозрачнымъ, мелкозернистымъ, съ каплевидными болѣе крупными включениями. Нѣкоторыя клѣтки выдѣляются среди другихъ болѣе темнымъ, какъ бы компактнымъ, тѣломъ, въ остальномъ сохраняя тѣ же свойства. Почти въ каждой находится нѣсколько круглыхъ или овальныхъ зеренъ, красящихся интенсивно сафраниномъ (chr), затѣмъ зерна и рыхлыя комочки, поглощающіе лихтергоны и, наконецъ, включения, темнѣющія отъ осмиевой кислоты.

Измѣненія ядеръ идутъ въ двухъ направлѣнiяхъ. Во-первыхъ, освобождаясь отъ давленiя, они передвигаются ближе къ серединѣ кѣтки, расправляются и принимаютъ округлую форму. Во-вторыхъ, въ нихъ замѣчается уменьшенiе хроматина: глыбокъ становится меньше, онѣ

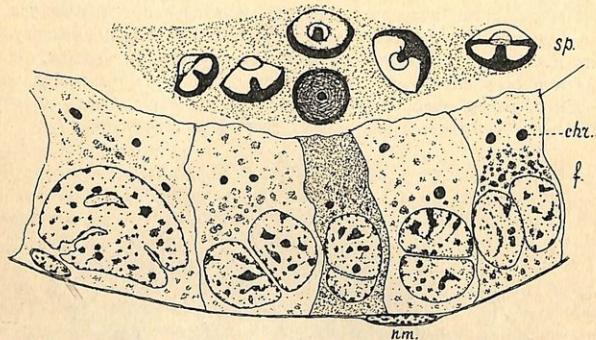


Рис. 17. Сѣмянникъ рѣчного рака. f—фолликулярныя кѣтки; cht—каплевидныя включения, сильно красящiяся сафраниномъ; к.т.—ядро оболочки; sp—формирующiяся спермiи. Ж. Негм.; сафр. лихтр. Reich. 18 б.

лежать дальше другъ отъ друга, и ядро въ цѣломъ закрашивается свѣтлѣе. Сопоставляя этотъ фактъ съ нахожденiемъ сафранофиловыхъ капелекъ около ядра, можно придти къ мысли о выдѣленiи части хроматина въ цитоплазму; нѣкоторая доля просвѣтленiя зависитъ, несомнѣнно, и отъ набуханiя ядра.

Количество двуядерныхъ кѣтокъ очень велико; здѣсь можно убѣдиться вполнѣ ясно въ томъ, что дѣленiе ядра въ предшествующихъ стадiяхъ часто доходило до конца; на ядрахъ нераздѣлившихся, обыкновенно, сохраняются складки. Дальнѣйшее дѣленiе ядеръ въ этотъ періодъ, если и происходитъ, то въ очень небольшихъ размѣрахъ.

Стремленiе фолликулярныхъ кѣтокъ принять эпителиальную форму, какъ только этому дается возможность, служитъ еще разъ доказательствомъ ихъ эпителиальной природы и родства съ настоящимъ эпителиемъ сѣмянныхъ трубокъ. Картины, подобныя описаннымъ, наблюдалъ Gilson и изобразилъ на рис. 416 и 417 своей работы, какъ плазмодiй; для меня непонятно, какъ могъ онъ не видѣть кѣточныхъ границъ, выступающихъ совершенно ясно; вѣроятно это вина фиксацiи.

Пока хоть часть спермiй задерживаются въ сѣмянномъ пузырькѣ, фолликулярныя кѣтки сохраняютъ свой характеръ, но послѣ перехода спермiй въ vas deferens опустѣвшiя дольки даютъ картину полной дегенераци (рис. 18). Границы кѣтокъ становятся неясными, кѣточное тѣло распадается. Иногда оно какъ бы расплывается, становится блѣд-

нымъ, перестаетъ краситься; иногда, наоборотъ, въ немъ скопляются сильно красящiяся глыбки и жировыя капли. Дегенерациа ядеръ идетъ также двоякимъ путемъ. Часть ядеръ теряетъ свой хроматинъ и превращается въ прозрачныя пузырьки съ мелкозернистымъ, пылеобразнымъ содержимымъ (а); въ заключенiе этого процесса оболочка исчезаетъ, и вмѣсто ядра остается кучка нѣжныхъ зеренъ. Въ другихъ ядрахъ хроматинъ сплывается въ крупныя оранжевокрасныя (отъ сафранина) капли, лежащiя долгое время въ кѣточномъ распадѣ послѣ окончательной гибели ядра (b). Какъ всегда бываетъ въ подобныхъ случаяхъ, на мѣсто происшествiя являются лейкоциты, въ изобилiи ползающiе внутри и между дольками.

По мѣрѣ того какъ распадъ идетъ дальше, весь пузырекъ съживается, уменьшается въ объемѣ; наружная оболочка его ложится въ складки. Въ это же время сперматогонiи и эпителиальныя кѣтки, лежащiя въ устьяхъ пузырька, начинаютъ передвигаться вглубь (spг. и ep.). Появленiе этихъ элементовъ въ долькахъ съ распдающимися кѣтками и давало поводъ авторамъ предполагать замѣненiе сперматогонiй насчетъ фолликулярныхъ кѣтокъ. Если каждый разъ не ориентироваться точно въ направленiи разрывовъ, ошибки этого рода всегда возможны. Но есть еще другая возможность ошибки: смѣшенiе разбухшихъ и распдающихся ядеръ фолликулярныхъ кѣтокъ съ ядрами сперматогонiй. Они дѣйствительно бываютъ иногда схожи: въ описываемый періодъ сперматогонiи имѣютъ также мелкораздробленный хроматинъ, являясь какъ spermatogonies à noyaux poussiéreux; разница заключается въ томъ, что въ ядрахъ сперматогонiй всегда имѣется настоящее ядрышко, чего не бываетъ въ ядрахъ фолликулярныхъ кѣтокъ. Если признавать существованiе плазмодiа, то, дѣйствительно, легко придти къ мысли о возникновенiи въ немъ половыхъ элементовъ.

Такимъ образомъ, мои наблюденiя вполнѣ подтверждаютъ мнѣнiе von Rath'a о конечной гибели фолликулярныхъ кѣтокъ и отсутствiи перехода между ними и сперматогонiями. Часть сѣмянныхъ пузырьковъ гибнетъ окончательно, и обрывки ихъ оболочекъ встрѣчаются въ разныхъ мѣстахъ препарата; на мѣсто ихъ образуются новыя изъ тѣхъ

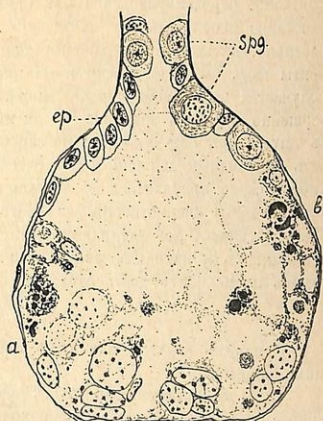


Рис. 18. Сѣмянной пузырекъ рѣчного рака послѣ удаленiя спермiй. а, б—распадъ фолликулярныхъ кѣтокъ; ep—эпителий мѣшка; spг—сперматогонiи. Ж. Негм.; сафр. лихтр. Слабое увеличенiе.

клеточных выпячиваний стенок сѣмянных трубочек, о которых я уже упоминал. Но въ большинствѣ случаевъ пузырьки только съеживаются, и просвѣтъ ихъ наполняется сперматогоніями и эпителиальными клетками, передвинувшимися изъ сѣмянныхъ трубокъ. Въ декабрь можно отчетливо прослѣдить эту иммиграцію. Впрочемъ, она происходитъ чисто пассивно: въслѣдствіе сокращенія сѣмянныхъ горлышекъ клеточные элементы какъ бы выдавливаются въ просвѣтъ пузырьковъ; такое впечатлѣніе получается при разсматриваніи многихъ разрѣзовъ. Но я не могу совершенно отрицать возможности активнаго передвиженія сперматогоній: въ литературѣ есть указанія на способность сперматогоній рака производить амёбондныя движенія (Schiefferdecker 94, рис. 18); если она когда-либо можетъ проявляться въ организмѣ, то только въ данное время. Въдрившіяся сперматогоніи находятъ въ изобиліи питательный матеріалъ и сейчасъ же начинаютъ дѣлаться: въ описываемыхъ декабрьскихъ сѣмянникахъ я находилъ много начальныхъ стадій каріокинеза. — Такимъ путемъ происходитъ регенерация сѣмянныхъ пузырьковъ.

Сущность всѣхъ сдѣланныхъ наблюденій можно выразить слѣдующимъ образомъ.

Въ сѣмянникахъ взрослыхъ раковъ имѣются двоякаго рода клеточные элементы, рѣзко отличающіеся между собой и не переходящіе другъ въ друга: клетки половыя и вегетативныя. Вегетативныя клетки являются 1) въ видѣ эпителія, выстилающаго сѣмянныя трубочки, между которыми расположены сперматогоніи, 2) въ видѣ фолликулярныхъ клеточекъ сѣмянныхъ пузырьковъ, размѣщенныхъ между сперматогоніями и оболочкой.

Форма эпителія является первичной; фолликулярныя клетки представляютъ изъ себя видоизмѣненіе первичной формы въ зависимости отъ мѣста ими занимаемаго, онѣ никогда не образуютъ плазмодія. При началѣ дѣятельности половой железы усиленный притокъ питательнаго матеріала вызываетъ, наряду съ ростомъ и размноженіемъ половыхъ элементовъ, гипертрофію фолликулярныхъ клеточекъ: ихъ тѣлъ и ядеръ. Помѣщенныя на пути питательнаго тока, фолликулярныя клетки превращаются въ клетки-кормилицы половыхъ элементовъ, плотно охватываютъ ихъ своими выростами и приносятъ къ нимъ питательный матеріалъ, имѣющій, пока онъ движется по тѣлу фолликулярной клетки, видъ зеренъ. Ихъ ядра равнымъ образомъ гипертрофируются и дѣлаться на двѣ или нѣсколько частей путемъ образованія складокъ. Съ образованіемъ спермій роль фолликулярныхъ клеточекъ прекращается, и онѣ превращаются въ цилиндрической эпителія, подвергающейся распаду. Регенерация пузырьковъ происходитъ на счетъ запасныхъ элементовъ, какъ сперматогоній, такъ и эпителія, помѣщающихся въ шейкахъ пузырьковъ и сѣмянныхъ трубочкахъ.

Мнѣ остается прибавить немного относительно самого процесса прямого дѣленія. Съ морфологической стороны дѣленія ядеръ въ фолликулярныхъ клеткахъ рака ничѣмъ не отличается отъ случаевъ, описанныхъ мною ранѣе. Оно не имѣетъ характера, свойственнаго процессамъ размноженія клетки, не представляетъ изъ себя даже попытки къ регенерации, какъ иногда думаютъ объяснить прямое дѣленіе, а просто полиморфію съ образованіемъ складокъ, въ результатѣ которой ядро можетъ раздѣлиться на части. Въ данномъ случаѣ рѣче, чѣмъ гдѣ-либо, выступаетъ связь полиморфіи съ усиленіемъ функциональной дѣятельностью, клетки; при обсужденіи причинъ этого явленія необходимо принять въ соображеніе слѣдующіе моменты.

Начало прямого дѣленія совпадаетъ съ началомъ гипертрофіи клетки, сопровождающейся увеличеніемъ объема ядра и количества содержащагося въ немъ хроматина. Это обстоятельство, въ связи съ установившейся функцией клетки — быть посредницей между внѣшней средой и половыми элементами, — указываетъ на усиленное функционированіе ядра. Такимъ путемъ создается возможность образованія на ядрѣ складокъ.

Вторымъ моментомъ, способствующимъ собственно дѣленію, являются *внѣшнія условія*: основаніе фолликулярной клетки, гдѣ помѣщается ядро, сильно славливается растущими и дѣлящимися половыми элементами, отчего ядро не можетъ развиваться свободно, оно сплющивается. Такимъ образомъ, сравнительно неглубокія складки могутъ окончательно разрѣзать его. Нѣкоторая доля участія принадлежитъ, быть можетъ, *механическимъ инсультамъ*, которымъ подвергаются сѣмянники въ силу своего положенія. Надо вспомнить, какимъ нѣжнымъ и рыхлымъ является сѣмянникъ при жизни; твердый и неподатливый панцирь прекраснаго защищаетъ его отъ внѣшняго міра, но онъ же способствуетъ передачѣ давления однихъ органовъ на другіе. Всякое движеніе желудочнокишечнаго канала, мышцъ, приводящихъ въ движеніе жевательный желудокъ, въ особенности пульсация сердца, лежащаго прямо надъ сѣмянниками, можетъ производить на него извѣстное давленіе.

Раздѣлится или не раздѣлится ядро, для цѣлей фолликулярной клетки это совершенно безразлично. Chun, а за нимъ и другіе авторы, толкуютъ о томъ, что прямое дѣленіе, увеличивая поверхность ядра, служитъ для цѣлей обмѣна; это не совсѣмъ точно. Полиморфія, дѣйствительно, можетъ увеличивать поверхность ядра, но прямое дѣленіе тутъ не причѣмъ. Въ сѣмянникахъ рака это выступаетъ очень ясно: складка, которая дѣлитъ сплющенное ядро, можетъ увеличить его поверхность много меньше, чѣмъ складка, ищущая напососъ и не приводящая къ дѣленію. Да я не думаю вообще, чтобы въ разсматриваемыхъ нами до сихъ поръ случаяхъ полиморфіей съ образованіемъ складокъ достигались какія-нибудь цѣли. Другое дѣло шелкоотдѣлительныя железы гусеницъ, но тамъ и полиморфія носитъ совершенно иной характеръ.

8. СЪЯННИКИ ДРУГИХ БЕЗПОЗВОНОЧНЫХЪ.

Литература.

Въ этомъ отдѣлѣ я приведу только данныя, которыя мнѣ удалось найти въ литературѣ; одно сопоставленіе ихъ даетъ уже многое для выясненія вопроса о характерѣ и значеніи прямого дѣленія.

а. Членистоногія.

Кромѣ ракообразныхъ, прямое дѣленіе было описано въ сѣмянникахъ насекомыхъ, именно чешуекрылыхъ; оно происходитъ тамъ въ большихъ клѣткахъ, извѣстныхъ подъ названіемъ клѣтокъ Verson'a, по имени автора, открывшаго ихъ. Вопросъ о значеніи прямого дѣленія связанъ и здѣсь съ вопросомъ о значеніи самихъ Verson'овыхъ клѣтокъ и въ настоящее время можетъ считаться болѣе или менѣе рѣшеннымъ.

Verson (89) первый обратилъ вниманіе на то, что въ глубинѣ каждой сѣмянной камеры у шелкового червя (*Bombux mori*) помѣщается громадная клѣтка съ большимъ ядромъ, сравнительно бѣднымъ хроматиномъ. Отъ тѣла клѣтки отходятъ радіальные протоплазменные выросты, содержащіе въ себѣ ядра меньшей величины, богатыя хроматиномъ. Эти мелкія ядра, дѣлясь каріокинезомъ, даютъ начало группамъ половыхъ клѣтокъ, такъ называемыхъ сперматоцитами. Большое ядро дѣлится только амитотически: путемъ отшнурованія отъ него отдѣляются дочернія ядра меньшей величины, лежація первое время рядомъ съ материнскимъ. Вотъ фактическая сторона дѣла. Verson доказываетъ, что эти дочернія ядра передвигаются къ периферіи, въ радіальные выросты, становятся богаче хроматиномъ и превращаются въ ядра сѣмянныхъ элементовъ.

Основываясь на этихъ наблюденіяхъ, Verson въ 1891 году выступилъ противъ воззрѣній Ziegler'a на амитозъ: прямое дѣленіе въ сѣмянникахъ шелкового червя не заканчивается собой ряда дѣлений клѣтки, а происходитъ въ самомъ началѣ и слѣдуетъ затѣмъ митозомъ, слѣдовательно, носитъ характеръ нормального способа размноженія.

Эта вылазка не осталась безъ отвѣта. Ziegler и vom Rath (91), разбирая возраженія, сдѣланныя имъ различными авторами, посвящаятъ нѣсколько строчекъ и Verson'у. Они указываютъ на возможность иного толкованія явленій, именно, мелкія ядра, дающія начало сперматоцитамъ, могутъ быть не потомками, но сестрами большого ядра. Первые размножаются митозомъ и принадлежать къ циклу сѣмяобразующихъ клѣ-

токъ, тогда какъ клѣтка съ большимъ ядромъ является „краевой“ или „Stützelle“.

Verson (94) не согласился съ такимъ толкованіемъ. Онъ снова описываетъ первыя стадіи сперматогенеза у шелкового червя, указывая при этомъ, что связь гигантской клѣтки съ происходящими отъ нея сперматогоніями остается очень долгое время и переходитъ въ связь этой клѣтки со сперматоцитами. Доказательствомъ того, что ядра сперматогоніи происходятъ путемъ амитоза ядра гигантской клѣтки, служатъ: 1) картины дѣленія ядра (9 случаевъ изъ 344 изслѣдованныхъ); 2) вторичныя ядра, лежація на пути между главнымъ и ядрами сперматогоніи; 3) пріоритъ въ нихъ хроматина. Мнѣніе Ziegler'a и vom Rath'a является простымъ предположеніемъ, не основаннымъ на личномъ знакомствѣ съ предметомъ.

Утвержденіе Verson'a, что открытыя имъ клѣтки представляютъ изъ себя первичные сѣмянные элементы, было поддержано Холодковскимъ (94). Онъ еще въ 1892 году описалъ въ сѣмянникахъ двукрылыхъ большія клѣтки, сходныя по величинѣ и положенію съ Verson'овыми; впоследствии ему удалось видѣть подобныя клѣтки въ сѣмянникахъ нѣкоторыхъ бабочекъ, полужесткокрылыхъ и сѣтчатокрылыхъ. По его мнѣнію эти клѣтки являются первичными сѣмянными (Ursamenzellen), но дѣлятся онѣ *только путемъ митоза*.

Далѣе идетъ рядъ работъ по сперматогенезу шелкового червя, въ которыхъ дѣло изображается совсѣмъ иначе, чѣмъ думали Verson и Холодковский.

Тоуама (94), изслѣдуя развитіе сѣмянниковъ шелкового червя, убѣдился въ томъ, что клѣтки Verson'a происходятъ изъ фолликулярныхъ клѣтокъ оболочекъ. Уже на раннихъ стадіяхъ развитія Verson'ова клѣтка лежитъ между половыми клѣтками, но является совершенно обособленной отъ нихъ и по свойству ядра ближе подходитъ къ фолликулярнымъ; въ образованіи сперматогоніи она не принимаетъ никакого участія. Тоуама считаетъ Verson'овы клѣтки за поддерживающіе элементы, аналогичные Сертолиевымъ клѣткамъ или *glanchis'у* нематоидъ; въ первые періоды онъ не видѣлъ въ нихъ никакого дѣленія, впоследствии встрѣчается амитозъ.

Сходный взглядъ высказалъ и А. Тихомировъ (95 и 98), много работавшій по анатоміи и эмбриологіи шелкового червя. Онъ указываетъ, что отростки Verson'овыхъ клѣтокъ непосредственно связаны съ отростками промежуточной соединительной ткани, образующей сѣтъ между группами половыхъ клѣтокъ. Сама клѣтка представляетъ изъ себя „одно изъ звѣздчатыхъ соединительнотканыхъ тѣлецъ, отличающееся отъ другихъ своимъ очень крупнымъ ядромъ и видоизмѣненной въ вѣдѣствомъ направленіи, окружающей это ядро, плазмой“ (95 р. 16). Такое измѣненіе стоитъ въ связи съ функціей: клѣтка Verson'a служитъ для питанія окружающихъ половыхъ клѣтокъ, которыя прямо видѣруются въ периферической слой протоплазмы. Митозовъ въ нихъ не за-

мѣчается, амитозы очень рѣдки: „здесь происходит вѣроятно такое же распаденіе ядра, какое имѣет мѣсто и въ клѣтках промежуточной ткани сѣмянной железы рѣчного рака по наблюденіямъ ф. Pata“ (р. 14).

La Valette St. George (97) считаетъ клѣтку Verson'a измѣненной сперматонойей, не приводя впрочемъ достаточныхъ основаній въ пользу своего взгляда. На ея большомъ ядрѣ бываютъ замѣтны складки, но полного перешнурованія не наблюдается, и вообще это ядро не имѣетъ никакого отношенія къ производству половыхъ элементовъ. Функции Verson'овой клѣтки поддерживающая и питательная, но считать ее равнозначной съ Сертолиевой клѣткой нельзя, такъ какъ она поддерживаетъ и питаетъ только сперматогоніи; для сперматоциты эти функции исполняютъ другія клѣтки, принадлежащая къ оболочкѣ цисты. Слѣдуетъ замѣтить, что Toyama и la Valette нашли клѣтки, аналогичныя Verson'овымъ, и въ личинкахъ шелкокрылыхъ червей.

Въ послѣднее время Grünberg (03), ученикъ Korschelt'a, произвелъ новыя изслѣдованія о развитіи клѣтокъ Verson'a въ сѣмянникахъ и личинкахъ шелкокрылаго червя и пѣтлорыхъ другихъ чешуекрылыхъ (*Phalera bucephala*, *Gastropacha rubi*, *Pieris brassica* etc). Сѣмянники шелкокрылаго червя на очень раннихъ стадіяхъ развитія (до выдушенія изъ яйца) окружены соединительнотканной оболочкой, которая даетъ выросты внутрь и дѣлитъ сѣмянникъ на четыре отдѣла. Въ полости сѣмянника находятся сперматогоніи и среди нихъ, прилегая къ наружному концу сѣмянного фолликула, находится „верхушечная клѣтка“ (такъ называетъ Grünberg клѣтку Verson'a), имѣющая видъ нязкого конуса, отростки котораго вѣдрляются между сперматогоніями. Ядро ея ничѣмъ не отличается отъ ядеръ сперматогоній, никакой связи между ней и соединительнотканной оболочкой не существуетъ, поэтому Grünberg примыкаетъ къ воззрѣнію la Valette'a и считаетъ верхушечную клѣтку измѣненной сперматонойей. Значеніе верхушечной клѣтки—служить для питанія половыхъ элементовъ: она получаетъ питательныя вещества, частью снаружи, частью отъ распавшихся поблизости сперматогоній, ассимилируетъ ихъ и передаетъ по назначенію. Ядро принимаетъ въ этомъ процессѣ дѣятельное участіе: оно измѣняетъ свою форму, выпускаетъ отростки, теритъ рѣвкій контуръ, какъ это происходитъ въ яйцахъ *Dytisci* по описанію Korschelt'a. Ошнурованія отъ ядра отдѣльныхъ частей не замѣчается; поздѣе, въ концѣ вегетативнаго періода, верхушечная клѣтка дегенерируется, и тогда ея ядро распадается на части, что и видѣлъ Verson. То же наблюдается въ сѣмянникахъ другихъ бабочекъ; въ личинкахъ верхушечная клѣтка не достигаетъ такого развитія и остается какъ „functionlos gewordenes Gebilde“.

Такимъ образомъ, вопросъ о значеніи амитоза въ сѣмянникахъ чешуекрылыхъ можетъ считаться болѣе или менѣе выясненнымъ. Если и можно спорить о происхожденіи клѣтки Verson'a и способѣ ея связи съ окружающими клѣтками,—въ этомъ отношеніи Grünberg не сказалъ

послѣдняго слова,—то во всякомъ случаѣ апріорное предположеніе Ziegler'a и von Rath'a о ея поддерживающей и питательной функцийъ получило полное подтвержденіе. Прямое дѣленіе ядра Verson'овой клѣтки, какъ выяснилъ еще Тихомировъ, по своему характеру сходно съ прямымъ дѣленіемъ фолликулярныхъ клѣтокъ въ сѣмянникахъ рака и не имѣетъ никакого регенеративнаго значенія. Кроме того оно встрѣчается очень рѣдко: самъ Versonъ это 344 изслѣдованныхъ клѣтокъ нашелъ его въ 9!

в. Моллюски.

Прямое дѣленіе было изслѣдовано въ сѣмянникахъ у *Paludina vivipara* (Gasteropoda, Prosobranchia).

По Brunn'u (84) у взрослой *Paludina* сѣмянные клѣтки берутъ свое начало отъ большихъ ядеръ, заложенныхъ въ протоплазматическомъ пристѣночномъ слое (protoplasmatischer Wandbeleg) сѣмянныхъ пузырьковъ. Эти ядра (Samenmutterkerne) имѣютъ видъ уплощеннаго эллипсоида, наполнены множествомъ зернышекъ и сильно акрашиваются. Достигнувъ полного развитія, они дѣлятся прямымъ путемъ: отдѣльныя части ядра прямо отшнуровываются и превращаются въ дочернія ядра безъ всякой волокнистой метаморфозы. Впослѣдствіи эти дочернія ядра, одѣваясь протоплазмой, превращаются въ сѣмянные клѣтки и начинаютъ дѣлиться каріокинетически; часть материнскаго ядра остается безъ измѣненій, растетъ, и въ будущемъ, вѣроятно, исполняетъ то же назначеніе. Brunnъ цитируетъ la Valette St. George'a, M. Nussbaum'a и Grobber'a, описавшихъ сходныя явленія у другихъ животныхъ.

Черезъ 12 лѣтъ Auerbach (96), изслѣдуя развитіе спермій у *Paludina*, подтверждаетъ предположеніе Brunn'a относительно происхожденія сперматогоній. Онъ описываетъ также пристѣночный слой протоплазмы и большія ядра, дѣлящіеся амитотически; превращеніе дочернихъ ядеръ въ ядра сперматогоній Auerbachъ считаетъ очень вѣроятнымъ, хотя прямыми наблюденіями на этотъ счетъ у него не имѣется. Главными аргументами являются, кроме ссылки на другихъ авторовъ, слѣдующія соображенія: если не признавать такого перехода, непонятно, откуда берутся ядра сперматогоній, и зачѣмъ размножаются большія ядра. Разъ образовавшись, сперматогоніи дѣлятся исключительно путемъ митозовъ.

Новѣйшія изслѣдованія Meves'a (03) надъ сперматогенезомъ у *Paludina* изображаютъ дѣло иначе. Къ соединительнотканной стѣнкѣ сѣмянныхъ пузырьковъ прилежитъ слой гигантскихъ плоскихъ клѣтокъ (Basalzellen), образующихъ вѣроятно синцитій. Ихъ ядра велики, богаты хроматиномъ и часто являются перешнурованными или дольчатыми, но до полного раздѣленія ихъ дѣло не доходитъ: „Bei genauerm Zusehen aber sind für eine Amitose der Basalzellenkerne keine Beweise beizubringen“ (р. 13).

В цитоплазмѣ основныхъ кѣтокъ лежатъ первичныя сѣмянныя кѣтки; иногда онѣ такъ близко прижаты къ гигантскимъ ядрамъ, что оставляютъ на нихъ вдавленія. Сперматогоніи дѣлятся всегда путемъ митозовъ, между ними и базальными кѣтками не существуетъ никакой генетической связи. Meves приводитъ, далѣе, интересные данныя о полиморфій ядеръ сперматогоній: ядра бываютъ иногда удлинены, или перешнурованы, на раннихъ стадіяхъ имѣютъ даже дольчатую форму (Maulbeerform). Всѣ эти формы не имѣютъ никакого отношенія ни къ амитозу, ни къ митозу и представляютъ изъ себя „einen exquisiten Ruhezustand der Kerne“, — предположеніе, высказанное имъ ранѣе по поводу аналогичныхъ случаевъ у саламандръ.

Данныя Meves'a вполне объясняютъ намъ ошибку, въ которую впали Brunn и Auerbach, приписывая базальнымъ кѣткамъ роль родоначальницъ сперматогоній. Во-первыхъ, вслѣдствіе недостаточно совершенной методики они не получали яснаго разграниченія тѣлъ сперматогоній, вдавленныхъ въ базальныя кѣтки. Во-вторыхъ, картины перешнурованія, наблюдающіяся какъ на ядрахъ базальныхъ кѣтокъ, такъ и на ядрахъ сперматогоній, легко могли породить мысль о связи этихъ двухъ элементовъ. По своей функціи базальныя кѣтки являются питательными и поддерживающими: въ нихъ дозрѣваютъ пучки спермій, какъ въ Сертолиевыхъ кѣткахъ; условій для возникновенія полиморфій, а можетъ быть и прямого дѣленія, имѣется такимъ образомъ достаточно. (О полиморфій сперматогоній рѣчь будетъ ниже, когда будутъ излагаться наиболѣе обстоятельныя случаи этого рода).

с. Черви.

Прямое дѣленіе было указано у немертинъ и нематодъ.

Bolles Lee (88) изслѣдовалъ сперматогенезъ у *Tetrastemma melanoscephalum*, проверяя работу Sabatier. Половые продукты развиваются изъ мезодермы въ узкихъ коническихъ пространствахъ между стѣнками тѣла и углубленіями кишечнаго канала. Первичные элементы — сперматогоніи, размножаясь, даютъ начало сперматоцитамъ: „Je n'ai jamais observé — пишетъ Bolles Lee — dans ces cellules le moindre indice de cytokinèse; aussi me paraît il probable que dans ces éléments c'est la division akinétique qui est la règle“ (p. 419). Между тѣмъ по рисункамъ (Fig. 9 l. c. снизу, Fig. 10: двѣ рядомъ лежащія кѣтки) скорѣе можно думать, что сперматогоніи дѣлятся именно каріокинетически, такъ какъ ядра, изображенныя на нихъ, лишены оболочки и состоятъ изъ довольно толстыхъ изогнутыхъ нитей. Сперматоциты по Bolles Lee дѣлятся каріокinesisомъ, хотя стадія „sougonne équatoriale“ онъ не наблюдалъ. Мнѣ кажется, что пользоваться данными Bolles Lee при обсужденіи вопроса о прямомъ дѣленіи врядъ ли возможно.

Van Beneden и Julin (84) описывали, что материнскія кѣтки сперматогоній, у *Ascaris megaloscephala*, такъ наз. сперматомеры, могутъ

размножаться по типу прямого и непрямого дѣленія. Я не видалъ работы названныхъ авторовъ и не могу сообщить большихъ подробностей; позднѣйшіе изслѣдователи того же объекта (Hertwig, Wasielewsky) о прямомъ дѣленіи умалчиваютъ.

Loewenthal (89), изслѣдуя сперматогенезъ у другой нематоды — *Oxuris ambigua*, нашелъ въ слѣбомъ верхнемъ конѣ сѣмянника двоякаго рода кѣтки: большія и малыя. Онъ склоненъ считать первыя материнскими кѣтками сѣмянныхъ элементовъ, вторыя — сперматоцитами. Въ большихъ кѣткахъ встрѣчаются картины прямого дѣленія: два ядра равной или неравной величины. Повидимому, малыя кѣтки происходятъ изъ большихъ путемъ прямого дѣленія или, можетъ быть, путемъ особаго эндогеннаго образованія.

Данныя Loewenthal'я нуждаются въ переизслѣдованіи, такъ какъ употреблявшіеся имъ методики (расщипываніе въ третномъ спиртѣ), врядъ ли можно признавать годной для тонкихъ цитологическихъ изслѣдованій, да и вся работа является устарѣлой. Онъ описываетъ, напр., какъ вокругъ ядра сперматоцита образуется сѣтчатый поясъ, превращающійся въ новое ядро, а старое ядро становится его ядрышкомъ, — факты, не способные возбудить довѣрія въ наше время.

d. Кишечнополостныя.

У медузы *Aurelia aurita*, по наблюденіямъ Aders'a (03), въ энтодермѣ возникаютъ большія „питательныя“ кѣтки, которыя становятся амебодными и проникаютъ черезъ студенистую перепонку въ сѣмянники. Тамъ онѣ распадаются и доставляютъ этимъ питательный матеріалъ окружающимъ ихъ половымъ кѣткамъ. Образованіе питательныхъ кѣтокъ происходитъ насчетъ митозовъ кѣтокъ энтодермы, но, проникая въ сѣмянники, онѣ дѣлятся прямымъ путемъ. Ядрышко вытягивается и дѣлится, ядро также получаетъ восьмьюобразную форму и начинаетъ перешнуровываться; въ это же время появляется круговое углубленіе на кѣточномъ тѣлѣ. Aders видитъ въ этомъ дѣленіи примѣръ амитоза сильно специализированныхъ и дегенерирующихъ кѣтокъ, въ духѣ воззрѣній Ziegler'a. Рисунки, приложенныя къ его работѣ, изображаютъ первыя стадіи амитоза, но доходить ли дѣйствительно дѣло до конца, и не обуславливается ли изображенная форма кѣтки ея движеніемъ и положеніемъ среди другихъ элементовъ, остается не вполне выясненнымъ.

9. Сѣмянники амфибій.

Литература.

La Valette St. George (76—78) въ работахъ о сперматогенезѣ амфибій, вышедшихъ въ 1876—78 годахъ, когда процессъ карі-

окинеза был еще мало известен, описывал в материнских сѣмянных клѣтках, сперматогоніях, дольчатых и перешнурованных ядра. Онъ считал ихъ картинами нормального дѣления сперматогоніи.

Такого же мнѣнія держался и M. Nussbaum (80), видѣвшій въ сѣмянникахъ лягушки зимой дольчатых и лапчатых ядра сперматогоніи. Онъ называл этотъ видъ дѣления, — когда ядро принимаетъ видъ тутовой ягоды и распадается на нѣсколько частей, — *maulbeerförmige Kerntheilung*. Послѣ дѣления каждое дочернее ядро окружается обособленнымъ слоємъ протоплазмы и образуетъ сперматоцитъ.

Flemming (82) не разделяетъ мнѣнія Nussbaum'a о томъ, что „*maulbeerförmige Kerne*“ сперматогоніи являются стадіей прямого дѣления; основываясь на своихъ наблюденіяхъ надъ саламандрой, онъ думаетъ, что полного раздѣленія такихъ ядеръ не происходитъ. Дольчатые ядра возникаютъ въ большомъ числѣ по окончаніи періода сперматогенеза и никакого отношенія къ размноженію клѣтокъ не имѣютъ. Въ тѣхъ случаяхъ, когда въ клѣткахъ сѣмянного мѣшка замѣчается по нѣскольку ядеръ, они возникаютъ въ результатъ неполного каріокинеза.

Nussbaum (84) возражалъ на это, что у лягушки въ ионѣ мѣсяцѣ встрѣчаются цисты, гдѣ дольчатые ядра лежатъ рядомъ съ митозами. Онъ оставляетъ нерѣшеннымъ вопросъ: „*ob die Maulbeerform der Kerne eine besondere „directe“ Kertheilung einleite, oder nur in gewissen Theilen ein Anfangsstadium der „indirecten“ Kerntheilung darstelle*“ (р. 194).

Bellonci (86) въ подробной работѣ, (къ сожалѣнію, мнѣ недоступной), также описываетъ дольчатые и развѣтвленные ядра въ половых клѣткахъ амфибій. Они являются формами дегенеративными и возникаютъ, по его мнѣнію, вслѣдствіе неполнаго, недоходящаго до конца каріокинеза. Bellonci описывалъ также кольцевые ядра, объясняя ихъ формой, которую получаютъ дочернія ядра въ моментъ реконструкціи.

F. Hermann (89) касается вопроса о полиморфныхъ ядрахъ, излагая процессъ нормальной регенераціи половыхъ элементовъ въ сѣмянникахъ саламандры. Регенерація идетъ насчетъ верхняго отдѣла сѣмянника, гдѣ помѣщаются молодая, индифферентныя Keimzellen, совершенно похожая на элементы зачаточныхъ половыхъ железъ у личинокъ (Primordialeier, Ovules mâles). Какъ тамъ, такъ и здѣсь встрѣчаются дольчатые, полиморфныя ядра. Hermann не можетъ смотрѣть на нихъ, какъ на стадіи прямого дѣления, такъ какъ единственнымъ способомъ размноженія является, по его мнѣнію, каріокинезъ. Онъ критикуетъ дальше возрѣніе Bellonci, находя, что тотъ не доказалъ происхожденія полиморфій въ результатъ митоза. Считать полиморфію дегенеративнымъ явленіемъ также нельзя: 1) она встрѣчается и у личинокъ; 2) дегенерація протекаетъ иначе, при явленіяхъ сплыванія хроматина въ грубые сѣти и комки, причемъ дольчатости ядра не возникаетъ. Указывая на опыты O. Schulze (явленіе полиморфій при голоданіи) и принимая, что ядро

играетъ важную роль въ обмѣнѣ, Hermann считаетъ вѣроятной причиною полиморфій „*vermehrte Stoffwechselvorgänge und Hand in Hand damit eine erhöhte Wachstumsenergie*“ (р. 95).

Въ 91 году появилась известная работа Meves'a (91) о полиморфій и прямомъ дѣленіи въ сперматогоніяхъ саламандры.

Въ отдѣлѣ, посвященномъ полиморфій, Meves описываетъ давно уже известныя дольчатые и лапчатые формы ядеръ въ осеннихъ и зимнихъ сѣмянникахъ. Въ это время ядро бываетъ окружено, какъ скорлупой, темными зернистыми массами. Весной полиморфія исчезаетъ, ядра начинаютъ скругляться, и въ то же время зернистыя массы собираются въ одно большое тѣло, прижатое къ ядру, которое Meves считаетъ аттракціонной сферой.

Наряду съ полиморфій, въ сперматогоніяхъ наблюдается и настоящее прямое дѣленіе, чаще въ мартѣ, рѣже осенью. Ядро вытягивается, принимаетъ правильную форму восьмерки или гантели и перешнуровывается на двѣ части, причемъ содержимое ядра не претерпѣваетъ никакихъ измѣненій. Особенностью этого дѣления представляеть участіе сферы, которая въ видѣ замкнутого кольца охватываетъ суженное мѣсто ядра; по мѣрѣ того какъ перешнурованіе идетъ дальше, кольцо суживается и становится толще. По окончаніи дѣленія сфера помѣщается сбоку, между ядрами, и выпускаетъ тонкій отростокъ между ними; можно предположить, что онъ имѣетъ отношеніе къ образованію клѣточной оболочки. Особенно часто встрѣчаются двуядерныя клѣтки весной, когда митозовъ мало. Осенью встрѣчаются кольцевые ядра (Lochkerne); путемъ образованія трехъ глубокихъ складокъ кольцо раздѣляется на три части, соединенныя мостиками. Снаружи ядра, въ каждомъ изъ углубленій, помѣщается какой-то тѣлѣ, относящійся вѣроятнo къ сферѣ.

Въ послѣдней главѣ Meves замѣчаетъ: „*scheint es kaum möglich den Gedanken abzuweisen, dass die ringförmige Sphäre einen mechanischen Einfluss auf die Kernteilung ausübt*“ (р. 636). На вопросъ, имѣетъ ли прямое дѣленіе регенеративный характеръ, Meves отвѣчаетъ очень осторожно. Онъ приводитъ известное мнѣніе своего учителя Flemming'a, указывая на сравнительную *редкость* процесса, на то, что его удается найти далеко не у всѣхъ животныхъ, даже въ самое благоприятное время. На этомъ основаніи онъ предполагаетъ: „*dass die Amitosen zur normalen Regeneration nicht nötig sind*“ Къ сожалѣнію, нѣкоторые изъ позднѣйшихъ авторовъ и составителей учебниковъ, не обращая вниманіе на эти важныя оговорки, приводятъ работу Meves'a, какъ одно изъ доказательствъ регенеративнаго значенія амитоза.

Flemming (93), реферировавъ работу Meves'a, высказываетъ о значеніи амитоза сперматогоніи еще болѣе рѣшительно, называя этотъ процессъ „*nebensächliche, sozusagen aberrirrende Teilungsvorgänge*“. Возможность митоза послѣ амитоза Flemming не отрицаетъ, но не считаетъ амитозъ нормальной стадіей сперматогенеза. Предполагать, что кольцевидная

сфера оказывает механическое давление на ядро, возможно, но утверждать это с уверенностью, нельзя. Между полиморфией ядра и описанным дѣлением, по мнѣнію Flemming'a, не существуетъ никакой связи.

Vom Rath (94) на основаніи собственныхъ наблюденій надъ сѣмянниками саламандры и тритона вполне подтверждаетъ фактическую сторону работы Meves'a, но расходится съ нимъ въ толкованіи частностей и значеніи процесса. Прежде всего онъ не считаетъ зернистую массу, окружающую полиморфное ядро, за сферу, такъ какъ ему удавалось наряду съ ней видѣть на своемъ мѣстѣ рѣзкоочерченную сферу. Далѣе, полиморфное ядро не можетъ расправиться и превратиться въ шаръ весной, оно представляетъ изъ себя дегенеративную форму, обусловленную, какъ это думалъ Hertmann, неблагоприятными условиями питанія, и должно погибнуть. Vom Rath высказываетъ свое положеніе, по обыкновенію, въ аподиктической формѣ. „Alle Zellen im Sexualapparat der Amphibien (und sämtlichen anderen Metazoen), welche maulbeerförmige oder polymorphe Kerne haben, gehören nicht in den Entwicklungszyclus der Samen und Eizellen... sie gehen allmählig zu Grunde... Es leitet die Maulbeerform unter keinen Umständen eine Mitose ein, sie deutet vielmehr daraufhin, dass die Zellen fernerhin keine Mitose mehr eingehen kann“ (p. 164).

По мнѣнію vom Rath'a полиморфию и прямое дѣленіе нельзя рѣзко разграничивать; между ними могутъ встрѣчаться постепенные переходы.

Дѣленіе путемъ перешнурованія совершается такъ, какъ его описывалъ Meves: при участіи сферы; рѣшить, оказываетъ ли сфера механическое давление, трудно, такъ какъ дѣленіе въ этой формѣ удается наблюдать очень рѣдко. Относительно значенія прямого дѣленія vom Rath высказывался уже ранѣе (91); все сказанное о полиморфій сперматогоній приложимо и къ ихъ автозу.

Въ томъ же году Meves (94) опубликовалъ подробную работу о метаморфозѣ аттракціонной сферы и полиморфій ядеръ въ сперматогоніяхъ саламандры.

Онъ излагаетъ этотъ процессъ въ общемъ такъ же, какъ и въ первомъ сообщеніи, давая больше частностей. Большой интересъ представляетъ констатированіе многоядерныхъ сперматогоній, возникшихъ въ результатъ нормальнаго (не абортивнаго, какъ думалъ Flemming) каріокинеза: въ моментъ реконструкціи одна или нѣсколько дочернихъ хромосомъ остаются въ сторонѣ отъ общей массы, и каждая окружается особой оболочкой, давая начало новому ядру.

Vom Rath (95) возвращается еще разъ къ вопросу о полиморфій и амитозѣ сперматогоній. Несмотря на то, что цѣлый рядъ исследователей: Nicolas, Benda, van der Stricht, въ согласіи съ Meves'омъ, констатировали переходъ полиморфныхъ ядеръ въ основную круглую форму, Vom Rath остается при своемъ мнѣніи и буквально выписываетъ приведенное

раньше положеніе. Впрочемъ никакихъ положительныхъ доказательствъ въ пользу дегенераціи полиморфныхъ ядеръ и на этотъ разъ не приводится. Чувствуя необходимость объяснить разницу въ результатахъ, слишкомъ уже бросающуюся въ глаза, vom Rath высказываетъ предположеніе, не зависитъ ли она отъ исследованныхъ животныхъ: опъ пользовался саламандрами только что пойманными, слѣдовательно жившими зимой при плохихъ матеріальныхъ условіяхъ, тогда какъ Flemming и Meves брали животныхъ изъ террарія, гдѣ они пользовались хорошимъ уходомъ и питаніемъ. Въ послѣднемъ случаѣ дегенерація могла происходить въ меньшихъ размѣрахъ.

Van der Stricht (95), объясняя большинство случаевъ полиморфій формой, которую сохраняетъ дочернее ядро послѣ каріокинеза, дѣлаетъ исключеніе для сперматогоній. Ядро можетъ быть дольчатымъ сейчасъ же по раздѣленіи, но затѣмъ дольчатость исчезаетъ и появляется вторично. На этотъ разъ ея возникновеніе стоитъ въ несомнѣнной, но невьясненной, связи съ метаморфозомъ вещества, окружающаго сферу, какъ это описалъ и Meves (сама сфера не принимаетъ участія).

Въ 1903 году M. Nussbaum снова ставитъ вопросъ, поднятый имъ еще въ 1884 году, объ отношеніи дольчатыхъ ядеръ къ амитозу и митозу, и доказываетъ, что полиморфное ядро въ томъ видѣ, въ какомъ оно есть, можетъ, не скругляясь, дѣлиться митотически. На живомъ ищѣ у *Ascaris pigovena* онъ наблюдалъ, какъ круглое ядро передъ дѣленіемъ переходитъ въ полиморфное. У *Rana fusca* въ июлѣ и въ іюлѣ встрѣчаются полиморфныя ядра и въ то же время спрѣмы полиморфныхъ ядеръ; то же удается наблюдать у тритоновъ въ маѣ. Эти наблюденія противорѣчатъ взгляду Meves'a, считавшаго дольчатые ядра исключительно зимними формами, стадіями покоя. Въ заключеніе Nussbaum говоритъ: „ich halte es durchaus nicht ausgeschlossen, dass ein polymorpher Kern sich gelegentlich amitotisch teile und dass alle oder eins besonders ausgezeichnetes (?) der Teilprodukte sich dann wieder mitotisch vermehre“ (p. 89).

Попытку болѣе подробно опредѣлить причины полиморфій и амитоза сперматогоній сдѣлалъ Giardina (03). Его общія воззрѣнія были уже изложены мною раньше. Основываясь на наблюденіяхъ Meves'a, Giardina приписываетъ главную роль вѣству, которое окружаетъ въ видѣ скорлупы полиморфное ядро, или охватываетъ кольцомъ дѣлящееся (сферой онъ его не считаетъ). Достаточно предположить, что лента имѣетъ поверхностное натяженіе болѣе сильное, чѣмъ ядро и остальной цитоплазма, и тогда явленіе дѣленія будетъ объяснено. Такимъ же точно образомъ можно вызвать перешнурованіе капли масла, помѣщенной въ спиртъ, дѣйствуя на оба полюса ея болѣе слабымъ спиртомъ. Измѣненіемъ поверхностнаго натяженія объясняется и возникновеніе полиморфій. „E in generali si può dunque asserire che le stesse cause che determinano il riordinamento dei materiali citoplasmatici decidano oltresì dello strozzamento e della deformazione nucleare“ (p. 351).

Мой личный опыт по вопросу о полиморфизме и амитозе сперматогоний амфибий не великъ и относится къ развивающимся половымъ железамъ личинокъ асологлей. Какъ доказалъ еще Негманн (I. c.), у личинокъ встрѣчается полиморфизмъ совершенно такого же характера, что и въ сѣмянникахъ взрослыхъ. Я изложу въ краткихъ словахъ самое существенное изъ моихъ наблюдений, а затѣмъ попытаюсь подвести итоги всему сдѣланному до сихъ поръ по этому вопросу.

Я изслѣдовалъ личинокъ отъ 2 до 5,5 смм (Фиксация: жидкости Негманна и vom Rath'a № 2; окраска: Bordeaux—железный гематоксилинъ; сафранинъ — лихтрионъ).

У личинокъ 2—4 смм. полъ является еще недифференцированнымъ; въ половой железе различаются двоякаго рода кѣтки: 1) большія круглыя половыя кѣтки (гоноциты по терминологии Waldeyer'a), 2) уплотненныя фолликулярныя кѣтки, окружающія первыя. Гоноциты имѣютъ большое круглое ядро, выполняющее значительную часть кѣточного тѣла; въ немъ помѣщается одно или два настоящихъ ядрышка и довольно нѣбный хроматиновый остовъ, въ узловыхъ точкахъ котораго встрѣчаются глыбки большей величины. Въ общемъ, ядро гоноцита красится гораздо слабѣе ядеръ фолликулярныхъ кѣтокъ, имѣющихъ компактный хроматиновый остовъ.

Большинство ядеръ гоноцитовъ имѣетъ ровный контуръ, но среди нихъ встрѣчаются ядра со складками. Складки узкия, съ параллельными краями, иногда немного расширенныя въ глубинѣ; при разсматриваніи съ поверхности онѣ имѣютъ видъ двухъ параллельныхъ линий, разсѣкающихъ ядро на двѣ части. Повидимому, въ этомъ періодѣ складки никогда не бываютъ настолько глубоки, чтобы дѣлить ядро совсѣмъ. Какъ гоноциты, такъ и фолликулярныя кѣтки размножаются въ это время довольно энергично, судя по тому, что каріокинезъ не составляетъ рѣдкости. *Ядро со складками также дѣлится каріокинетически, доказательствомъ чему служитъ нахождение ихъ въ стадіи клубка (рис. 19а).* Эти находки всецѣло подтверждаютъ наблюденія Nussbaum'a.

Изъ личинокъ постарше я изслѣдовалъ одну 5,5 смм. Дифференцировка пола уже началась; судя по имѣющимся въ литературѣ даннымъ (M. Bouin 00) относительно опредѣленія пола молодыхъ железъ амфибий, я думаю, что изслѣдованная мною железа была сѣмянникъ. На это указывало: во-первыхъ, то, что

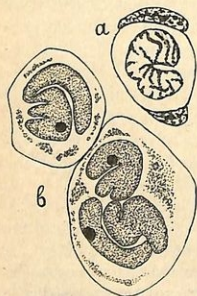


Рис. 19. а—гоноцитъ изъ половой железы асологлей 2,5 смм.; къ нему прилегаютъ ядра фолликулярныхъ кѣтокъ. Ж. Негм. сафр. лихтр.; б—сперматогонія асологлей 5,5 смм. Жидк. vom Rath'a № 2; бордо-желез. гематоксилинъ. Zeiss ap. 2 mm.

половыя кѣтки не образовывали гнѣздъ (Bouin), во-вторыхъ, значительная степень полиморфизма, не свойственная яичникамъ (Bouin, Meves).

Въ ближайшемъ къ почкѣ отдѣлу железы наблюдались тѣ же индифферентныя гоноциты, что и у болѣе молодыхъ личинокъ; по мѣрѣ приближенія къ свободному концу органа гоноциты становились больше, и, наконецъ, въ самомъ крайнемъ отдѣлѣ встрѣчались крупныя элементы, которые можно было признать за сперматогонии. Соответственно отдѣламъ повышалась и степень полиморфизма; въ сперматогоніяхъ она получила совершенно тотъ же характеръ, который былъ много разъ описанъ и изображенъ въ зимнихъ сперматогоніяхъ взрослой саламандры. Глубокія борозды, различной ширины, прямыя и изгибающіяся, разсѣкаютъ большое ядро во всѣхъ направленіяхъ и, повидимому, въ некоторыхъ случаяхъ вызываютъ полное раздѣленіе его. Двѣ изъ такихъ кѣтокъ съ рѣзко выраженной полиморфизмъ приведены на рис. 19б. Части, отдѣленные глубокими бороздами, слегка скругляются и на срезѣхъ кажутся совершенно отдѣвшимися; въ большинствѣ случаевъ они все-таки остаются въ соединеніи съ другими частями посредствомъ тонкихъ мостиковъ. Содержимое полиморфныхъ ядеръ имѣетъ иной характеръ, чѣмъ ядеръ индифферентныхъ гоноцитовъ: оно становится мелко и равномерно зернистымъ, какъ пыль, и заключаетъ въ себѣ одно или два крупныя ядрышка. Въ довершеніе сходства съ зимними сперматогоніями и въ этихъ сперматогоніяхъ полиморфныя ядра окружены скорлупой изъ зернистой массы, въ различныхъ мѣстахъ прерванной,—нѣтъ никакого сомнѣнія, что это вещество тождественно съ „метаморфозированной сферой“ Meves'a.

Наряду съ элементами, имѣющими описанныя полиморфныя ядра, наблюдался въ небольшомъ числѣ каріокинезъ и явленія дегенерации путемъ хроматолиза, протекавшей совершенно такъ же, какъ это было описано Негманномъ (I. c.).

Подводя итоги всему сдѣланному по вопросу о полиморфизмѣ и амитозѣ половыхъ кѣтокъ амфибий, мы получаемъ рядъ положеній, которыя могутъ считаться болѣе или менѣе прочно установленными.

1. Большія круглыя ядра сперматогоний обнаруживаютъ склонность къ измѣненію формы въ различныхъ видахъ: чаще ядерная оболочка образуетъ складки, разсѣкающія ядро въ различныхъ направленіяхъ (полиморфизмъ собственно), въ рѣдкихъ случаяхъ на ядрѣ образуется круговая борозда, дѣлящая его на двѣ части (амитозъ). Одновременно съ этимъ въ кѣточномъ тѣлѣ замѣчается особое вещество; оно охватываетъ полиморфное ядро скорлупой съ отверстіями или окружаетъ легкой суженное мѣсто ядра, какъ будто передавливая его. Составъ и значеніе этого вещества остается невыясненнымъ.

2. Полиморфизмъ замѣчается въ сѣмянникахъ въ періодѣ ихъ покоя: у взрослыхъ—осенью и зимой, у личинокъ—въ извѣстной стадіи раз-

вита железа; задолго до начала половой дѣятельности. Въ это время каріокинез затихаетъ, и сперматогоніи съ полиморфными ядрами находятся въ состояніи глубокаго и длительного покоя, о чемъ свидѣтельствуеетъ характеръ ихъ ядеръ (полная дезагрегація хроматина).

3. Описанныя измѣненія формы ядра не имѣютъ никакого отношенія къ процессу размноженія сперматогоніи. Несмѣло высказанное Meves'омъ предположеніе о возможности дѣленія клѣточного тѣла не было подтверждено ни однимъ изъ многочисленныхъ авторовъ, работавшихъ надъ этимъ объектомъ, и должно считаться недоказаннымъ.

4. Полиморфія не составляетъ никакого препятствія для каріокинеза. Если часть клѣтокъ съ полиморфными ядрами и погибаетъ, то во всякомъ случаѣ полиморфія не связана прямо съ дегенераціей и не можетъ считаться ея симптомомъ.

Нѣтъ сомнѣнія, что причины полиморфіи въ этомъ случаѣ, какъ и во всѣхъ остальныхъ, могутъ получить физико-химическое объясненіе; но время для полнаго анализа явленія, съ указаніемъ роли различныхъ веществъ въ цитоплазмѣ или ядрѣ, еще не наступило. Попытку Giardina нельзя назвать удачной: она слишкомъ груба и схематична. Прежде всего, измѣненія формы ядра и перераспрежденіе зернистаго вещества могутъ и не находиться въ причинной связи между собой, а зависѣть оба отъ какихъ-лб. общихъ причинъ. Далѣе, на какомъ основаніи можемъ мы приписывать большее поверхностное натяженіе этому веществу, когда мы совершенно не знаемъ ни его свойствъ, ни величины натяженія ядра? Оно помѣщается на нѣкоторомъ разстояніи отъ ядра, не прилегая къ нему непосредственно, слѣдовательно должно дѣйствовать только растворяясь въ окружающей ядро плазмѣ, а между тѣмъ мы не знаемъ, растворяемо ли оно; судя по его виѣшнему виду—блестящихъ, довольно сильно преломляющихъ свѣтъ, глубокомъ—легкому потемнѣнію отъ OSO, и полной неокрашиваемости, скорѣе можно думать, что оно принадлежитъ къ жироподобнымъ веществамъ и, слѣдовательно, мало растворимо.

Изучая различныя степени полиморфіи сперматогоніи, нельзя отмѣтить, что складки ядерной оболочки являются довольно узкими, что онѣ зачастую идутъ по кривымъ, иногда даже параллельно поверхности ядра (рис. 19 b), наконецъ, что отрѣзанные участки ядра обладаютъ небольшимъ стремленіемъ скругляться. Эти факты указываютъ, что въ данномъ случаѣ ядро не является легкоподвижной каплей, а тѣломъ вязкимъ, инертнымъ; можетъ быть ядерная оболочка теряетъ свою упругость, можетъ быть самое содержимое ядра становится плотнѣе, чѣмъ обыкновенно; возможно, что происходитъ то и другое вмѣстѣ,—рѣшить этотъ вопросъ трудно. Во всякомъ случаѣ, указанное обстоятельство не говоритъ въ пользу того, что поверхностному натяженію принадлежитъ большое участіе въ производствѣ деформации.

Я склоненъ въ этомъ, какъ и во многихъ другихъ случаяхъ, приписывать главное участіе въ образованіи складокъ пониженію внутри ядер-

наго давленія, уменьшенію жидкаго содержимаго ядра при невозможности со стороны ядерной оболочки уменьшить свою свободную поверхность настолько быстро, чтобы ядро сохранило прежнюю форму. Въ этомъ находить объясненіе и отсутствіе выступовъ, неизбежно образовавшихся на рилу со складками, когда объемъ тѣла при деформации не измѣняется.

Изъ ближайшихъ причинъ въ данномъ случаѣ можно указать на то, что сперматогоніи, вступающія въ періодъ ядерной полиморфіи, перестаютъ дѣлиться и живутъ вегетативной жизнью. Помимо того, что клѣточный объемъ въ это время измѣняется (появленіе зернистаго массъ: вѣроятно пищевыхъ запасовъ клѣтки) и колебанія осмотическаго давленія увеличиваются,—въ этомъ періодѣ дается время, необходимое для того, чтобы небольшія измѣненія могли суммироваться. Складки могутъ образоваться и на ядрахъ энергично размножающихся гоноцитовъ, въ промежуткѣ между двумя дѣленіями, но глубоко идущія измѣненія появляются только тогда, когда сперматогонія вступаетъ въ періодъ длительного покоя (зимніе сѣмянники). И ядерная оболочка, существуя продолжительное время, измѣняетъ свои свойства: она становится толще, что констатируется прямымъ наблюденіемъ и, вѣроятно, теряетъ свои упругія свойства. Но обо всемъ этомъ была уже рѣчь раньше.

Если представляется желательнымъ при анализѣ цитологическихъ данныхъ подыскивать сравненія и аналогіи, то перешнурованіе ядра на двѣ части (случай Meves'a) я сравнилъ бы съ явленіями, наблюдающимися при плазмолизѣ растительныхъ клѣтокъ. Когда растительная клѣтка извѣстной липы помѣщается въ гипертонической растворъ сахара, содержащее ея („первичный мѣшечекъ“) отстаетъ отъ оболочки; при дальнѣйшемъ дѣйствіи реактива отслоившаяся овальная масса можетъ суживаться посерединѣ, получать видъ шифры 8 и распадаться надвое.

Принципально случаи перешнурованія ядра ничѣмъ не отличаются отъ полиморфіи, они представляютъ одинъ изъ вариантовъ ея, осуществляющихся въ сперматогоніяхъ очень рѣдко, о чемъ единогласно свидѣлствуютъ Meves и vom Rath. Какъ ни интересны эти случаи сами по себѣ, для общаго хода дѣла они являются, по справедливому замѣчанію Flemming'a, совершенно побочными (völlig nebensächlich).

10. Сѣмянники рептилій, птицъ и млекопитающихъ.

Данныя, относящіяся къ прямому дѣленію въ сѣмянникахъ высшихъ позвоночныхъ, удобнѣе раздѣлить на два отдѣла и разсмотрѣть каждый въ отдѣльности. Къ первому будутъ относиться наблюденія надъ дѣленіемъ Сертолиевыхъ клѣтокъ; ко второму половыхъ элементовъ собственно отъ сперматогоніи до сперматидъ.

А. Сертолиевы клѣтки.

Литература.

Tellyesnický (91) въ краткомъ сообщеніи описываетъ два рода пристѣночныхъ клѣтокъ въ сѣмянникахъ ящерицы: правильныя (сперматогоніи) и неправильныя (Сертолиевы). Въ Сертолиевыхъ клѣткахъ „замѣчаются всѣ фазы амитотического дѣленія ядра“; нерѣдко встрѣчаются ядра, лежащія парами, очевидно только что раздѣлившіяся. Въ послѣдствіи ядра Сертолиевыхъ клѣтокъ гибнутъ, да и сами Сертолиевы клѣтки, по мнѣнію Tellyesnický'аго, суть не что иное, какъ распадающіяся сперматогоніи (1).

Другихъ работъ о прямомъ дѣленіи въ сѣмянникахъ рептилій, насколько мнѣ извѣстно, не появлялось.

Sanfelice (90) въ работѣ, написанной на итальянскомъ языкѣ и извѣстной мнѣ только по реферату Flemming'a, описываетъ прямое дѣленіе Сертолиевыхъ клѣтокъ млекопитающихъ (какихъ?). Дѣло происходитъ слѣдующимъ образомъ: въ ядрѣ возникаетъ родъ веретена изъ ядрышка, причемъ хроматиновое вещество ядрышка раздѣляется на двѣ части и скопляется по концамъ веретена; затѣмъ само веретено дѣлится на двѣ части, перешнуровывается ядро (безъ митоза), и дѣлится клѣточное тѣло.

Прямое дѣленіе въ Сертолиевыхъ клѣткахъ млекопитающихъ разрабатывали за послѣднее время французскіе гистологи: Bouin и Regaud. Результаты ихъ изслѣдованій изложены во многихъ небольшихъ сообщеніяхъ о сперматогенезѣ при нормальныхъ и ненормальныхъ условіяхъ. Я приведу существовавшее важное.

Bouin (99) описываетъ очень подробно амитозъ Сертолиевыхъ клѣтокъ у морской свинки, наблюдающійся нерѣдко при нормальныхъ условіяхъ и въ большомъ количествѣ послѣ перевязки *vasis deferentis* и туберкулезѣ придатка. Въ покоящихся ядрахъ замѣчается очень нѣжный, слабокрасящійся остовъ и сильно красящійся „ядрышковый аппаратъ“ (*appareil nucléolaire*). Послѣдній состоитъ изъ одной или нѣсколькихъ *хроматиновыхъ* глыбокъ, которыя Bouin, въ противоположность установившейся терминологіи, называетъ „*nucléoles vrais*“ и одной или нѣсколькихъ глыбъ „*moins chromatiques*“ — „*corps juxtanucléolaires*“. Видъ ядрышковаго аппарата различенъ въ зависимости отъ фазы сперматогенеза: во время усиленной дѣятельности Сертолиевыхъ клѣтокъ его составныя части разсѣиваются по ядру; когда дѣятельность затихаетъ, естественно, или подъ вліяніемъ патологическихъ моментовъ, онѣ собираются вмѣстѣ, въ центрѣ.

Передъ дѣленіемъ, части ядрышковаго аппарата сливаются, образуя одно большое хроматиновое ядрышко и одно околоядрышковое тѣло;

ядрышко раскалывается, раскрывается какъ створки слизняка, а околоядрышковое тѣло выдвигается въ щель и довершаетъ его раздѣленіе. Въ результатѣ получается: околоядрышковое тѣло посрединѣ, а по обоимъ полюсамъ его половинки ядрышка; вся эта система располагается такъ, что ея длинная ось совпадаетъ съ длинникомъ ядра. Въ это время по длинному диаметру ядра или слегка наискось образуется узкая складка ядерной оболочки съ параллельными краями, которая все болѣе и болѣе углубляется.

Тогда начинаетъ дѣлиться на двѣ части околоядрышковое тѣло; вся система, состоящая изъ четырехъ глыбокъ, расположенныхъ въ одну линію, поворачивается на 90°, становится перпендикулярно къ складкѣ и раздѣляется на двѣ дочернія системы. Ядерная складка, углубляясь, разрываетъ ядро на двое, и въ каждомъ изъ дочернихъ ядеръ оказывается свой ядрышковый аппаратъ.

Дѣленія клѣточного тѣла Bouin не наблюдалъ; онъ склоненъ думать, что Сертолиевы клѣтки образуютъ нераздѣленный плазмодій. Описанное имъ дѣленіе онъ подводитъ подъ категорію случаевъ *Löwit'a*, *Sabatier*, *von Rath'a*; только, въ противоположность двумъ послѣднимъ авторамъ, не признаетъ особой „*plaque nucléaire*“. Амитозы Сертолиевыхъ клѣтокъ носятъ въ общемъ дегенеративный характеръ, но ядра, прежде чѣмъ погибнутъ, могутъ дѣлиться разъ 5—6.

Иначе смотритъ на амитозъ Сертолиевыхъ клѣтокъ Regaud (99, 99a, 00). Этотъ авторъ пришелъ къ убѣжденію, что Сертолиевы клѣтки играютъ очень важную роль въ теченіе всего сперматогенеза. 1) Дѣлясь прямымъ путемъ, онѣ даютъ начало сперматогоніямъ, слѣдовательно начинаютъ собой рядъ сѣмянныхъ элементовъ; 2) служатъ для ихъ питанія; 3) развивая въ себѣ фибриллярный аппаратъ, передвигаютъ сѣмянные элементы къ просвѣту и выталкиваютъ сперми; 4) путемъ секреціи доставляютъ жидкость, въ которой сперми передвигаются по сѣмяннымъ канальцамъ. Границы между Сертолиевыми клѣтками обыкновенно плохо замѣтны, иногда отсутствуютъ совершенно; онѣ обнаруживаютъ наклонность сливаться, образовывать плазмодій или синцитій. Въ краевой зонѣ плазмодія помѣщаются ядра и образуются сперматогоніи („*couche génératrice*“), центральная обволакиваетъ сѣмянные клѣтки и даетъ имъ питаніе.

Regaud подробно описываетъ прямое дѣленіе въ сѣмянникахъ крысы; Сертолиевы клѣтки образуютъ здѣсь плазмодій. Внутри ядра помѣщается нѣжный остовъ, только одно большое сафранофиловое ядрышко и одно или нѣсколько *corps juxtanucléolaires*, красящихся гематоксилиномъ; послѣднія не всегда сидятъ на ядрышкѣ. При нормальномъ сперматогенезѣ *ядрышковый аппаратъ* не принимаетъ участія въ дѣленіи.

Самое дѣленіе происходитъ, повидимому, очень просто. На ядрѣ образуется съ одного края перегородка (*cloison de refend*). „*A l'intersection de la cloison et de la membrane nucléaire cette dernière est déprimée en une fente large à bords arrondis. Les parois de cette fente ne sont*

pas parallèles, mais convergent vers le fond. Au fur et à mesure que la cloison progresse, *divisant* le noyau en deux parts, la fente s'approfondit, écartant l'une de l'autre ces deux parts. Bref, la cloison précède la fente⁴. (00 p. 117—8). В другихъ случаяхъ на ядрѣ образуется прямо „une fente amitotique“ съ параллельными краями.

Ядрышко оказывается лежащимъ въ одномъ изъ дочернихъ ядеръ, и это ядро остается ядромъ Сертолиевой кѣтки, тогда какъ другое ядро, лишнее ядрышка, превращается въ „noyau roussiereux“ сперматогоніи, и вокругъ него обособляется участокъ протоплазмы. Очень рѣдко въ нормальныхъ условияхъ Сертолиево ядро дѣлится на двѣ эквивалентныя части, не превращающіяся въ сперматогоніи—второй типъ амитоza. Въ такомъ случаѣ Regaud предполагаетъ дѣленіе ядрышкового аппарата, какъ описалъ его Bouin; самъ онъ, повидимому, не наблюдалъ этого процесса.

Такимъ образомъ, заключаетъ свои изслѣдованія Regaud, прямое дѣленіе не всегда является предѣстникомъ дегенеративныхъ процессовъ: ядра Сертолиевыхъ кѣтокъ могутъ дѣлиться значительное число разъ, можетъ быть до безконечности.

Критическія замѣчанія по поводу работъ Regaud и Bouin'a.

Нетрудно видѣть, что ученіе Regaud о „couche génératrice“ и о прямомъ дѣленіи въ началѣ сперматогенеза, развиваемое имъ совершенно самостоятельно, представляетъ изъ себя полное повтореніе ученій Caron, Gilson'a, Sabatier, Brunn'a, Auerbach'a о плазмодіи безпозвоночныхъ. Мы имѣли возможность разобрать эти ученія и убѣдиться въ томъ, что фолликулярныя кѣтки ракообразныхъ являются типичными „cellule gamificatrice“ Sertoli, продѣлывая тотъ же самый циклъ развитія. И, если амитоza этихъ кѣтокъ не имѣетъ никакого отношенія къ сѣмяннымъ элементамъ, то мы едва ли можемъ ожидать такого отношенія для Сертолиевыхъ кѣтокъ млекопитающихъ.

Но такъ какъ прямо переносить результаты, добытыя изслѣдованіемъ безпозвоночныхъ, на млекопитающихъ не желательно, да и не убѣдительно, я подвергну ученіе Regaud особому разбору.

Желая путемъ личнаго опыта составить себѣ понятіе о характерѣ амитоza въ Сертолиевыхъ кѣткахъ млекопитающихъ я изучалъ сѣмянники бѣлой мыши и кролика (фиксація жидкостью Hertmann'a и суемой съ уксусной).

Въ моемъ распоряженіи не было крысъ, и я думалъ, что у животныхъ, принадлежащихъ къ одному и тому же роду mus, не можетъ существовать принципиальнаго различія въ такомъ процессѣ какъ сперматогенезъ. Но изслѣдованіе показало, что у *бѣлой мыши*, также какъ у *кролика*, у *нормальной морской свинки* (Bouin) и у

большинства другихъ млекопитающихъ, сперматогенезъ которыхъ болѣе или менѣе изученъ, ядра Сертолиевыхъ кѣтокъ *не дѣлятся*, или *дѣлятся крайне рѣдко*. Тѣмъ не менѣе мнѣ удалось получить нѣкоторые результаты, не лишеныя значенія для разбираемаго вопроса; я изложу ихъ вкратцѣ.

1. Строеіе Сертолиевыхъ кѣтокъ мыши совершенно подходитъ подъ описаніе, сдѣланное Regaud для крысы и морской свинки (см. напр. 99a). Также въ известнй моментъ развиваются въ нихъ фибриллы, появляются зерна, и ядра мѣняютъ свое мѣсто и форму: превращаются изъ лежащаго овала въ стоячій, переходя черезъ форму треугольника и шара. Я не нахожу только достаточно основаній признавать существованіе плазмодія: на тангенціальныхъ сѣзкахъ, захватывающихъ край сѣмянного каналаца, границы кѣтокъ выступаютъ всегда болѣе или менѣе отчетливо, въ зависимости отъ фиксаціи и окраски. Самъ Regaud въ нѣсколькихъ мѣстахъ определенно высказываетъ, что ему удалось видѣть нѣжныя границы Сертолиевыхъ кѣтокъ, когда число сѣмянныхъ элементовъ въ нихъ уменьшается (99a p. 42); въ мѣстахъ перехода извитыхъ каналацевъ въ прямые границы становятся яснѣе (ib p. 49). Основываясь на томъ, что во многихъ случаяхъ эти границы неясны, онъ предполагаетъ: „les cellules de Sertoli ont une tendance à se fusionner en un syncytium“, а далѣе начинаетъ уже прямо говорить о „masse protoplasmique indivise“. Нѣтъ ничего удивительнаго въ томъ, что при обычныхъ условияхъ, когда Сертолиевы кѣтки со всѣхъ сторонъ сжаты сперматогоніями и сперматоцитами, ихъ границы не могутъ выступать отчетливо; но въ тѣхъ случаяхъ, когда сѣмянные элементы исчезаютъ, Сертолиевы кѣтки превращаются въ типичный эпителий съ ясными границами (Bouin, Regaud), совершенно такъ же, какъ это происходитъ съ фолликулярными кѣтками рака послѣ удаленія спермій. Все это говоритъ самымъ определеннымъ образомъ противъ существованія синцитія. Между тѣмъ генезисъ сперматогоній, какъ его изображаетъ Regaud, тѣсно связанъ съ признаемъ синцитія: обособленіе кѣточного тѣла вокругъ ядеръ новообразующихся сперматогоній требуетъ массъ нераздѣленной протоплазмы.

2) Тонкое строеіе ядра Сертолиевой кѣтки у мыши почти такое же, какъ у крысы и морской свинки: ядерная оболочка, нѣжный хроматиновый остовъ и ядрышковый аппаратъ въ единственномъ числѣ, подробно описанный Hertmann'омъ (89a) и Лукьяновымъ (98). Онъ состоитъ изъ настоящаго ядрышка (красящагося кислотными красками и сафраниномъ при комбинаціи его съ гематоксилиномъ) и, обыкновенно, двухъ околыадрешковыхъ тѣлецъ, представляющихъ изъ себя просто хроматиновыя глыбки. Послѣднія, въ противоположность тому, что наблюдается у крысы, тѣсно прилежатъ съ двухъ сторонъ къ ядрышку, образуя фигуру, имѣющую нѣкоторое сходство съ веретеномъ (подобное вѣроятно и видѣлъ Sanfelice).

3. Ядерная оболочка образуетъ иногда складки, совершенно подобныя тѣмъ, которыя изображаютъ Regaud и Bouin. Края складокъ

могут идти параллельно друг другу, или расходятся под углом; в последнем случае части ядерной оболочки в глубинах складки могут слиться и образовать как бы перегородку (cloison). Простой перегородки, которая встала бы в ядро и потом разлаивалась, как об этом можно подумать, читая Regaud, не бывает, и, вообще, самое представление о ней (как и о Kernplatte) есть результат недоразумения. Рассматриваемая с поверхности, складка имеет вид двух узких параллельных линий, совершенно так же, как рисуют Regaud и Bouin. В момент образования спермий, когда ядра Сертолиевых клеток вытянуты по длине клетки и стоят перпендикулярно к membrana plogria, складки идут часто по длине ядра или наискось. Я не видел у мыши ни разу, чтобы складки доходили даже середины ядра, не видал также и двух ядер, прижатых друг к другу, которых можно было бы считать дочерними, хотя исследовал большое количество срезов. Возможности полного разделения ядра в результате углубления складок отвергать нельзя, но этот процесс, при нормальных условиях, если и встречается, то крайне редко. Повидимому и Лукьянов не наблюдал прямого деления; он пишет (l. c. p. 303): „правдоподобно заключение, что ядра рассматриваемой категории делятся прямым путем“, но ни описания этого процесса, ни рисунков не дает.

Таким образом, вводит прямое деление в цикл развития сѣмянных элементов у мыши нет никакого основания. Но трудно предположить, чтобы процесс, играющий такую важную роль в сперматогенезе крысы, мог отсутствовать у животного того же рода; гораздо проще предположить, что амитоз совсем не имеет того значения, какое приписывает ему Regaud, тем более, что в очень точных исследованиях Lenhossek'a (98) о сперматогенезе той же крысы не упоминается ни о чем подобном.

Дело обстоит, по моему мнению, следующим образом. Существование полного прямого деления ядра у крысы можно считать весьма вероятным; разделившиеся ядра будут конечно лежать рядом, образуя одну пару. Равным образом не подлежит сомнению, что иногда сперматогония так плотно прижимается к основанию одноядерной Сертолиевой клетки, что их ядра близко располагаются друг от друга, также образуя пару. Ошибка Regaud заключается в отождествлении этих пар, в сведении их к общему корню, чему способствует признание Сертолиевых клеток синцитием. Рисунки Regaud (00) прекрасно поясняют его толкование, но убедить в существовании признаваемого им перехода, конечно, не могут.

Что касается самого процесса деления, то он совершается так же, как в фолликулярном эпителии рака и других, рассмотренных нами объектах; все сказанное об них, применимо и в данном случае. Невольно обращает на себя внимание одно обстоятельство: почему прямое деление встречается у крысы чаще чем у мыши, хотя никакой заметной разницы в устройстве сѣмянных канальцев и сперматогенеза

не замечается? Не поступаясь принципами физико-химического объяснения полиморфии и прямого деления, приходится признать существование видовой разницы между ядрами отдѣльных представителей, хотя бы в том смысле, что у одних ядро является более устойчивым цѣлым, ближе подходит к идеальной системѣ, быстро выравнивающей уклонения от основной формы, которая послужила в первой главѣ исходным пунктом наших рассуждений. Слѣдует отметить также, что нормальные условия: перевязка протока, туберкулез, вызывают обильный амитоз там, где в норме его мало; это может быть поставлено в параллель с тем, что наблюдается в мочевом пузырьѣ кролика, и еще раз указывает на связь полиморфии и деления с изменениями обмена веществ.

Чтобы закончить с вопросом, слѣдует сказать еще несколько словъ об участіи ядрышкового аппарата в амитозѣ, как его изображает Bouin и Sanfelice. Описания обоих авторов показывают только, в какую стройную и изящную систему можно привести случайная наблюдения. Все, что отмечает Bouin, не является чем-либо характерным для Сертолиевых ядер морской свинки и не имеет никакого отношения къ делению. Совершенно подобные ядрышковые аппараты в различном числѣ и в различных фазах quasi-деления встречаются во многих тканях мыши: в печени, поджелудочной железе, эпителии пузыря и т. д., и там, где есть амитоз, и там, где его нет и в поминѣ. Перед началом каріокинеза настоящія ядрышки исчезают, а околядрышковые тѣльца входят в состав хроматинового остова, обнаруживая таким образом свою настоящую природу.

В. Сперматогонія — сперматиды.

Литература.

Brown (85), исследуя сперматогенез у крысы, нашел, что сѣмяточные элементы, находящиеся в сѣмянных канальцах, за исключением Сертолиевых клеток (supporting cells), берут свое начало от особых материнских клеток — „spore cells“. Их ядра делятся процессом почкования (by budding): на одной сторонѣ ядра появляется небольшая вырост, он увеличивается, пока не станет равным по величинѣ остальной части ядра, и тогда ядро дѣлится на двѣ части. Одна из образовавшихся клеток дѣлится каріокинетически и дает начало прочим сѣмянным элементам, другая остается на мѣстѣ и служит для замѣщения. На рис. 7 l. c. изображены вытянутыя ядра съ перхватами, по которым трудно судить, происходят ли настоящее разделение, и самъ автор, повидимому, не наблюдал его во всѣх подробностях: „it is difficult to feel certain about it“ (p. 319). По общему виду и по положению несомненно, что упомянутыя ядра принадлежат

сперматогониямъ, а не Сертолиевымъ клеткамъ, какъ можно бы предполагать, познакомившись съ работами Regaud; ядра Сертолиевыхъ клетокъ изображены Brown'омъ вполне отчетливо.

Bardeleben (92) нашелъ, что при развитиіи спермій у человѣка каріокинезъ происходитъ не часто; дѣленіе идетъ обыкновенно прямымъ путемъ. „Man sieht, wie eine Zelle mit grossem hellem im lockeren Knäuelstadium begriffenen Kern durch Abschnürung in vier Zellen zerfällt, und dass in den Kernen der vier Tochterzellen das Chromatin sich wiederum zusammenballt“. „Das nächste Stadium ist nun der direkte Zerfall der durch Abschnürung entstandenen Zellen in erst zwei und dann in vier, oder auch gleich in vier Theile“. (p. 205—6). Эти клетки превращаются затѣмъ въ спермій. Bardeleben усматриваетъ въ прямомъ дѣленіи сѣмяобразующихъ клетокъ сходство высоко организованныхъ позвоночныхъ съ низшими безпозвоночными.

Сообщеніе Bardeleben'a очень коротко и не сопровождается рисунками, но его цитировали много разъ, продолжаютъ цитировать и теперь, хотя самъ Bardeleben съ тѣхъ поръ совершенно измѣнилъ свои взгляды.

Уже во второмъ „предварительномъ“ сообщеніи (96) онъ излагаетъ дѣло иначе, объявляя, что ему удалось разрѣшить „загадку сѣмяобразования“. Головки спермій, и только онѣ однѣ, происходятъ изъ сперматидъ, а сперматиды изъ сперматогоній обычнымъ путемъ каріокинеза; хвосты же, въ особенности осевые нити, возникаютъ отдѣльно, изъ особыхъ клетокъ съ бѣднымъ ядромъ. „Diese entstehen aus—den Sertolischen, Stütz-Fuss-Zellen. Die Schwänze entstehen auf amitotischem Wege, durch Auswachsen oder Zerfall etc“. (p. 699). Возникшія въ отдѣльности составныя части спермій затѣмъ сливаются. Противорѣчія между описаніями авторовъ и его собственными Bardeleben объясняетъ тѣмъ, что время, мѣсто и способъ возникновения хвостовъ различны даже у близко родственныхъ животныхъ, тогда какъ головки образуются одинаково во всемъ животномъ царствѣ.

Подробная, снабженная рисунками работа, Bardeleben'a о сперматогенезѣ человѣка была опубликована только въ 1897 году. Здѣсь онъ еще разъ измѣняетъ свои возрѣнія и на этотъ разъ, въ согласіи съ установленными данными, производитъ спермій цѣликомъ изъ сперматидъ. Клетки „съ бѣднымъ ядромъ“—Сертолиевы не имѣютъ прямого отношенія къ нормальному сперматогенезу, на ихъ счетъ образуются „auf amitotischem Wege“ особая загадочная образованія: „Schwänze“, или рудиментарная вторая форма спермій. Сертолиевы клетки образуются изъ промежуточныхъ клетокъ яичка, которыя переползаютъ въ каналцы. Bardeleben приводитъ нѣкій списокъ признаковъ, въ которыхъ промежуточные клетки сходны съ Сертолиевыми; между прочимъ амитозъ встрѣчается и въ тѣхъ и въ другихъ. Впослѣдствіи Сертолиевы клетки гибнутъ.

Въ окончательномъ результатѣ изъ всѣхъ работъ Bardeleben'a для ученія о прямомъ дѣленіи представляютъ интересъ только свѣдѣнія о

Сертолиевыхъ клеткахъ человѣка. Въ различныхъ мѣстахъ онъ упоминаетъ, что ядра этихъ клетокъ имѣютъ „Einbuchtungen“, „Einschnürungen“, „merkwürdigen Canäle“ (вѣроятно узкія складки, могущія симулировать каналъ), и что они могутъ дѣлиться прямымъ путемъ. Эти данныя находятъ въ полномъ согласіи съ тѣмъ, что сообщено ранѣе о Сертолиевыхъ клеткахъ другихъ млекопитающихъ и новаго къ нему ничего не прибавляютъ.

Moore (94) вводитъ прямое дѣленіе какъ постоянное явленіе въ сперматогенезъ собакъ. Тогда какъ у крысы при дѣленіи сперматогоніевъ наблюдается типичный митозъ, у собакъ дѣленіе теряетъ характеръ каріокинеза и становится трудно различимымъ отъ прямого (akinetik division): хромосомъ нельзя считать, и онѣ являются недифференцированными другъ отъ друга. Кроме того, сперматиды у собакъ часто являются многоядерными, причѣмъ ядра возникаютъ въ результатѣ прямого дѣленія (Moore изображаетъ на рис. 30 и 31 л. с. многоядерныя клетки и среди нихъ ядра въ видѣ цифры 8). Этотъ процессъ имѣетъ цѣлю увеличить число спермій. Изъ своихъ наблюденій Moore выводитъ заключеніе, что акинезисъ можетъ происходить тамъ и слѣмъ въ теченіе сперматогенеза млекопитающихъ, не нанося ущерба наследственнымъ свойствамъ половыхъ элементовъ.

По Sappin-Trouffy (99) при сперматогенезѣ человѣка наблюдается два вида размноженія клетокъ: сначала каріокинезъ, затѣмъ прямое дѣленіе, „fragmentation directe“. Его наблюденія произведены надъ яичкомъ, экстрипированнымъ вслѣдствіе туберкулеза. Каріокинезъ наблюдается въ клеткахъ, содержащихъ одно ядро и расположенныхъ въ 3—4 ряда по внутренней поверхности сѣмяннаго каналца (названія ихъ онъ не даетъ). Клетки, въ которыхъ происходитъ прямое дѣленіе, многоядерны и разсыпаны между другими; однѣ изъ нихъ, повидимому, распадаются, другія даютъ начало спермиямъ. Процессъ дѣленія авторъ поясняетъ сравненіемъ: „Supposons une pomme de terre coupée en quatre par deux plans perpendiculaires et dont chaque quartier s'éloigne ensuite peu à peu du centre; nous avons ainsi le mecanisme de cette division“ (p. 179). Раздѣлившіяся части затѣмъ скругляются. Этотъ процессъ Sappin-Trouffy рассматриваетъ, почему-то, какъ особый видъ редукціи хроматина.

Regaud (00) подвергаетъ основательной критикѣ данныя Moore'a и Sappin-Trouffy. Онъ указываетъ, что послѣдній авторъ изслѣдовалъ только одно туберкулезное яичко и притомъ послѣ фиксаціи алкогалемъ. Его собственныя наблюденія надъ собакой, свиней и человекомъ показываютъ, что многоядерныя сперматиды не составляютъ рѣдкости, наряду съ гигантскими и карликовыми формами, и, вѣроятно, стоятъ на границѣ патологии. Многоядерность въ подобныхъ случаяхъ зависитъ всегда отъ митоза, дву- или многополюсного; карликовыя ядра происходятъ вслѣдствіе каріокинеза „à chromosomes dispersés“.

Слѣдуетъ упомянуть, что Vogt and Pfl (00), изучая неправильности въ образованіи спермій у Vombinator igneus, описываетъ двуядерныя спер-

матиды (kleinere Riesenspermatiden); они происходят путем неполного митоза сперматоцитов второго порядка. Gilson (86) доказывает то же самое относительно двуядерных сперматид рака. Таким образом, объяснение *многоядерности* половых клеток прямым делением не может считаться обоснованным.

Последняя указание на прямое деление сперматогоний принадлежат французским авторам, среди которых замечается особое тяготение к амитозу.

Как справедливо замечает Loisel (00), автор первого из сообщений, было описано много разнообразных видов амитоза, и ни один из них не может считаться преобладающим; остается пока регистрировать факты, не деляя обобщений. Loisel наблюдал прямое деление сперматогоний 1-го и 2-го порядка в течение пресперматогенеза у воробья: „elle se fait par étranglement et disposition en bissac de la membrane nucléaire“. В момент деления хроматин испытывает изменение (remaniement): он становится диффузным, уменьшается в количестве; часть его вероятно выделяется из окружающую плазму. О делении клеточного тела в этом коротком сообщении не упоминается; из других работ того же автора видно, что в первых стадиях сперматогенеза он признает существование спллития, который и выделяет из себя сямьянные элементы.

Другое сообщение принадлежит Regaud (01), неумтомному исследователю сперматогенеза. Ему удалось видеть все стадии прямого деления в сперматогониях крысы; они подвергаются этому процессу в конце 7-й и начале 8-й стадии сперматогенетической волны (классификация Regaud), испытав первый карюкинез и не подвергаясь второму, обуславливающему переход „spermatogonie poussiereuse“ в „scoitelleuse“. Границы клеточных тел незаметны, поэтому прослежены изменения только ядер. Деление происходит путем перешнурования на две части, иногда равные, иногда очень неравные по величине; в последнем случае процесс напоминает почкование. Делящиеся ядра нередко напоминают бугристые клубки известных видов картофеля, т.-е. бывают снабжены выпуклостями различной величины и перехватами.

Описанный процесс вызывает у автора ряд вопросов, в которые он не может дать ответа; до сих пор деление этого вида наблюдалось им только у крысы.

Судя по приложенным рисункам, Regaud наблюдал настоящее прямое деление и почкование; может быть те же картины видел и в 1885 году Brown (l. cit.). Факты этого рода не могут особенно смущать нас, если того как мы познакомились с полиморфией и прямым делением в сямьяниках амфибий.

11. Яичники насекомых.

Литература.

Прямое деление было описано в эпителии, покрывающем яйцевую клетку (фолликулярном) и в питательных клетках; указаний относительно прямого деления яйцевых ядер у насекомых я не нахожу.

Можно предполагать, что еще в 1874 году P. Mayer видел прямое деление в фолликулярном эпителии у *Pyrrhocoris apterus*, а Brandt в 1878 году у *Lucanus cervus*, но описания, относящиеся к этому времени, не могут иметь особенного значения в цитологии. Первая определенная указание на существование прямого деления в эпителии личинки принадлежит Carnoy (85) (не Korschelt'у, как это думает Gross). Он подробно описывает прямое деление в эпителиальной яйцевой оболочке у *Grylotalpa vulgaris*. Сначала делится ядрышко, которое в данном случае является сложным (p. mixte) и состоит из центрального нуклеинового зерна и периферического слоя пластины; ядрышко может распадаться на две, или сразу на три части. Затем делится ядро, обыкновенно на две равных или неравных части; в последнем случае большой отрезок получает два ядрышка. Деление происходит путем перешнурования; ничего особенного в это время в ядре не замечается: „la membrane nucléaire s'infléchit en dedans en repoussant vers le centre les anses nucléiennes qu'elle finit par couper, et la segmentation est achevée“ (p. 219). Carnoy признает и разделение клеточного тела, как о том можно судить по одной фразе на стр. 230 цитируемого труда, но не дает ни описания ни рисунка.

У Korschelt'a (86 и 87) находятся указания на прямое деление в концевой камере *Nepa*, *Pyrrhocoris* и других *Hemiptera*, а также в фолликулярном эпителии *Hydrometra*, но подробного исследования процесса он не производит.

По описанию Wheeler'a (89) в фолликулярном эпителии яичника пруссика (*Blatta germanica*) происходит прямое деление ядра таким же точно путем, как описывает Carnoy у *Grylotalpa*. Сначала делится сложное ядрышко, центр которого образован из хроматина, затем перешнуровывается ядро на равные или неравные части. О делении клеточного тела Wheeler не упоминает.

Большая работа об амитозе в яичниках у *Hemiptera* принадлежит Preusse (95), ученику Korschelt'a. Исследован целый ряд форм (*Nepa cinerea*, *Notonecta glauca*, *Hydrometra lacustris*, *Ranatra linearis*, *Reduvius personatus*, *Pyrrhocoris apterus*); результаты везде получились одинаковые.

Прямое деление найдено в фолликулярном эпителии, среди питательных клеток и зачаткового слоя (Keimlager) концевой камеры,

въ концевой нити, въ эпителии яйцевода и даже въ соединительной ткани, окружающей яичникъ.

Среди фолликулярнаго эпителия встрѣчается тѣмъ больше двуядерныхъ клѣтокъ, чѣмъ болѣе развито яйцо, которое онѣ облекаютъ. Наряду съ ними попадаются и различныя стадіи амитоза, который можетъ совершаться различнымъ образомъ: 1) на ядрѣ появляется бороздка, которая, углубляясь, разрѣзаетъ его на двѣ части; 2) по краямъ ядра образуются *улубленія* (ядра въ формѣ подковы или бисковита); первые два способа могутъ комбинироваться; 3) посрединѣ ядра образуется *щелевидное отверстие*, оно увеличивается по двумъ противоположнымъ направленіямъ, и ядро раздѣляется. При дѣленіи ядра дѣлится и ядрышко; центросомъ не замѣчается. Дѣленіе клѣточного тѣла, по мнѣнію Preusse, должно происходить: на это указываетъ находженіе среди двуядерныхъ клѣтокъ одоядерныхъ, меньшихъ по величинѣ и расположенныхъ парами; кромѣ того авторъ видѣлъ и намеки на процессъ перешнурованія. Въ молодыхъ камерахъ яйца окружены многослойнымъ эпителиемъ, въ которомъ кромѣ митоза встрѣчается и амитозъ: ядро вытягивается и перешнуровывается; предварительнo дѣлится в ядрышко.

Въ зачатковомъ слобѣ, находящемся между комплексомъ питательныхъ клѣтокъ и первой яйцевой камерой, наряду съ митозомъ встрѣчается также прямое дѣленіе ядра съ предварительнымъ дѣленіемъ ядрышка. Въ питательныхъ клѣткахъ прямое дѣленіе можетъ повториться нѣсколько разъ, такъ что образуются клѣтки, содержащія до 5 ядеръ; здѣсь также происходитъ перешнурованіе клѣточного тѣла. Въ яйцеводахъ прямое дѣленіе отличается отъ описанныхъ формъ тѣмъ, что нельзя подмѣтить участія ядрышка.

Preusse находилъ также прямое дѣленіе въ яичникахъ *Locustae viridissimae* (Orthoptera), но въ меньшемъ количествѣ.

Принимая во вниманіе, что въ молодыхъ камерахъ встрѣчается одинаково часто какъ митозъ, такъ и амитозъ, а въ старыхъ исключительно послѣдній, причемъ число клѣтокъ съ возрастомъ камеры непрерывно увеличивается, Preusse приписываетъ амитозу „функциональное“ значеніе, т. е. считаетъ его однимъ изъ нормальныхъ способовъ размноженія клѣтки. Раньше, по собственному признанію, онъ склонился къ мнѣнію Ziegler'a.

De Bruyne (99) (работа котораго извѣстна мнѣ только по рефератамъ) изслѣдовалъ яичники у *Nera cinerea* и *Notonecta glauca* и пришелъ къ прямо противоположнымъ выводамъ относительно значенія амитоза въ этихъ объектахъ. Прямая къ взглядамъ Ziegler'a и vom Rath'a, онъ считаетъ его явленіемъ дегенеративнымъ, не имѣющимъ отношенія къ нормальному размноженію.

Gross (01), подъ руководствомъ Н. Е. Ziegler'a, подвергъ вопросъ о прямомъ дѣленіи въ яичникахъ клоповъ новому рассмотрѣнію. Онъ изслѣдовалъ обширный матеріалъ, относящійся къ 10 родамъ (4 вида *Pentatoma*, *Graphosoma*, *Eurygaster*, *Aelia*, *Asopus*, *Syromastes*, *Alydus*,

Corizus, *Pyrrhocoris*, *Harpactor*) и пришелъ къ тѣмъ же результатамъ, что и de Bruyne.

По наблюдениямъ Gross'a (и de Bruyne'a) амитозъ встрѣчается только въ духъ мѣстахъ яичниковъ: въ питательныхъ клѣткахъ концевой камеры и въ клѣткахъ фолликулярныхъ. Ядра питательныхъ клѣтокъ дѣлятся амитотически двоякимъ путемъ: 1) съ образованіемъ „*Kernplatte*“ (внутри ядра замѣчается скопленіе хроматина въ видѣ полоски, пересекающей ядро, а затѣмъ ядро оказывается разрѣзаннымъ по этой линіи на двѣ части; граница между ядрами имѣетъ поэтому видъ прямой линіи); 2) путемъ перешнурованія. Оба эти способа могутъ комбинироваться: иногда ядро распадается на нѣсколько частей, причемъ въ одномъ мѣстѣ закладывается ядерная пластинка, а въ другомъ идетъ перешнурованіе. Ядрышко часто дѣлится на двѣ части, но этому процессу Gross не приписываетъ какого-либо значенія. Дѣленія клѣточного тѣла онъ не наблюдалъ и считаетъ его необычнымъ и крайне рѣдкимъ явленіемъ.

Въ фолликулярномъ эпителии дѣленіе происходитъ преимущественно съ образованіемъ ядерной пластинки; оно достигаетъ такихъ размѣровъ, что въ нижнихъ камерахъ всѣ клѣтки являются двуядерными. Дѣленія клѣточного тѣла и здѣсь не происходитъ: сосчитывая на поперечныхъ разрѣзахъ различныхъ камеръ клѣтки, окружающія яйца, Gross убѣдился въ томъ, что число ихъ по мѣрѣ роста камеръ почти не увеличивается (въ противоположность тому, что утверждалъ Preusse). Прямое дѣленіе встрѣчается и въ узкихъ „*bindegewebsartige Zellen*“, раздѣляющихъ два яйца.

Разсуждая относительно значенія прямого дѣленія, Gross всецѣло становится на точку зрѣнія Ziegler'a и vom Rath'a. Амитозъ въ яичникахъ не имѣетъ регенеративнаго значенія: послѣ него клѣтки не могутъ дѣлиться кариокинезомъ и скорѣй гибнутъ. Между дѣленіемъ питательныхъ клѣтокъ и фолликулярнаго эпителия замѣчается принципиальное различіе. Питательныя клѣтки дѣлятся различнымъ образомъ (перешнурованіемъ и посредствомъ ядерной пластинки), дѣленіе ихъ можетъ повторяться нѣсколько разъ, и затѣмъ клѣтки распадаются, доставляя питательный матеріалъ яйцу; фолликулярный эпителий дѣлится однимъ способомъ (ядерная пластинка), дѣленіе не повторяется, клѣтки выделяютъ хоріонъ и затѣмъ дегенерируютъ. Первые подходятъ подъ категорію „*alten abgenutzten Gewebe*“, „wo die Zellen eine vorübergehende Bedeutung haben“ (Ziegler); второй состоитъ изъ такихъ клѣтокъ „die in Folge besonderer Specialisirung einem ungewöhnlich intensiven Secretions oder Assimilationsprocess vorstehen“ (Ziegler). Такимъ образомъ, въ яичникахъ у Hemiptera можно говорить о дегенеративномъ и секреторномъ амитозѣ.

Собственные наблюдения.

Яичники *Pyrrhocoris apteri*. (Фиксація жидкостью Hermann'a и суемой съ уксуной).

Элементы, входящие в состав яйцевых трубочек *Pyrthosoris*, описаны давно уже *Wielowiejski* м (85) и *Korschelt* ом (86); оба эти описания, за исключением некоторых подробностей, являются достаточно точными. Новѣйшее подробное описание яичников наземных клоповъ, въ томъ числѣ и *Pyrthosoris*, принадлежит *Gross* у (01). Чтобы облегчить читателямъ пониманіе дальнѣйшаго изложенія, я приножу полусхематическій рисунокъ яйцевой трубочки *Pyrthosoris* (рис. 20).

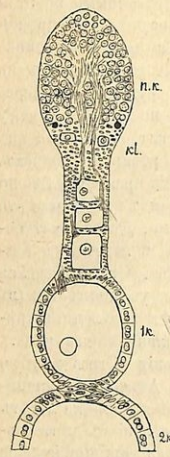


Рис. 20. Яйцевая трубочка *Pyrthosoris* art. при слабомъ увеличеніи. пк — концевая камера; кл — зачатковый слой; 1к, 2к — яйцевые фолликулы. С — ступенька; укс. — желтый гематоксинитъ.

Главная особенность яичника клоповъ заключается въ томъ, что *питательныя кѣтки* лежатъ отдѣльно отъ яйцевыхъ въ *концевой камерѣ* (пк); онѣ расположены въ общемъ рядами отъ оболочки къ центру. Центръ и промежутки между рядами кѣтокъ занимаетъ такъ называемый „*желточный тяжъ*“ (*Dotterstrang*), раздѣляющійся внизъ на нѣсколько рукавовъ, изъ которыхъ каждый достигаетъ яйцевой кѣтки; этотъ тяжъ устанавливаетъ сообщеніе между питательными и яйцевыми кѣтками. Нижняя часть концевой камеры у молодыхъ особей вытянута въ длинный перешеекъ; въ немъ помѣщаются молодыя яйцевыя кѣтки, увеличивающіяся по направленію книзу. Область, граничащая съ питательными кѣтками (кл), есть т. наз. *зачатковый слой* „*Keimlager*“; здѣсь находятся самыя молодыя половыя кѣтки, окруженныя рядами мелкихъ и узкихъ кѣтокъ. Эти мелкія кѣтки книзу переходятъ въ *фолликулярный эпителий*, сначала многослойный, — въ предѣлахъ концевой камеры, — затѣмъ однослойный, отдѣляющій сформированныя яйцевыя камеры или фолликулы (1 к, 2 к). Между отдѣльными камерами находятся перегородки, образованныя вытнутыми узкими кѣтками, которыя *Gross* называетъ „*bindegewebsartige*“; онѣ являются непосредственнымъ продолженіемъ фолликулярнаго эпителия и произошли изъ кѣтокъ, лежащихъ въ концевой камерѣ между молодыми яйцами.

По мѣрѣ развитія яйцевыхъ кѣтокъ отъ нижняго края концевой камеры обособляются новыя фолликулы; въ яичникахъ сравнительно молодыхъ, какой изображенъ на рис. 20, можно на одномъ срѣзѣ наблюдать всѣ стадии образованія фолликуловъ и измѣненія кѣточныхъ элементовъ, ихъ окружающихъ.

Прямое дѣленіе ядеръ происходитъ: 1) въ питательныхъ кѣткахъ; 2) въ фолликулярномъ эпителии.

Питательныя кѣтки. Прежде чѣмъ говорить объ амитозѣ питательныхъ кѣтокъ, необходимо остановиться на ихъ строеніи. Питательныя кѣтки, примыкающія къ оболочкѣ концевой камеры, имѣютъ

на разрѣзахъ довольно правильную призматическую форму, лежащая на нихъ является неправильно многогранными. Ядро питательной кѣтки велико и выполняетъ почти все тѣло; зачастую оно окружено совсемъ небольшимъ протоплазменнымъ ободкомъ. Такими приближенительно образомъ описываютъ питательныя кѣтки всѣ авторы, съ тѣхъ поръ какъ лучшіе методы позволили различать границы отдѣльныхъ кѣтокъ; раньше предполагали, что въ концевой камерѣ находятся ядра, погруженныя въ протоплазменную массу. По отношенію питательныхъ кѣтокъ къ желточному тяжу, а сдѣловательно и къ яйцевой кѣткѣ, изображается различно. По *Wielowiejski* ому желточный тяжъ представляетъ отростокъ яйцевой кѣтки, онъ имѣетъ продольно волокнистое строеніе и на верхнемъ концѣ распадается на отдѣльныя вѣтви, проникающія, въ видѣ корней, между питательными кѣтками. *De Vigne* предполагаетъ, что яйцо выпускаетъ гигантскій псевдоподій по направленію къ питательной камерѣ и при его помощи поглощаетъ питательныя кѣтки, какъ настоящій фагоцитъ. *Korschelt* и *Gross* представляютъ дѣло иначе: они доказываютъ, что питательныя кѣтки распадаются и растворяются, изъ продуктовъ распада образуется „*центральное плазматическое пространство*“, текущее какъ ручеекъ къ яйцамъ; при этомъ частички болѣе вязкой консистенціи вытягиваются и придаютъ тяжу полосатый видъ. Въ новомъ учебникѣ *Korschelt* а и *Heider* а (02) мы находимъ попытку примирить противоположныя воззрѣнія. Авторы предполагаютъ, что яйца у *Hemiptera* образуютъ отростки, подобныя яйцевымъ отросткамъ у *Lamellibranchiata* (*Eistiel*), которые и проникаютъ въ концевую камеру. *Въ нихъ* уже происходитъ постоянное раствореніе питательныхъ кѣтокъ.

Я не могу согласиться ни съ однимъ изъ приведенныхъ авторовъ. Желточный тяжъ, по моимъ наблюденіямъ, образуется *отростками питательныхъ кѣтокъ, идущими къ яйцевымъ*. Обычное представленіе о питательныхъ кѣткахъ является неточнымъ, его необходимо дополнить слѣдующимъ образомъ. Отъ той части питательной кѣтки, которая обращена къ центру камеры, отходитъ отростокъ, имѣющій ясное волокнистое строеніе, иногда такихъ отростковъ бываетъ два, тогда они охватываютъ лежащую впереди кѣтку. Прилегаа другъ къ другу, отростки образуютъ волокнистыя тяжи, сначала тонкіе, затѣмъ болѣе толстыя; ихъ совокупность и образуетъ то, что называютъ „*желточнымъ тяжомъ*“, „*центральнымъ плазматическимъ пространствомъ*“.

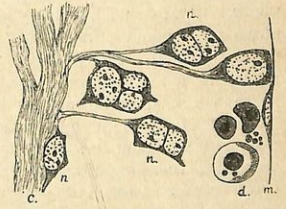


Рис. 21. Яичникъ *Pyrthosoris*; концевая камера. п — питательная кѣтка; с — желточный тяжъ; d — распадающаяся кѣтка; m — оболочка. Ж. Нерн; сафр. лихтрр. Zeiss Ap. 2 mm.

(Рис. 21: m — оболочка концевой камеры, п — питательныя кѣтки, с — желточный тяжъ). На моихъ препаратахъ желточный тяжъ имѣетъ совершенно отчетливое

волокнистое строение, напоминая слегка расщипанный пучек клейких волокон: отдельные фибриллы тяжа не сливаются между собой, а идут рядом, переплетаясь. В нижней части питательной камеры из тяжа снова обособляются отдельные, но уже более толстые пучки волокон, которые и направляются к яйцевым клеткам.

В виду того, что питательная клетка вплотную прилегает к другой, проследить ход их отростков на обыкновенных разрезах трудно; чтобы они выступали яснее, надо слегка раздвинуть срезы: тогда клетки отодвигаются друг от друга, а отростки изолируются. Сь такого препарата и сдѣланъ рис. 21.

Достигнувъ яйцевой клетки, волокнистый тяжъ расширяется въ видѣ конуса (рис. 20) и прилегаетъ къ ея верхнему краю, обыкновенно сбоку; отдельные волокна вѣерообразно расщипаются по поверхности яйцевой клетки и могутъ быть прослѣжены на большое расстояние. На препаратахъ, фиксированныхъ сулемой съ уксусной и окрашенныхъ сафраниномъ съ лихтриномъ, волокнистый конусъ своимъ зеленымъ цвѣтомъ рѣзко отличается отъ красной плазмы яйца. Между волокнами конуса находятся угловатая глыбка, красящаяся въ зеленый цвѣтъ и напоминающая по формѣ зерна Niessl'я, — вѣроятно въ такомъ видѣ отлагается питательное вещество, принесенное волокнистымъ тѣломъ. Предположения Korschelt'a и Gross'a о растворенннхъ питательныхъ клеткахъ въ желточномъ тѣлѣ не находятъ подтвержденія въ моихъ препаратахъ. Korscheltъ изображаетъ въ центрѣ тяжа группы клетокъ, лежащихъ какъ бы отдѣльно отъ другихъ, и думаетъ, что эти клетки распадаются; но изолированное положеніе клетокъ только кажущееся: оно бываетъ на продольныхъ разрезахъ, не проходящихъ черезъ ось камеры, и объясняется тѣмъ, что въ разрезы попали отдѣльные пучки, изъ слиянія которыхъ образуется тяжъ, пучки, проходящие между группами клетокъ. Никакихъ слѣдовъ распадѣнія клетокъ въ центральныхъ частяхъ питательной камеры я не замѣчалъ; клетки распадаются нѣрѣдко на границѣ питательной камеры и зачатковаго слоя (рис. 20 — черныя точки), вдалекѣ отъ тяжа, и дегенерация здѣсь происходитъ иначе, тѣмъ изображаетъ Korscheltъ: по типу хроматолита (рис. 21d), причѣмъ клетки превращаются въ сильно закрашенные глыбки и капли. По всей вѣроятности, питательныя вещества прямо поглощаются питательными клетками изъ окружающей яичникъ жидкости, а затѣмъ, подвергшись, можетъ быть, переработкѣ, доставляются яйцевымъ клеткамъ посредствомъ волокнистыхъ отростковъ. Въ связи съ такимъ способомъ питанія стоитъ, вѣроятно, то обстоятельство, что питательныя клетки, не прилегающія непосредственно къ оболочкѣ, бываютъ тѣмъ не менѣе соединены съ ней тонкими базальнымъ отросткомъ.

Таково строеніе тѣла питательныхъ клетокъ. Ихъ большія ядра послѣ фиксаціи ж. Негманна и окраски сафраниномъ съ лихтриномъ имѣютъ очень характерный видъ: они кажутся свѣтлыми пузырьками, въ которыхъ довольно равномерно разсыяны красныя зерна (рис. 21 и 22).

При сильномъ увеличеніи можно замѣтить, что красныя комочки хроматина соединены тонкими, едва замѣтными нитями липпна; самыя комочки имѣютъ угловатую форму, и въ срединѣ ихъ бываетъ замѣтно иногда свѣтлое пятно.

Въ ядрѣ помѣщаются кромѣ того нѣсколько ядрышекъ, красящихся лихтриномъ; въ противоположность тому, что наблюдается обыкновенно, хроматиновые глыбки къ поверхности ядрышекъ не пристаютъ. Послѣ фиксаціи сулемой съ уксусной пелли ядернаго остова выступаютъ рѣзче, и, кромѣ хроматиновыхъ глыбокъ и ядрышекъ, въ ядрѣ замѣтна мелкая зернистость, красящаяся лихтриномъ. Въ общемъ, описанное распределеніе хроматина можно назвать „полицентрическимъ“.

Мнѣ удалось нѣсколько разъ наблюдать метаморфозу одного изъ ядрышекъ, значеніе которой остается для меня не совсѣмъ яснымъ. Ядрышко гипертрофируется и получаетъ смѣшанную синефиолетовую окраску, далѣе въ срединѣ его обособляется ярко красная капля, и тогда ядрышко получаетъ видъ nucléole mixte (Carnoy). Иногда въ срединѣ ядрышка появляется свѣтлая вакуоля, а красное вещество располагается въ видѣ полумѣсяца по ея стѣнкѣ. Имѣютъ ли описанныя явленія какое-нибудь отношеніе къ функциональной дѣятельности питательныхъ клетокъ, или это первыя стадіи дегенераци, заканчивающіяся превращеніемъ всего ядра въ красную каплю, рѣшить не могу. Метаморфоза эта во всякомъ случаѣ показываетъ, что смѣшанное ядрышко, описанное Carnoy, какъ постоянное явленіе у нѣкоторыхъ членистоногихъ, можетъ быть просто одной изъ формъ, которую въ состояніи принимать обыкновенное п. plasmatique.

Прямое дѣленіе въ питательныхъ клеткахъ происходитъ очень просто и совершенно одинаково во всѣхъ случаяхъ. На большомъ ядрѣ, вытянутомъ въ видѣ эллипсоида, появляется небольшое углубленіе оболочки, обыкновенно съ одной стороны (рис. 22 с). Углубленіе идетъ далѣе и превращается въ складку (а); когда складка достигнетъ противоположной стороны ядерной оболочки, ядро дѣлится на двѣ части, прижатая другъ къ другу (d).

Обыкновенно, кромѣ глубокой односторонней складки существуетъ легкій пережимъ по всей окружности ядра: въ этомъ мѣстѣ ядро какъ бы утончается. Чаще всего обѣ половинки ядра одинаковы по величинѣ, но иногда одна немного болѣе другой; отдѣленія маленькихъ „побочныхъ“ ядеръ наблюдать не приходилось.

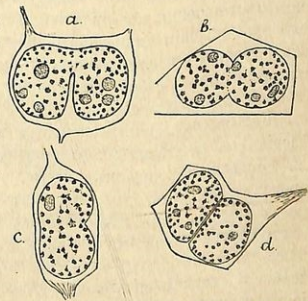


Рис. 22. Яичникъ Puzhoscotis. Питательная клетка. Ж. Негм.; сафр. лихтр. Zeiss Ap. 2 mm.

Форма дѣлящагося ядра бываетъ различна въ зависимости отъ того, какъ лежитъ складка по отношенію къ глазу наблюдателя. Если не обращать вниманія на форму ядра въ цѣломъ и довольствоваться картиной при какой-нибудь одной установкѣ микроскопа, можно описать различные способы дѣленія. Такъ напр. форму, изображенную на рис. 22 б, можно принять за типичное равномерное перешнурованіе („bisquit bis hantelförmige Kerne“ Gross'a), тогда какъ въ данномъ случаѣ, работая вѣнтомъ, можно было углубиться, что углубленіе на сторонѣ, обращенной къ глазу, гораздо глубже, и что перешеекъ, соединяющій половинки ядра расположенъ эксцентрично. Gross, находясь очевидно подъ сильнымъ вліяніемъ работъ Ziegler'a и von Rath'a, видитъ въ питательныхъ клеткахъ также способъ дѣленія mit Kernplatte, описанный послѣднимъ изъ авторовъ. Онъ изображаетъ скопленіе зеренъ хроматина въ видѣ пластинки, дѣлящей ядро, и думаетъ, что вслѣдъ за тѣмъ ядро окажется перерѣзаннымъ на двѣ части. По моему мнѣнію этого процесса не существуетъ ни здѣсь, ни въ печени Porcellionis (о каковомъ объектѣ рѣчь будетъ ниже): мы имѣемъ просто узкую складку, вглубь которой смотритъ наблюдатель. Хроматинъ отщипывается складкой и сильнѣе сучивается по ея поверхности; при слабомъ увеличеніи (рисунки Gross'a сдѣланы съ системой D) мы дѣйствительно будемъ видѣть зернистую полоску.

Ядрышки не принимаютъ никакого участія въ процессъ дѣленія: сколько ихъ попадетъ въ каждую половинку, столько и будетъ въ дочернихъ ядрахъ. Preusse и Gross описываютъ перешнурованіе ядрышка передъ прямымъ дѣленіемъ (послѣдній только для молодыхъ клетокъ); — я видѣлъ нѣсколько разъ вытянутыя и восьмиобразныя ядрышки безъ всякаго отношенія къ дѣленію и не увѣренъ, заключаются ли здѣсь дѣло въ дѣленіи или въ сляніи. Что послѣднее можетъ происходить, говорятъ изслѣдованія надъ растительными объектами, гдѣ ядрышки отличаются своей величиной и легче доступны наблюденію (см. Карповъ 04).

Каждое изъ дочернихъ ядеръ можетъ въ свою очередь подвергаться дѣленію, въ результатъ чего получаются клетки съ тремя (рис. 21) или большимъ числомъ ядеръ, описанныя авторами. Я долженъ впрочемъ замѣтить, что поставить діагнозъ многоядерности бываетъ иногда трудно, такъ какъ границы отдѣльныхъ клетокъ выступаютъ не всегда съ требуемой отчетливостію; на препаратахъ, гдѣ клетки разошлись на нѣкоторое разстояніе, мнѣ удалось убедиться, что многоядерность, хотя и рѣдко, существуетъ. Какихъ-либо указаній на дѣленіе клеточнаго тѣла нѣтъ, да и трудно предположить, чтобы оно происходило: въ старыхъ яичникахъ, когда зачатковый слой исчезаетъ и питательныя клетки подвергаются дегенераціи, онѣ почти сплошь являющіяся двуядерными.

Фолликулярный эпителий. Прямое дѣленіе въ фолликулярномъ эпителии начинается задолго до его окончательнаго сформированія, когда

онъ, въ видѣ небольшихъ узкихъ клетокъ, окружаетъ растущія яйца зачатковаго слоя. Всѣ авторы говорятъ о его многослойности въ этой стадіи развитія, и, дѣйствительно, между оболочкой и краемъ яйца мы видимъ нѣсколько слоевъ ядеръ; но иногда замѣтны тонкіе отростки клеточныхъ тѣлъ, идущіе отъ ядеръ верхнихъ этажей до самой оболочки, и это заставляетъ подозревать, что многослойность здѣсь только кажущаяся. Скудность клетокъ и ихъ малая величина затрудняетъ точное рѣшеніе этого вопроса. Ниже, гдѣ эпителий вырастаетъ, расширяется и кажется двуслойнымъ, совершенно ясно, что въ два ряда расположены лишь ядра. Наблюдать прямое дѣленіе въ верхнихъ частяхъ перешейка очень трудно въ виду незначительной величины ядеръ и нѣрѣдко выступающимъ клеточнымъ границамъ; нѣсколько разъ мнѣ удалось подмѣтить несомнѣнныя двуядерныя клетки, но промежуточныя стадіи мало доступны изслѣдованію. Каріокинезъ во всей зародышевой камерѣ встрѣчается довольно въ большомъ количествѣ; стадіи дѣленія клеточнаго тѣла не составляютъ рѣдкости, поэтому приписывать двуядерность неполному митозу нѣтъ оснований.

По мѣрѣ того какъ яйцевая клетка увеличивается, среди клетокъ, окружающихъ ее, встрѣчается все больше и больше двуядерныхъ; въ эпителии, окружающемъ нижнее яйцо концевой камеры, можно уже наблюдать весь процессъ дѣленія. Въ фолликулярномъ эпителии первой камеры больше половины клетокъ имѣютъ два ядра; въ нижнихъ камерахъ — почти всѣ двуядерны.

Въ противоположность утвержденіямъ Preusse и Gross'a я нахожу, что и въ фолликулярномъ эпителии дѣленіе происходитъ однимъ способомъ — путемъ образованія складокъ ядерной оболочки, какъ и въ питательныхъ клеткахъ. На рис. 23 изображена шейка первой яйцевой ка-

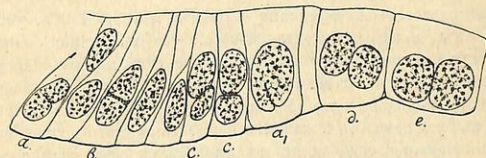


Рис. 23. Яичникъ Rutigocoris. Фолликулярный эпителий въ шейкѣ первой яйцевой камеры. а—е—различныя стадіи прямого дѣленія. Сул. укс.; желѣзн. гематоксилин. Zeiss Ap. 2 mm.

меры: мѣсто, гдѣ цилиндрическій эпителий, покрывающій яйца концевой камеры, переходитъ въ кубическій фолликулярный. На ядрѣ клетки а, крайней слѣва, видна типичная складка, дѣлящая ядро на двѣ не вполне равныя части; въ клеткѣ б подобная складка видна en face, и случаи этого рода Gross изображаетъ какъ „ядерную пластинку“. Складки могутъ образоваться на различныхъ мѣстахъ ядра, образомъ чего слугитъ клетка с₁. Пока эпителий остается цилиндрическимъ, дочернія ядра

лежать другъ надъ другомъ (с), но по мѣрѣ того какъ цилиндрическая форма, уплощаясь, переходитъ въ кубическую, ядра поворачиваются на на 90° и ложатся рядомъ (d, e). Это положеніе является типичнымъ для фолликулярнаго эпителия развитыхъ камеръ.

На разрывѣхъ, касательныхъ къ стѣнкѣ фолликула, получается довольно однообразная картина, которую изображали уже нѣсколько разъ прежніе авторы. Большая часть клѣтокъ является двуядерными, причемъ обыкновенно ядра прижаты другъ къ другу и линія раздѣла между ними является прямой; между ними встрѣчаются тамъ и сямъ клѣтки съ однимъ большимъ ядромъ. Рано или поздно большая часть этихъ ядеръ подвергнется тоже прямому дѣленію; складки, дѣляющія ихъ, располагаются перпендикулярно къ поверхности яйца, или немного наискось. Предполагаютъ здѣсь раздѣленіе клѣточного тѣла пѣть никакихъ данныхъ; соображенія, приводимыя Preusse въ пользу этого процесса, достаточно убѣлительно опровергнуты Gross'омъ, который производилъ счетъ клѣтокъ по экватору фолликула и убѣдился, что число ихъ не увеличивается съ ростомъ фолликула, слѣдовательно размноженія клѣтокъ здѣсь не происходитъ.

Мы встрѣчаемся, такимъ образомъ, въ яичникѣ Ruythosicis съ двумя видами клѣтокъ, въ которыхъ наблюдается прямое дѣленіе ядра въ типичной формѣ образованія складокъ. Оба эти вида клѣтокъ служатъ для питанія развивающихся яицъ, кромѣ того фолликулярный эпителий образуетъ оболочку развитыхъ яицъ—chorion,—у Ruythosicis путемъ прямого превращенія клѣтокъ. Но прямое дѣленіе происходитъ много раньше, чѣмъ начинается образованіе хоріона, и не имѣетъ къ этому процессу никакого отношенія; оно можетъ быть поставлено въ связь только съ питательной дѣятельностью фолликулярныхъ клѣтокъ, которая единогласно признается всѣми авторами.

Если пользоваться терминами Ziegler'a и vom Rath'a, усвоенными Gross'омъ, мы должны будемъ сказать, что въ яичникѣ Ruythosicis имѣетъ мѣсто „секреторный“ амитозъ, а не секреторный и дегенеративный, какъ это думаетъ Gross. Вообще, прилагать названіе дегенеративный къ амитозу, происходящему въ клѣткахъ, дегенерация которыхъ должна обнаружиться въ будущемъ, мнѣ кажется неумѣстнымъ; это можетъ еще имѣть нѣкоторое основаніе, если видѣть въ амитозѣ способъ *размноженія* клѣтокъ, но до сихъ поръ мы не имѣли къ этому основанія. Терминъ секреторный въ примѣненіи къ амитозу также нельзя назвать удачнымъ, потому что въ типично-секреторныхъ клѣткахъ—железистыхъ, прямого дѣленія въ нихъ не происходитъ. Повидимому, въ клѣткахъ, служащихъ для питанія, мы имѣемъ совершенно особую форму обѣихъ веществъ, которую нельзя ставить въ рядъ со специфической секреціей и которая отражается сильно на ядрѣ, на измѣненіи его осмотическаго давленія.

Прямое дѣленіе въ яичникахъ не вноситъ чего-либо новаго въ морфологическую сторону процесса, и къ механизму его возникновенія могутъ быть приложены соображенія, развитыя мною раньше.

12. Яичники позвоночныхъ.

Литература.

На прямое дѣленіе въ яичникахъ другихъ безпозвоночныхъ и позвоночныхъ имѣются только отрывочныя указанія. Я приведу извѣстные мнѣ изъ литературы случаи двойкаго рода: прямое дѣленіе въ фолликулярномъ эпителии амфибій при обратномъ развитіи фолликула и сомнительные случаи прямого дѣленія въ яйцевыхъ клѣткахъ млекопитающихъ.

I. Ruge (90) подробно изслѣдовалъ процессъ обратнаго развитія и всасыванія яицъ у аксолотля и саламандры. Когда яйцевая клѣтка отмираетъ, въ окружности ея начинается усиленное разрастаніе клѣточныхъ элементовъ: фолликулярнаго эпителия у аксолотля, эпителия и соединительной ткани у саламандры; наряду съ этимъ периферія яйца обростаетъ сосудами. Внутри яйца проникаютъ клѣточные элементы двойкаго рода: 1) потомки эпителия (Dotterepithelien) и 2) лейкоциты, эмигрировавшіе изъ сосудовъ. Они поглощаютъ желтокъ, размачиваютъ его и распадаются сами; получающійся распадъ уносится сосудами. При этомъ, по описанію Ruge, наблюдается цѣлый рядъ случаевъ прямого дѣленія.

У аксолотля, когда начинаетъ разрастаться эпителий фолликула, въ среднемъ слое замѣчается прямое дѣленіе ядеръ, которое Ruge ставитъ въ связь съ „Rückbildung und Verlust vitaler Eigenschaften“.

Клѣтки внутренняго эпителиальнаго слоя (Dotterepithel), размножался передъ вращаніемъ въ яйцо, также дѣлятся прямымъ путемъ. Замѣтны: „Kernspaltungen“, клѣтки со многими ядрами, наконецъ распадѣніе клѣтки на отдѣльные участки соответственно числу ядеръ. Авторъ самъ относится къ нѣкоторымъ сомнѣніемъ къ прямому дѣленію, но отсутствіе каріокинеза заставляеть его предположить этотъ способъ размноженія. Далѣе онъ описываетъ прямое дѣленіе бѣлыхъ тѣлецъ и соединительнотканыхъ клѣтокъ саламандры.

Прекрасная сама по себѣ работа Ruge, съ цитологической точки зрѣнія не имѣетъ особаго значенія. Я не говорю уже про то, что описываемое имъ распадѣніе клѣточного тѣла на отдѣльные участки, напоминающее эндогенное образованіе клѣтокъ (текстъ стр. 505; рис. 14 табл. XVIII l. c.), является совершенно необоснованнымъ предположеніемъ,—самый процессъ дѣленія ядеръ описанъ очень поверхностно. Ruge увѣряетъ между прочимъ, что долготочастъ ядра лейкоцитовъ, которую онъ считаетъ за прямое дѣленіе, развивается послѣ эмиграціи, а въ сосудахъ лейкоциты имѣютъ круглое ядро! Несомнѣнно изъ всей работы лишь то, что эпителиальныя клѣтки подвергаются распаду, и что въ нихъ замѣчается полиморфія, а можетъ быть, и полное распадѣніе ядра,—данныя, относящіяся скорѣе къ области патологій.

II. Въ гнущемъ Граафовомъ пузырькѣ кролика Flemming (85) видѣть яйцевую кѣтку съ 5 ядрами; онъ объясняетъ ихъ происхождение амитозомъ. Въ этомъ случаѣ, какъ и въ другихъ подобныхъ, о которыхъ онъ упоминаетъ позднѣе (93), яйцевыя кѣтки были ненормальны. Мы увидимъ ниже, что происхождение многоядерности въ подобныхъ случаяхъ допускаетъ и другое толкованіе.

При совершенно нормальныхъ условіяхъ въ яичникахъ челоѣка и млекопитающихъ были находимы двуядерныя яйцевыя кѣтки и Граафовы пузырьки, содержащіе въ себѣ два или большее число яичекъ. Stoeckel (99), описывая выдающійся случай этого рода, объясняетъ его прямымъ дѣленіемъ.

Въ нормальныхъ яичникахъ 29-лѣтней женщины (фиксированныхъ Мюллеровой жидкостью съ формоломъ) находилось множество яйцевыхъ кѣтокъ съ двумя ядрами и Граафовыхъ пузырьковъ съ двумя яйцевыми кѣтками; рѣже встрѣчались яйца съ 3 — 4 ядрами и многояйцевые фолликулы. Stoeckel сопоставляетъ двуядерность яицъ съ нахожденіемъ въ одномъ фолликулѣ двухъ одноядерныхъ яйцевыхъ кѣтокъ и предполагаетъ здѣсь процессъ амитоза съ послѣдующимъ дѣленіемъ тѣла кѣтки. Связующими звеньями служатъ: овальные яйцевыя кѣтки съ большимъ овальнымъ ядромъ; ядра, содержащія два ядрышка, покрытыя углубленіями и складками, иногда даже получающія форму гантели; наконецъ два яйца въ одномъ фолликулѣ тѣсно прижатые другъ къ другу, какъ бы схваченныя въ моментъ дробленія. На трехъядерныхъ кѣткахъ также замѣчаются краевыя выемки, углубленія въ видѣ вакуолей, указывающія, по его мнѣнію, на процессъ дѣленія тѣла. Черезъ нѣсколько времени послѣ прямого дѣленія яйцевыхъ кѣтокъ, между ними вращается фолликулярный эпителий, раздѣляя ихъ и образуя новые Граафовы пузырьки, содержащіе уже по одному яйцу. Подобныя же картины Stoeckel наблюдалъ въ яичникахъ новорожденной, фиксированныхъ сулемой.

Hans Rabl (99) наблюдаетъ такой же точно случай въ яичникѣ 25-лѣтней женщины. Онъ подтверждаетъ фактическую сторону работы Stoeckel'я, но даетъ наблюдавшимся картинамъ прямо противоположное толкованіе. Примыкая къ воззрѣніямъ Schottlaender'a, H. Rabl считаетъ многоядерность яйцевыхъ кѣтокъ результатомъ *слиянія* двухъ или нѣсколькихъ овоцитовъ, заключенныхъ въ одномъ фолликулѣ. Картины, которыя Stoeckel считалъ стадіями амитоза, могутъ быть истолкованы иначе; овальные, вытянутыя ядра объясняются механически, натяженіемъ тканей, на что указываетъ положеніе ихъ длинной оси параллельно поверхности яичника; 8-образныя или почковидныя ядра въ большинствѣ случаевъ симулируются двумя прижатыми другъ къ другу ядрами, но иногда происходятъ вслѣдствіе *слиянія* ядеръ, тѣла которыхъ слились раньше. Последнее явленіе было описано Эймондомъ въ яичникѣ лягушки.

Если толкованія Stoeckel'я и Rabl'я и являются прямо противоположными (дѣленіе — слияніе), между ними все-таки имѣется нѣчто

общее: оба признаютъ генетическую связь между многоядерными яйцами и многояйцевыми фолликулами. Но возможны толкованія иного рода. Не касаясь старой литературы вопроса, которую можно найти у Stoeckel'я, приведу сообщеніе французскихъ изслѣдователей P. и M. Bouin (00), насколько мнѣ извѣстно, послѣднее по данному вопросу. Они нашли въ яичникѣ собаки Граафовы пузырьки съ большимъ количествомъ яйцевыхъ кѣтокъ (отъ 2—3 до 12); никакихъ явленій дегенерации не было замѣтно. Поиски амитоза не привели ни къ чему, и, такимъ образомъ, предположеніе Stoeckel'я не могло быть подтверждено. Исслѣдователи думаютъ, что многояйцевыя фолликулы возникаютъ на раннихъ стадіяхъ развитія вслѣдствіемъ заключенія въ одну theca follicularis нѣсколькихъ овоцитовъ; въ этомъ они согласны съ Schottlaender'омъ и H. Rabl'емъ. Но вмѣстѣ съ тѣмъ они обобщаютъ, что въ яичникахъ бѣлыхъ крысъ нѣ удалось найти „en assez grande quantité des figures Caryocinétiques rudimentaires“, а одинъ разъ мультиполярный митозъ съ 12 — 15 полюсами.

Эти находки открываютъ возможность иного объясненія многоядерности: она можетъ возникать въ результатъ *неполнаго каріокинеза*; повидимому, къ такому мнѣнію склоняется и Waldeyer (03). Во второй части этого труда будетъ показано, что остановка каріокинеза можетъ дать начало формамъ, симулирующимъ перешнурованіе и всѣ стадіи амитоза.

Конечно, доказать съ полной увѣренностью, что въ случаяхъ Stoeckel'я и Rabl'я процессъ происходилъ такимъ образомъ, нельзя; если мы будемъ руководствоваться аналогіей съ сѣмянниками, мы должны будемъ вспомнить, что въ сперматогоніяхъ были описаны какъ неполный каріокинезъ (Regaud, Bromann), такъ и несомнѣнное прямое дѣленіе (Regaud). Окончательное рѣшеніе вопроса остается, такимъ образомъ, предоставить будущимъ изслѣдователямъ, въ рукахъ которыхъ оцутится подходящій матеріалъ.

* * *

Этимъ я заканчиваю изложеніе вопроса о прямомъ дѣленіи въ половыхъ железахъ. Я не претендую на то, что мнѣ удалось собрать всѣ имѣющіяся указанія: литература о половыхъ железахъ настолько обширна, что перечитать ее всю, изучая прямое дѣленіе, нѣтъ возможности. Думаю, однако, что главнѣйшіе случаи мною приведены, и врядъ ли пропущено что-нибудь имѣющее существенно важное значеніе. Мои собственныя изслѣдованія и критическое сопоставленіе литературныхъ данныхъ позволяютъ съ нѣкоторой увѣренностью отвѣтить на вопросы, поставленные въ началѣ изложенія. Я приведу итоги по пунктамъ.

1. Между фолликулярными и половыми кѣтками въ развитыхъ и функционирующихъ сѣмянникахъ не существуетъ никакой генетической связи. (Вопросъ о первыхъ стадіяхъ развитія половой железы это положеніе конечно не затрогиваетъ).

2. Въ фолликулярныхъ и питательныхъ клеткахъ какъ сѣмянниковъ, такъ и яичниковъ, у нѣкоторыхъ животныхъ встрѣчается настоящее прямое дѣленіе. Оно совпадаетъ съ временемъ ихъ усиленной работы, протекаетъ съ образованіемъ складокъ и ограничивается однимъ ядромъ, не имѣя никакого отношенія къ размноженію этихъ элементовъ. Видѣть въ прямомъ дѣленіи симптомъ дегенерациі нѣтъ никакихъ основаній.

3. Въ собственно половыхъ элементахъ можетъ также встрѣчаться настоящее прямое дѣленіе. Въ хорошо обследованныхъ случаяхъ (сперматогоніи амфибій) удалось выяснитъ, что прямое дѣленіе не имѣетъ никакой связи съ размноженіемъ этихъ элементовъ и представляетъ въ себя дальнѣйшую ступень полиморфій. Въ другихъ случаяхъ, описанныхъ какъ прямое дѣленіе (на основаніи двуядерности), самое существованіе этого процесса является недоказаннымъ или сомнительнымъ. Остальныя основываются на единичныхъ, случайныхъ наблюденіяхъ и внести существенной поправки въ хорошо установленный циклъ сперматогенеза не могутъ.

Вѣроятно для многихъ эти положенія не дадутъ ничего новаго, но мнѣ кажется, что при настоящемъ, хаотическомъ состояннн вопроса объ амитозѣ они не являются излишними.

Попутно намъ удалось установить нѣкоторые факты, лишніи разъ показывающіе, какое глубокое, простирающееся до мелочей, сходство можетъ обнаруживаться въ теченіе сперматогенеза у такихъ далеко другъ отъ друга отстоящихъ формъ, какъ ракообразныя и млекопитающія. Я разумю циклъ развитія фолликулярныхъ клетокъ рака, тождественный съ цикломъ развитія Сертолиевыхъ клетокъ; констатированіе у рака тѣхъ же формъ сперматогоній (poussiereuse, croûteuse), которыя описаны до сихъ поръ у млекопитающихъ, не говоря уже о сходствѣ въ процессѣ созрѣванія.

Форма, въ которой являются питательныя клетки Руттосотисъ, показываетъ намъ, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ питаніе яйцевыхъ клетокъ организуется по тому же плану, что и сѣмянныхъ: клетка, черпающая питательный матеріалъ изъ внѣшней среды, передаетъ его половой клеткѣ помощью длиннаго волокнистаго выроста.

13. Лейкобласты.

Литература.

Вопросъ о прямомъ дѣленіи лейкобластовъ занималъ гистологовъ цѣлое десятилѣтіе: съ начала 80-хъ до начала 90-хъ годовъ. Относящаяся сюда литература группируется вокругъ работъ Arnold'a и Löwit'a, явившихся инициаторами и ревностными защитниками ученія о прямомъ дѣленіи при развитіи бѣлыхъ тѣлецъ. Я вложу главнѣйшія, относящіяся

сюда работы, поскольку онѣ касаются дѣленія клетокъ въ нормальномъ организмѣ.

Въ 1883 году появилась первая работа Arnold'a о дѣленіи костно-мозговыхъ клетокъ у кролика и морской свинки, имѣвшая большое значеніе въ исторіи амитоза. Въ этой работѣ Arnoldъ занимается главнымъ образомъ дѣленіемъ гигантскихъ клетокъ, но кромѣ того описываетъ дѣленіе клетокъ обыкновенной величины. Онъ отличаетъ два рода безъядерныхъ клетокъ: 1) съ пузырьковиднымъ ядромъ и зернистой протоплазмой и 2) съ блестящимъ ядромъ и однородной протоплазмой; точнаго разграниченія различныхъ видовъ лейкоцитовъ, лейкобластовъ и гематобластовъ въ то время еще не было. Картины дѣленія этихъ клетокъ, по описанію Arnold'a, крайне разнообразны. Очень много клетокъ дѣлится путемъ каріокинеза; въ другихъ случаяхъ ядра прямо становятся дочечатыми и перешнуровываются. Встрѣчаются, далѣе, ядра кольцевидныя, полулунныя и распаденыя на отдѣльные участки, соединенные мостиками; взаимное положеніе участковъ различно: они образуютъ треугольники, четырехугольники, розетки. Всѣ эти картины Arnoldъ считаетъ формами дѣленія; на основанн ихъ, а такъ же аналогичныхъ случаевъ дѣленія гигантскихъ клетокъ, онъ устанавливаетъ свою „Schema der Kerntheilungsvorgänge“, получившую впоследствии большую извѣстность.

По этой схемѣ существуютъ два основныхъ типа дѣленія: „Segmentirung“ и „Fragmentirung“. „Segmentirung“ представляетъ изъ себя: „Spaltung der Kerne in der Aequatorialebene oder den Segmentalebenen in zwei oder mehrere nahezu gleiche Theile“; оно бываетъ „directe“, если совершается безъ прироста и перераспределенія хроматина, и „indirecte“ съ приростомъ и измѣненнымъ расположеніемъ; „indirecte Segmentirung“ есть обыкновенный каріокинезъ. „Fragmentirung“ — это „Abschnürung der Kerne an beliebigen Stellen in zwei oder mehrere gleiche, häufiger ungleiche Kernabschnitte, welche nicht durch regelmässige Theilungsflächen sich abgrenzen“. Фрагментированіе также бываетъ прямое и непрямое, характеристика видовъ буквально та же (р. 32—3).

Нельзя не сознаться, что разграниченіе основныхъ типовъ этой дихотомической классификаціи было произведено не особенно удачно и — что случается рѣдко съ нѣмецкими учеными, — логически неправильно. Совершенно не ясно, что слѣдуетъ считать „основаніемъ подраздѣленія“. Термины „Spaltung“ и „Abschnürung“ сами по себѣ не достаточно опредѣленны, чтобы съ ними можно было связать представленіе о процессѣ. *Место дѣленія* ядра также не можетъ служить основаніемъ классификаціи, такъ какъ „beliebige Stelle“ фрагментированія включаетъ въ себя и экваториальную и сегментальную плоскости; точно также имъ не можетъ быть *величина отрѣзковъ*; если въ одномъ способѣ дѣленія получаются „nahezu gleiche Theile“, въ другомъ — „gleiche, häufiger ungleiche Kernabschnitte“, то въ отдѣльныхъ случаяхъ разрѣшеніе очевидно невозможно. Остается *плоскость дѣленія*, неправильная въ случаѣ фрагментации, — но Arnoldъ не упоминаетъ о ней въ первомъ случаѣ, вѣроятно по той

причинъ, что говорить о „Theilungsfläche“ въ примѣненіи къ каріокинезу неумѣстно. Несомнѣнно, что схема была составлена неудовлетворительно даже для того времени, такъ какъ въ началѣ 80-хъ годовъ существенныя черты каріокинеза были выяснены, и среди нихъ можно было выбрать болѣе типичныя; въ настоящее время классификація Arnold'a имѣетъ только историческій интересъ. Впрочемъ авторъ и самъ сознавалъ ея недостатки, считалъ ее временной.

Во второй работѣ, посвященной тому же объекту, Arnold (84) подробнѣе описываетъ дѣленіе малыхъ клѣтокъ костнаго мозга по типу „непрямого фрагментирования“. 1) Ядро можетъ дѣлиться сразу на *несколько частей* (mehrfache Kernteilung). Сначала увеличивается количество хроматина, онъ диффузно распространяется по ядру; затѣмъ ядро становится дольчатымъ, или принимаетъ форму извитого шнура, а хроматинъ образуетъ мѣстныя скопления, соединенныя болѣе свѣтлыми участками. Когда свѣтлыя соединительныя полосы исчезаютъ, ядро оказывается распавшимся на нѣсколько частей: Отшнурованіе протоплазмы вокругъ ядеръ происходитъ или эндогенно, или съ краю клѣтки. 2) Дѣленіе ядра на *дѣтъ части* также сопровождается приростомъ хроматина; самый процессъ дѣленія происходитъ путемъ образованія углубленій ядерной оболочки. Обѣ эти формы отличаются отъ прямого фрагментирования только приростомъ хроматина; съ другой стороны нѣкоторые изъ наблюдавшихся случаетъ непрямого фрагментирования крайне похожи на не прямое сегментированіе, такъ какъ раздѣлывшіяся ядра бываютъ соединены тонкими блѣдными нитями. Результаты своихъ изслѣдованій Arnold резюмируетъ слѣдующимъ образомъ: *образованіе бѣлыхъ тѣлецъ происходитъ путемъ непрямого фрагментирования*, участіе каріокинеза является недоказаннымъ.

Flemming (84) и цѣлый рядъ его учениковъ: Drews, Möbius, Paulsen, Schedel, занялись вопросомъ о новообразованіи бѣлыхъ тѣлецъ. Flemming описалъ въ лимфатическихъ железахъ „зачатковые центры“, гдѣ происходитъ постоянное каріокинетическое дѣленіе лимфоцитовъ; въ селезенкѣ они были найдены Möbius'омъ. Количество каріокинетическихъ фигуръ въ означенныхъ центрахъ настолько велико, что оно, по мнѣнію Flemming'a, представляется достаточнымъ для покрытія расхода лейкоцитовъ. „Ob daneben diese Zellen sich an diesen Orten auch noch mit directer Kernteilung (Fragmentirung) vermehren, lässt sich noch nicht entscheiden und ist als ganz möglich zugegeben“ (р. 87). Последняя фраза обусловливается находженіемъ въ лимфатическихъ фолликулахъ ядерныхъ формъ (въ видѣ гантели), которыя можно считать за прямое дѣленіе; подобныя же формы можно найти въ блуждающихъ клѣткахъ различныхъ органовъ. Непрямой фрагментации, описанной Arnold'омъ въ гипертрофированной лимфатической железнѣ, Flemming не могъ найти въ нормальныхъ железахъ и считаетъ ее явленіемъ патологическимъ. Изображая недостаточно хорошо сохранившіяся каріокинетическія фигуры, въ видѣ кольца или полукольца, Flemming указываетъ на ихъ сходство съ формами непрямої фрагментации Arnold'a.

Denys (86), съ цѣлью проверить работы Arnold'a, изслѣдовалъ костный мозгъ кролика. Онъ не могъ найти непрямої фрагментации бѣлыхъ тѣлецъ (petites cellules incolores): эти клѣтки дѣлятся путемъ митоза, особенность котораго составляетъ образованіе клѣточной пластинки, какъ у растений. Въ костномъ мозгу крысы Denys нашелъ „стенозъ“— обыкновенное прямое дѣленіе путемъ перешнурованія на 2 равныя или неравныя части; о дѣленіи клѣточного тѣла онъ не упоминаетъ. Происхождение гомогенныхъ блестящихъ ядеръ, описанныхъ Arnold'омъ, Denys объясняетъ особымъ стягиваніемъ ядернаго содержимаго (retraction s'opérant au delaps du cytoplasma); оно симулируетъ просто хроматина. Гомогенныя ядра продѣлываютъ то же прямое дѣленіе, что и ядра обыкновенныя: приписывать имъ особую форму дѣленія нѣтъ основаній.

Въ 1888 году Arnold опубликовалъ новую работу: о дѣленіи ядеръ и клѣтокъ въ селезенкѣ бѣлой мыши. Его прежнія работы подавали поводъ къ недоразумѣніямъ, а въ то же время проверочныхъ изслѣдованій было произведено мало; онъ рекомендуетъ теперь новыхъ, доступныхъ объектовъ—селезенку мыши, гдѣ можно убедиться въ существованіи описанныхъ имъ формъ.

Ядра безвѣтныхъ тѣлецъ въ покоящемся состояніи кажутся свѣтлыми: въ нихъ помѣщается обыкновенно нѣсколько ядрышекъ, угловатыхъ глыбокъ и тонкія нити. Въ первой стадіи дѣленія круглыя и угловатыя тѣльца въ ядрѣ увеличиваются въ числѣ и объемѣ, нити становятся толще, подъ оболочкой появляются хроматиновые зерна. Въ слѣдующихъ стадіяхъ ядро оказывается „mehr gleichmässig von Fäden durchsetzt, welche aber in ihrer Anordnung gleichfalls beträchtliche Verschiedenheiten darbieten“ (р. 546); многія ядра обнаруживаютъ диффузную окраску. Нерѣдко на ядрахъ появляются „eine oder mehrere helle Stellen von rundlicher, eckiger oder mehr länglicher Gestalt“; свѣтлыя поля появляются также на ядрахъ, гдѣ приростъ хроматина не великъ и на ядрахъ съ сѣтчатымъ и радиальнымъ расположеніемъ нитей. Далѣе слѣдуетъ описаніе самого процесса дѣленія. Arnold останавливается сначала на простомъ перешнурованіи (einfache Abschnürungen). „Es kommen solche bei Kernen vor, welche kaum eine wesentliche Zunahme der chromatischen Substanz überhaupt, der chromatischen Fäden insbesondere, aufweisen; aber auch Kerne bei welchen solche eingestellt hat... zeigen Abschnürungen der Kernfigur bei gleichzeitiger Abfurchung des Zellweibes in zwei, drei oder mehreren Stellen. Anderemale geht eine Auftreten von hellen Feldern an einer oder mehreren Stellen in der oben geschilderten Weise voraus und dann erst kommt es zur Zerschnürung der Kernfigur. Auch an denjenigen Kernen, welche als Ringe oder Knaule von Kernbändern sich darstellen, erfolgt eine zur Theilung führende Scheidung“ (547—8).

Я привелъ эту длинную выписку, такъ какъ въ ней сконцентрированы главный фактическій матеріалъ, касающійся дѣленія ядра; она

дает хорошее представление о манере письма Arnold'a. О процессѣ дѣления клеточнаго тѣла сообщается только въ 11 словахъ, напечатанныхъ курсивомъ (мною), ни одного рисунка этого процесса не приведено.

Затѣмъ Arnold описываетъ множественное дѣленіе: фигуры съ различнымъ расположеніемъ ядерныхъ отрѣзковъ, причѣмъ хроматиновыя массы, расположенныя на полюсахъ соединяются другъ съ другомъ нитями. Нерѣдко встрѣчаются фигуры „welche mit echten Mitosen in ihren verschiedenen Stadien eine mehr oder weniger gehende Uebereinstimmung darbieten“ (p. 548).

Указывая на то, что въ селезенкѣ встрѣчается много митозовъ, Arnold приписываетъ тѣмъ не менѣе, главную роль въ дѣленіи безцѣтныхъ тѣлецъ и гигантскихъ клѣтокъ непрямому фрагментированію. О прямыхъ фрагментированіи и сегментированіи онъ уже не упоминаетъ.

Эта работа Arnold'a является послѣдней, въ которой онъ трактуетъ о непрямомъ фрагментированіи. Несмотря на достаточное число рисунковъ и большой размѣръ статьи, читатель выноситъ крайне неопредѣленное и смутное представление объ описываемыхъ въ ней процессахъ. Виною этому служатъ несистематичное, расплывчатое изложение предмета, обилие мелочей, постоянныя оговорки и добавленія, иногда совершенно разрушающія представление, которое начало было складываться. Изъ всѣхъ авторовъ, когда-либо писавшихъ о прямомъ дѣленіи, Arnold наиболее трудный для изученія.

Новая работа Arnold'a вызвала критику со стороны Denys, Flemming'a и Reinke.

Denys (89), произвела контрольную работу надъ селезенкой бѣлой мыши, заканчивая ее слѣдующими словами: „Les nouvelles recherches d'Arnold sur la rate des souris blanches ne prouvent absolument rien en faveur d'une division par fragmentation indirecte, car les faits sur lesquelles elles s'appuient sont ou bien repréhensibles au point de vue de la technique et de l'observation scientifique, ou bien susceptibles d'une autre interpretation“ (p. 171). Denys вооружается главнымъ образомъ противъ прироста хроматина въ диффузной формѣ; употребляя метилгрюнъ съ уксусной кислотой, какъ лучший реактивъ на хроматинъ, онъ не могъ убѣдиться въ этомъ фактѣ; исключеніе составляютъ ядра лейкоцитовъ, подвергающихся дегенерации: они становятся однородными и закрашиваются цѣлкомъ. Существованіе свѣтлыхъ полей Denys объясняетъ особыми „nucléoles vides“, тѣлами, окруженными лишь тонкимъ слоемъ хроматина по периферіи.

Мнѣніе Flemming'a (91) о непрямомъ фрагментированіи выражается фразой: „Ein bestimmter Unterschied zwischen directer und indirecter Fragmentierung will mir überhaupt nicht recht durchführbar erscheinen. Auch kann ich eine vorgängige Vermehrung der chromatischen Substanz nicht als ein ständiges und nothwendiges Kennzeichen irgend einer Art von Kerntheilung ansehen“ (p. 275). Подъ руководствомъ Flemming'a Reinke (91) произвелъ специальное изслѣдованіе ядерныхъ формъ,

описанныхъ Arnold'омъ. Большая часть ихъ оказалась просто каріокINETическими фигурами, отчасти измѣненными подъ вліяніемъ фиксаціи. Кольцевая ядра могутъ возникать какъ изъ покоящихся ядеръ подъ вліяніемъ аттракціонной сферы, такъ и въ результатѣ митоза. Самъ Flemming (93) особенно настаиваетъ на послѣднемъ.

Параллельно съ ученіемъ Arnold'a, Löwit (83 и 85) развивалъ свои воззрѣнія на прямое дѣленіе лейкобластовъ; они были намѣчены въ общихъ чертахъ въ 1883 году, а въ 1885 году получили окончательное развитіе. Löwit, изслѣдуя процессъ кроветворенія у амфибій (тритонъ, саламандра) и млекопитающихъ (мышь, кроликъ), устанавливаетъ въ кроветворныхъ органахъ два типа эмбриональныхъ клѣтокъ: эритробласты, дающіе начало краснымъ тѣльцамъ и лейкобласты — бѣлымъ. Эти клѣтки отличаются другъ отъ друга какъ свойствами ядра и протоплазмы, такъ и способомъ дѣленія. Ядра эритробластовъ имѣютъ сѣтчатое строеніе, ихъ протоплазма лишена способности совершать амебодинамныя движенія; ядра лейкобластовъ характеризуются присутствіемъ одной или нѣсколькихъ хроматиновыхъ глыбокъ, отъ которыхъ идутъ къ оболочкѣ тонкія, радіальныя нити, переходящія въ пристѣночный слой хроматина; протоплазма ихъ способна совершать амебодинамныя движенія и захватывать постороннія вещества.

Эритробласты размножаются исключительно путемъ митоза; дѣленіе лейкобластовъ совершается особымъ способомъ, схожимъ, до нѣкоторой степени, со схемой Remak'a, но который не можетъ считаться „прямымъ“. Сущность дѣленія состоитъ въ томъ, что хроматиновыя массы собираются въ экваторіальномъ поясѣ ядра, образуя два или нѣсколько параллельныхъ рядовъ; затѣмъ онѣ расходятся къ полюсамъ, а по экватору начинается перешнурованіе ядра, за которымъ слѣдуетъ перешнурованіе клеточнаго тѣла (на рисункахъ изображены только начальные стадіи). Löwit отмѣчаетъ пріоритетъ хроматина передъ дѣленіемъ, онъ указываетъ, что передвиженіе хроматина къ полюсамъ заставляетъ, предполагая особа „richtende Kräfte“; такимъ образомъ, описанный процессъ имѣетъ нѣкоторое сходство съ каріокнезомъ. Если каріокнезъ представляетъ изъ себя „divisio per fila“, то дѣленіе лейкобластовъ возможно назвать: „divisio per granula“; характерными свойствами послѣдняго является сохраненіе ядерной оболочки, отсутствіе ахроматиновой фигуры и вѣроятное нахожденіе движущихъ силъ въ самомъ ядрѣ.

Отъ этого регенеративнаго дѣленія слѣдуетъ, по мнѣнію Löwit'a, строго отличать дегенеративное дѣленіе или „Kernmetamorphose“, путемъ котораго одноядерныя формы лейкоцитовъ превращаются въ полинуклеарныя. Оно наблюдается на лейкоцитахъ, циркулирующихъ въ крови, и знаменуетъ собой близкую гибель клѣтки.

Ученіе Löwit'a встрѣтило сильнаго противника въ лицѣ Flemming'a. На основаніи своихъ изслѣдованій надъ зачатковыми центрами

лимфатических желез (84), где образуются миллионы клеток, попадающих в ток лимфы, Flemming сомневается, чтобы лейкобласты размножались прямым путем; если этот процесс и совершается, то в небольших размерах.

Отвечая на это возражение, Löwit (85) указывал, что карокинез в лимфатических железах не колеблет его теории: безвита́нная клетка, делящаяся карокинезом, не лейкобласты, а эритробласты.

В 1891 году Flemming подверг теорию Löwit'a обстоятельному разбору. Он доказывает, что резкого различия между формами ядер эритро- и лейкобластов не существует: Löwit правильно подметил крайния формы, но они связаны постепенными переходами. Точно также не существует разницы и в способе деления, так как лейкобласты и лейкоциты способны делиться карокинезом. В доказательство он приводит собственные наблюдения над делением лейкобластов, образующих скопления в соединительной ткани саламандры, и наблюдения цыганого ряда авторов, работавших над кроветворением: Bizzozero, Denys, H. F. Müller'a и Neumann'a. Особого внимания заслуживает работа Spronk'a, который нашел в крови венах саае много бѣлых тѣлецъ, размножающихся митозомъ. Такимъ образомъ, возможность карокинеза лейкоцитовъ и лейкобластовъ является доказанной, а вмѣстѣ съ тѣмъ падаетъ основное положение Löwit'a.

Löwit (91) продолжал отстаивать занятую имъ позицию; онъ разбираетъ всѣ случаи карокинеза бѣлыхъ тѣлецъ, описанныя Flemming'омъ, Spronk'омъ, Dekhuijzen'омъ, Müller'омъ и другими, и объявляетъ, что всѣ упомянутые авторы видѣли деление не лейкобластовъ, а другихъ клетокъ, сходныхъ съ ними. Въ кроветворныхъ органахъ такими клетками являются эритробласты, въ соединительной ткани — поточки стойкихъ клетокъ, въ крови тоже эритробласты и клетки сосудистой стѣнки, нѣрѣдко попадающія въ кровь. Нѣтъ ни одного факта, который бы, по мнѣнию Löwit'a, доказывалъ „mit zwingender Nothwendigkeit“ новообразование лейкоцитовъ путемъ митоза.

„Ich finde in Löwits neuester Abhandlung dem (т. е. митоза лейкоцитовъ) gegenüber wohl manchen Einwand, aber keine Widerlegung“ замѣчаетъ Flemming (93) по поводу приведенной работы, и справедливость этихъ словъ является очевидной для всякаго безпристрастнаго свидѣтеля изложеннаго научнаго спора.

Но со всѣмъ этимъ можно было бы примириться, если бы самый фактъ *амитотическаго размноженія* лейкобластовъ былъ съ положительностью доказанъ Löwit'омъ; увлекшись вопросомъ о митозѣ, Flemming совершенно оставилъ въ сторонѣ „divisio per granula“, которую Löwit нашелъ тѣмъ временемъ и въ амёбocyтахъ рака. Между тѣмъ положительныхъ доказательствъ въ пользу существованія этого вида деления Löwit'омъ представлено не было. Трудно предположить, чтобы указанное имъ распределение хроматиновыхъ тѣловокъ имѣло какую либо связь съ делениемъ, такъ какъ оно можетъ встрѣчаться въ самыхъ раз-

личныхъ покоящихся клеткахъ. На рис. 10 a-d, изображены ядра фолликулярныхъ клетокъ рѣчного рака, совершенно сходная съ рисунками Löwit'a; въ этомъ періодѣ, какъ мы знаемъ, прямого деления фолликулярныхъ клетокъ не происходитъ. Все, что можно вынести при внимательномъ изученіи работъ Löwit'a, — это указанія на перешнурованіе ядра лейкобластовъ; послѣдующее раздѣленіе клеточнаго тѣла совершенно не доказано, такъ какъ небольшіе перехваты, которые онъ изображаетъ на рисункахъ, нельзя считать доказательствомъ.

Послѣдняя сторона въ работахъ о прямомъ делении всегда является наиболее слабой; большинство авторовъ, описывающихъ деление тѣла за перешнурованіемъ ядра, упоминаютъ объ этомъ процессѣ вскользь, обыкновенно, въ двухъ трехъ словахъ, какъ бы желая поскорѣе миновать трудно поддающійся доказательству вопросъ.

Въ послѣдующихъ работахъ мы уже не находимъ доказательствъ регенеративнаго значенія амитоза лейкобластовъ; вопросъ о прямомъ делении связывается съ вопросомъ о *полиморфнн* или *полинуклеарности лейкоцитовъ*.

Görpert (91) указалъ новый объектъ, очень удобный для изученія прямого деления: лимфатическій краевой слой печени амфибій (тритона и саламандры).

Въ клеткахъ этого слоя, — несомнѣнныхъ лейкобластахъ, — встрѣчаются нѣрѣдко ядра въ видѣ кольца (Ring oder Lochkerne). Каналь, прободающій ядро, можетъ имѣть различный калибръ: иногда онъ широкъ, иногда узокъ и имѣетъ форму воронки, т. е. къ одному концу расширяется. Сравнивая ядра послѣдняго типа съ такими, на которыхъ имѣется лишь воронкообразное углубленіе, можно установить, какимъ путемъ образуется ядерное отверстие.

Форма кольца является первой стадіей фрагментирования, дальнѣйшее деление происходитъ двумя способами. Чаще кольцо раздѣляется перегородками на нѣсколько частей „durch einen Einfurchungsprocess von der Kernperipherie“; въ результатѣ получаются округлые ядерные отрѣзки, прижатые другъ къ другу боковыми поверхностями. Въ другихъ случаяхъ кольцо *перезажимается* въ двухъ или нѣсколькихъ мѣстахъ, и ядерные отрѣзки остаются соединенными посредствомъ тяжелой, которые могутъ утончаться и разрываться. На кольцевыхъ ядрахъ можно подмѣтить радиальное расположеніе петель ядернаго остова; вѣроятно въ данномъ случаѣ имѣется и прироствъ хроматина, хотя доказать это не легко. Сравнивая свои находки съ данными Arnold'a, Görpert находитъ въ описанномъ имъ процессѣ несомнѣнное „непрямое фрагментированіе“ Arnold'a; деленія клеточнаго тѣла онъ не наблюдаетъ.

Почти одновременно Flemming (91) описалъ кольцевыя ядра у блуждающихъ лейкоцитовъ саламандры и распадѣніе кольца на фрагменты, соединенные тонкими мостиками. Въ его изложеніи не содержится указаній на особое расположеніе хроматина, но приводятся данныя объ

отношении аттракционной сферы. Окруженная лучистым ореолом, центросома помбщается *надъ* отверстием кольца, не проникая до его центра. Въ клеткахъ съ распавшимся на части ядромъ центросома помбщается вблизи тонкаго соединительнаго мостика. Flemming высказываетъ предположеніе „*daß durch die Lage der Sphäre die Stelle der Perforation am Kern in irgend einer Weise prädisponirt sein muss*“ и добавляетъ: „*ob es sich dabei um einen directen mechanischen Einfluss der Sphäre handelt, lässt sich für jetzt nicht entscheiden*“ (р. 285).

Я указывалъ уже, что по наблюдениямъ Reinke (91) кольцевая ядра у бѣлой мыши частью образуются изъ покоящихся ядеръ подъ влияніемъ сферы, частью возникаютъ какъ таковыя послѣ каріокнеза.

Kostanecki (92a) упоминаетъ, что въ лейкоцитахъ эмбриональной печени у млекопитающихъ можно наблюдать процессы, описанные Görrert'омъ и Flemming'омъ: ядро получаетъ отверстие, т.-е. превращается въ кольцо, и затѣмъ кольцо распадается на фрагменты. Такимъ путемъ образуются полинуклеарные лейкоциты. Дѣленія клеточнаго тѣла Kostanecki не видалъ, и описанный процессъ, по его мнѣнію, нельзя считать амитотическимъ дѣленіемъ.

М. Heidenhain (93) проводитъ рѣзкую границу между прямымъ дѣленіемъ и образованіемъ расчлененныхъ, полиморфныхъ ядеръ у лейкоцитовъ.

Хотя тонкіе мостики полиморфнаго ядра могутъ разрываться, этотъ процессъ нельзя считать „настоящимъ дѣленіемъ“ ядра, такъ какъ дочернія ядра не достигаютъ величины материнскихъ, а представляютъ въ суммѣ одно ядро. Настоящее прямое дѣленіе такъ же рѣдко, какъ бѣлые воробьи (ср. „*amitotische Zelltheilung*“ въ главѣ о лейкоцитахъ).

Происхожденіе полиморфн въ лейкоцитахъ М. Heidenhain объясняетъ, исходя изъ своей теоріи органическихъ лучей, которые, какъ тонкія, упругія волокна, протянуты въ клеткѣ между микроцентромъ и оболочкой. Органическіе лучи при равной длинѣ имѣютъ и равное натяженіе: въ круглой клеткѣ безъ ядра всѣ лучи имѣли бы одинаковую длину, и микроцентръ установился бы въ самомъ центрѣ; ядро, вдвинутое между лучами, растягиваетъ ихъ, и сдвигается само въ сторону наибольшихъ интерфилярныхъ пространствъ и наименьшаго давленія. Постепенный ходъ образованія полиморфн изображается Heidenhain'омъ въ слѣдующемъ видѣ. Микроцентръ подъ влияніемъ натяженія лучей, заземляющихъ ядро, плотно прижимается къ нему и приводитъ на немъ вдавленіе (Delle). Когда затѣмъ два пучка лучей, лежащихъ на противоположныхъ сторонахъ ядра, начнутъ сокращаться, они сдвигаютъ ядро съ боковъ и заставляютъ его вытягиваться въ стороны наименьшаго давленія: ядро получаетъ форму подковы, въ углубленіи которой лежитъ микроцентръ; концы подковы будутъ приближаться другъ къ другу, пока не образуютъ незамкнутое кольцо, и эта форма явится стойкой. Подковообразное ядро можетъ далѣе перешнуроваться, обра-

зоватъ два пузыря, связанныхъ тонкой нитью; этотъ процессъ раздѣленія явится чисто физическимъ. Сложныя формы ядеръ со многими дольками возникаютъ уже у блуждающихъ лейкоцитовъ, когда положеніе микроцентра измѣняется, и подъ давленіемъ лучей попадаютъ все новыя участки ядра.

Van der Stricht (95) согласенъ съ М. Heidenhain'омъ въ томъ отношеніи, что полиморфизмъ ядра лейкоцита не представляется изъ себя ни дегенераци (Löwit), ни амитоза (Görrert). Но происхожденіе полиморфн въ данномъ случаѣ, какъ и въ эпителии, онъ объясняетъ сохраненіемъ дольчатой формы, которую ядро получило въ моментъ реконструкціи. Напряженіе органическихъ лучей можетъ, пожалуй, имѣть нѣкоторое значеніе, но только въ примѣненіи къ образующимся дочернимъ ядрамъ; исходной точкой полиморфн не можетъ быть круглое ядро, какъ это представляетъ М. Heidenhain.

Въ послѣднее время вопросъ о прямомъ дѣленіи лейкобластовъ былъ снова поднятъ Немилымъ (93). Онъ изслѣдовалъ тотъ же объектъ, что и Görrert, и описываетъ три основныхъ вида дѣленія лимфоидныхъ клетокъ: первымъ является каріокнезъ, два остальныхъ относятся къ амитозу. Одинъ видъ амитоза Немилъ называетъ обыкновеннымъ: ядро вытягивается, принимаетъ форму эллипсоида, затѣмъ бисеквита, и перешнуровывается на двѣ части; такимъ же способомъ совершается прямое дѣленіе въ эпителии мочевого пузыря, описанное въ той же статьѣ. Второй способъ дѣленія совершается путемъ превращенія круглаго ядра въ кольцевидное и распадѣнія кольца: иногда кольцо утончается въ двухъ мѣстахъ и распадается на двѣ части, иногда разрывается въ одномъ мѣстѣ и превращается въ подкову, могущую въ свою очередь распасться на нѣсколько частей. Въ отверстіи кольца помбщается центросома съ лучистостью. Однимъ словомъ, процессъ совершается такъ же, какъ это было описано Görrert'омъ и Flemming'омъ, работы которыхъ Немилъ почему-то не цитируетъ. Дѣленія клеточнаго тѣла не наблюдалось.

Собственныя наблюденія.

Лимфатическій слой печени аксолотля. (Фиксація: жидкость Hertman'a и vom Rath'a № 2; окраска: бордо-желѣзный гематоксилинъ, сафранинъ-генциана, сафранинъ-лихтгрюнъ).

Краевой лимфатическій слой печени есть одинъ изъ наиболѣе интересныхъ объектовъ для изученія прямого дѣленія: на каждомъ шагѣ здѣсь встрѣчаются картины перешнурованія ядеръ, заставляющія вспоминать схемы Arnold'a, Löwit'a, Görrert'a и т. д. Здѣсь можно убѣдиться въ томъ, что фактический матеріалъ, представленный упомянутыми авторами, довольно близко соотвѣтствуетъ дѣйствительности, и

что разногласия, которые обнаруживаются по отдельным вопросам, зависят от разных толкований и различных приемов обработки наблюдений.

Руководящую нить при изучении всего разнообразия форм в данном случае, как и во многих других, должно доставить изучение функций клеток и тех изменений, которым подвергаются клетки в силу своей принадлежности известному органу. Это путь, которым следовал в своих работах Löwit, почему его воззрения являются более стройными и понятными, чем чисто цитологические экскурсы Arnold'a: последний показывает целый kaleidoscope форм, смысл и значение которых, непонятные для автора, еще более непонятны для читателя.

Лимфатический слой печени представляет из себя орган, в котором образуется большинство лейкоцитов асцитотия; у личинок 2—3 см он очень тонок по всей поверхности печени и утолщается только на краях; с возрастом животного толщина его увеличивается. С поверхности лимфатический слой покрыт эндотелием; за исключением небольшого числа стойких клеток и эндотелия капилляров, главная масса его состоит из образующихся бѣлых тѣлец, плотно прижатых друг к другу и принимающих от взаимного давления многогранную форму. Исходной точкой их развития являются большие клетки с большим ядром и сравнительно узкой полоской клеточного тѣла,—их можно с полным правом назвать *лейкобластами* (рис. 30 а, б). Внутри их ядер замѣтно одно или нѣсколько ядрышек, а хроматин распределен довольно равномерно по линнцовой сѣти в видѣ небольших зерен, кое-гдѣ образуя скопления большей величины; в цѣломъ ядро лейкоблеста закрашивается довольно равномерно и не сильно. Löwit, вѣроятно, причислял бы эти формы къ ретикулобластамъ, но красных тѣлец в краевомъ слое несомнѣнно не образуется. Конечнымъ пунктомъ ихъ развития являются сформированные лейкоциты с относительно большимъ количествомъ протоплазмы, в которой помѣщается замѣтная центросома с лучами, а иногда и группы эозинофильныхъ зеренъ (рис. 31 м, н). Ихъ ядра состоятъ обыкновенно изъ нѣсколькихъ отдѣльныхъ частей в видѣ мѣшечковъ, соединенныхъ тонкими мостиками; внутри ядра хроматинъ располагается в видѣ крупныхъ, угловатыхъ или вытянутыхъ глыбокъ, отчего ядро получаетъ пятнистый, или крапчатый видъ. По этому признаку можно узнать сформированнаго лейкоцита и в тѣхъ случаяхъ, когда ядро не расчленено (рис. 31 н).

Таковы крайнія формы; все остальные образуютъ переходныя ступени между ними, различныя стадіи превращенія лейкоблеста в лейкоциты; на этомъ пути клетки подвергаются и каріокINETическому дѣленію и фрагментациямъ различнаго рода.

Лейкоблесты в томъ видѣ, какъ они описаны сейчасъ, находятся в состояніи полного „покоя“, на что указываетъ строеніе ихъ ядеръ.

В краевомъ слое молодыхъ личинокъ, состоящемъ изъ одного или двухъ рядовъ клетокъ, дѣленія слѣдуютъ быстро другъ за другомъ, и число такихъ покоящихся лейкоблестей невелико; у болѣе взрослыхъ темпъ клеточныхъ дѣлений замедляется, и лейкоблесты скопляются больше; они разбѣгаются главнымъ образомъ в поверхностныхъ слояхъ. В протоплазмѣ лейкоблестей иногда замѣтны центросомы, но сѣтне, окружающее ихъ, не достигаетъ большого развитія; основная форма ихъ ядеръ, соотвѣственно формѣ клетки, круглая или эллипсоидальная, но отъ этой правильной формы встрѣчаются многочисленныя и разнообразныя отклоненія. Ихъ можно раздѣлить на двѣ категоріи: къ первой относятся ядра с углубленіями и складками, вызывающими иногда полное прямое дѣленіе ядра, ко второй—кольцевыя ядра и формы, происходящія отъ ихъ распада.

1. *Ядра с углубленіями и складками.* Углубленія с отлогими краями придаютъ овальному ядру видъ почки или боба; эти формы особаго значенія не имѣютъ, такъ какъ дальнѣйшимъ измѣненіямъ не подвергаются. Можетъ быть здѣсь сохраняется форма, которую имѣло ядро послѣ каріокинеза, причемъ давленіе сферы мѣшаетъ ему расправиться.

Гораздо чаще встрѣчаются складки различнаго величинъ и формы: отъ меньшихъ—нарѣзокъ или шербинокъ до глубокихъ щелей, разрывающихъ ядро на 2 части. Обыкновенно складки образуются с какойнибудь одной стороны, какъ изображено на рис. 24 а и б, но могутъ образоваться двѣ складки с разныхъ сторонъ, и тогда ядро получаетъ цифру 8. Направленіе складокъ различно; они могутъ идти параллельно поверхности ядра и отжимать отъ него небольшіе кусочки, какъ на рис. 24а. Путемъ углубленія складки ядро можетъ совсемъ раздѣлиться на двѣ части (сравни рис. 24а и рис. 25f), но обыкновенно дѣло отъ этого не доходитъ: ядро кажется раздѣлвшимся, если смотрѣть на него со стороны складки, но, вращая витомъ, можнъ убедиться, что в глубинѣ половинки ядра соединены тонкой полоской нераздѣливаго вещества. Картины такого рода были описаны Немидовымъ какъ обыкновенное амитотическое дѣленіе, только происходитъ оно не совсемъ такъ, какъ рисуетъ этотъ авторъ на своей схемѣ, такъ какъ бисквитообразныя формы встрѣчаются, по моимъ наблюденіямъ, какъ исключеніе. Многія изъ картинъ напоминаютъ, дайте, рисунки Löwit'a, особенно, когда в каждой половинѣ ядра находится по большому ядрышку. Раза

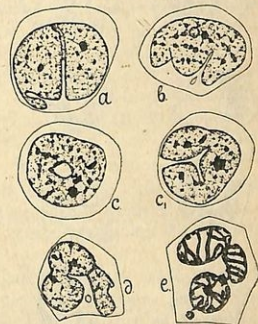


Рис. 24. Лейкоблесты изъ краеваго слоя печени асцитотия 6 см. Жидк. v. Rath'a; бордо—желѣзн. гематоксилинъ. Reich. 18 б.

два я видѣлъ небольшие перехваты на тѣлѣхъ клѣтки, которые Löwit считаетъ признакомъ дѣленія клѣточного тѣла; но не подлежитъ сомнѣнью, что дальне небольшихъ углубленій дѣло не идетъ. Появление перехватовъ не стоитъ ни въ какой связи съ дѣленіемъ ядра, и обыкновенно тамъ, гдѣ дѣленіе ядра зашло далеко, клѣтка является правильно круглой или многогранной, а перехваты образуются на клѣткахъ, почему-либо вытянутыхъ и защемившихся среди сосѣдей, причемъ на ихъ ядрахъ можетъ не быть никакихъ слѣдовъ перешнурованія.

2. *Кольцевыя ядра и формы изъ распада.* Этотъ видъ ядеръ является характернымъ для лимфатическаго слоя печени и, какъ видно изъ литературы, былъ описанъ много разъ. Ядра, имѣющія ровное круглое отверстие, въ покоящихся лейкоблестахъ встрѣчаются не часто: обыкновенно они носятъ слѣды распада, въ видѣ складокъ, разрывающихся колью въ одномъ или нѣсколькихъ мѣстахъ. Нѣсколько разъ приходилось встрѣчать такую форму: при одной установкѣ ядро имѣетъ видъ кольца (рис. 24с), при измѣненіи установки картина мѣняется (с₁), видны три складки различной глубины, расходящіяся отъ центра. Въ этихъ случаяхъ ядро имѣетъ воронкообразное отверстие, и широкой край

воронки является складчатымъ. Очень часто кольцо кажется сплошнымъ только на первый взглядъ, ближайшее разсмотрѣніе показываетъ, что оно прервано, а свободные концы сближены или даже заходятъ другъ на друга. Такія ядра составляютъ переходъ къ ядрамъ подковообразнымъ или изогнутымъ (d); раздѣляясь пережимами, изогнутое ядро становится четковиднымъ.

Всѣ лейкобласты, какова бы ни была форма ихъ ядеръ, дѣлятся путемъ каріокинеза; въ каждомъ срѣзѣ встрѣчаются самыя различныя фигуры, отъ материнскаго до дочернихъ клубковъ. Первая стадія каріокинеза очень интересна: среди нихъ удается видѣть *образование спиреизъ въ ядрахъ кольцевидныхъ, раздѣленныхъ на двѣ части* (рис. 25g), и *четковидныхъ* (e); для каждой формы покоящагося ядра можно найти соответственную дѣлящуюся. Когда ядерная оболочка исчезаетъ, каріокинезъ течетъ обычнымъ порядкомъ, и только

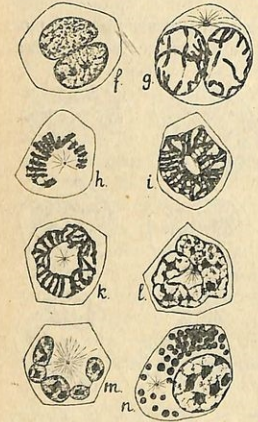


Рис. 25. Лейкобласты и лейкоциты изъ красного слоя печени акасолота в 6 стм. Обработка та же.

группировка хромосомъ кучками указываетъ нѣкоторое время на исходную форму ядра. Многополюснаго каріокинеза и двойныхъ фигуръ не замѣчали въ краевомъ слое печени ни я, ни другіе исследователи; очевидно, что *формы ядеръ лейкобластовъ, вполне подходящія подъ рубрику „амитоза“, дѣлятся какъ одно цѣлое и, следовательно, не*

имѣютъ никакого отношенія къ размноженію клѣтки. Факты этого рода и подобные имъ, наблюдающіеся въ сперматогоніяхъ, вполнѣ подтверждаютъ взгляды, развиваемые мною, по которымъ прямое дѣленіе во многихъ случаяхъ представляеть изъ себя дальнѣйшую ступень полиморфизма, и ничего больше.

Не меньшій интерес представляютъ и послѣднія стадіи каріокинеза. Дочернія хромосомы располагаются вокругъ полярной части веретена въ видѣ вѣнка и могутъ сохранить это расположеніе въ моментъ появленія ядерной оболочки,—въ результатѣ получаются *кольцевыя ядра* (рис. 25 h, i, k). Такъ какъ дочернія хромосомы имѣютъ нѣсколько наклонное положеніе къ оси веретена, то въ образующемся кольцевомъ ядрѣ отверстие можетъ сразу получать воронкообразную форму: ближе къ центросомѣ оно будетъ уже, дальше—шире. Нѣкоторыя стадіи реконструкціи кольцевого ядра видѣлъ, вѣроятно, Görpert и описалъ ихъ, какъ ядра съ особымъ расположеніемъ хроматина; онъ счелъ ихъ за первая стадіи непрямой фрагментаціи.

Такимъ образомъ, возникновеніе кольцевыхъ ядеръ получаетъ вполнѣ удовлетворительное объясненіе, согласное съ тѣмъ, что наблюдали Reinke въ селезенкѣ бѣлой мыши, Bellonci и Meves въ сперматогоніяхъ саламандры. Условіями, способствующими реконструкціи ядра въ формѣ кольца, является шарообразная форма клѣтки, позволяющая хромосомамъ распределяться правильно по всей окружности веретена и на известномъ отъ него разстояніи (въ плоскихъ клѣткахъ, напр. эндотелии, реконструкція даетъ полудунную форму). Вѣроятно, къ этому присоединяется и большая устойчивость веретена, мѣшающая хромосомамъ сдвигаться посредствѣ. Обыкновенно, волокна веретена въ соседствѣ съ хромосомами исчезаютъ быстро и сохраняются лишь въ соединяющемъ пучкѣ (Zellkorrel), но, повидимому, въ нѣкоторыхъ случаяхъ (лейкобласты, сперматогоніи) они удерживаются дольше; въ пользу этого говоритъ нахождение сферъ въ центрѣ покоящихся кольцевыхъ ядеръ. Конечно, не всякое дочернее ядро получаетъ форму кольца; въ результатѣ реконструкціи могутъ возникать и другія формы: незамкнутое кольцо, подкова, наконецъ обычное сѣдовидное ядро, впоследствии скругляющееся; послѣдняя форма встрѣчается довольно часто.

Мы должны, такимъ образомъ, причислить *кольцевыя ядра* къ *первичнымъ формамъ*, наряду съ круглыми и овальными ядрами; тогда *вся измѣненія, которыя претерпѣваютъ ядра лейкобластовъ и которыя имѣютъ характеръ амитотическаго дѣленія, будутъ сводиться къ полиморфизму путемъ образованія складокъ.* Считая, что образованіе складокъ вызывается и поддерживается процессами осмотическаго обмѣна между ядромъ и клѣточнымъ тѣломъ, слѣдуетъ признать, что долгое пребываніе въ состояніи „покоя“ является моментомъ, способствующимъ ихъ углубленію. Судя по состоянію хроматина, такими глубоко покоящимися ядрами и являются ядра первичныхъ лейкобластовъ.

Послѣ дѣленія лейкобластовъ часть дочернихъ клѣтокъ вѣроятно переходитъ вновь въ состояніе покоя и пополняетъ такимъ образомъ

запас лейкобластовъ, но другая часть превращается постепенно въ лейкоцитовъ. Превращение это сопровождается измѣненіемъ свойствъ, какъ клеточнаго тѣла, такъ и ядра. Въ тѣлѣ появляется ясно замѣтная центросома, окруженная длиннымъ лучистымъ сіяніемъ; эти образования, вѣроятно, сохраняются отъ послѣдняго каріокинеза и только разрастаются. Въ нѣкоторыхъ клеткахъ начинается выработка круглыхъ большихъ зеренъ, сначала бурѣющихъ отъ осміевои кислоты, затѣмъ принимающихъ ацидофильный характеръ; ихъ образование сопровождается появленіемъ пучковъ грубыхъ волоконъ (эргастоплазма?). Что касается измѣненій ядра, то они очень характерны: ядерный остовъ получаетъ новыя свойства, и параллельно съ этимъ падаетъ тонусъ ядра, оно *спадается*. Вмѣсто небольшихъ зеренъ хроматина, довольно равномернo распреѣленныхъ по лининовому остову, образуются большіе скопления его въ видѣ угловатыхъ массъ или полосокъ, ядрышко исчезаетъ или, по крайней мѣрѣ, становится незамѣтнымъ, ядро въ цѣломъ получаетъ пятнистый видъ (рис. 251, m, n). Вмѣстѣ съ этимъ ядро спадается, его относительная величина уменьшается довольно значительно, такъ что клетка кажется богатой протоплазмой. Кольцевидная, изогнутая или овальная форма, которую ядро получило въ моментъ реконструкціи, вслѣдствіе пониженія внутриядернаго давления и образования складокъ постепенно принимаетъ типичный для лейкоцита видъ: кольцо превращается въ четкообразный снуръ (сравни k, l, m) или въ нѣсколько мѣшечковъ, соединенныхъ тонкими перемычками, на кругломъ ядрѣ образуются складки, такъ что оно кажется дольчатымъ. Въ это время и появляются картины, которыя, если слѣдовать Arnold'у, надо отнести къ фрагментаціи съ увеличеніемъ и перераспреѣленіемъ хроматина; послѣ сказаннаго значеніе ихъ понятно.

Несомѣнно, всѣ описанныя явленія: измѣненія протоплазмы, внѣшняго вида и физическихъ свойствъ ядра въ моментъ превращенія лейкобластовъ въ лейкоцитовъ, тѣсно связаны между собой и указываютъ на измѣненіе химизма клеткѣ, сущность котораго остается для насъ неизвѣстной. Повидимому, это измѣненіе совершается постепенно и прерывается каріокинезами, судя по тому, что мы встрѣчаемъ каріокинетическія фигуры ацидофильныхъ клетокъ. Принимая во вниманіе это обстоятельство, мы не будемъ удивляться, что лимфатической краевой слой представляетъ очень пеструю картину, разобрать въ которой можно только, если имѣть въ виду исходныя и конечныя формы.

Совершенно подобныя картины кольцевыхъ ядеръ и послѣдующаго ихъ превращенія въ дольчатыя встрѣчаются въ большомъ количествѣ въ селезенкѣ бѣлой мыши, объектъ, который рекомендовалъ Arnold и изучалъ Reinke. Я пользовался имъ для изученія мегакаріоцитовъ и по-настоящему могъ сдѣлать нѣкоторыя наблюденія надъ лейкобластиами, вполне подтвердившія то, что было найдено въ краевомъ слойѣ асцитоты. Коль-

цевыя ядра, несомѣнно, и тамъ возникаютъ въ результатъ каріокинеза; въ срединѣ кольца нерѣдко замѣчается скопленіе вещества, отличающагося по своей окраскѣ отъ остального клеточнаго тѣла (аркорозова отъ кислаго фуксина, ярковезеля отъ лихтрюна); оно производитъ впечатлѣніе комка ваты, продѣятаго въ кольцо такъ, что края выдаются съ той и другой стороны надъ его уровнемъ. Reinke считаетъ это образованіе сферой, — предположеніе весьма вѣроятное. Я не могу только согласиться съ тѣмъ, что сфера здѣсь продавливаетъ или какимъ-нибудь инымъ способомъ производитъ отверстие въ покоящемся ядрѣ: она просто остается на томъ мѣстѣ, гдѣ была во время реконструкціи ядра. Сфера принимаетъ участіе въ образованіи кольцевыхъ ядеръ только такимъ образомъ, что мѣшаетъ въ концѣ каріокинеза дочернимъ хромосомамъ сойтись въ центрѣ, и, въ моментъ образованія ядерной оболочки, хромосомы удерживаютъ свое прежнее расположеніе, вѣнкомъ. Въ общемъ, вслѣдствіе незначительной величины клеточныхъ элементовъ, селезенка бѣлой мыши является объектомъ не вполне пригоднымъ для детальнаго цитологическаго изученія, а потому данными, почерпнутыми оттуда, надо пользоваться съ большою осторожностью.

Краевой слой печени является послѣднимъ изъ объектовъ, изученныхъ мною, въ которыхъ, не смотря на все ихъ несходство, наблюдались полиморфія и прямое дѣленіе однороднаго характера. Какъ я неоднократно указывалъ, среди совокупности физическихъ и химическихъ причинъ, вызывающихъ эти явленія, механическіе инсульты играютъ второстепенную роль: они являются лишь условіями, способствующими процессу. Теперь мы должны перейти къ разсмотрѣнію случаевъ, въ которыхъ механическіе факторы, внѣшніе и внутренніе, выдвигаются на первый планъ, вызывая измѣненія формы, а подчасъ и полное прямое раздѣленіе ядра.

14. Искусственныя деформациі ядра.

Van Bambeke (87) посвятилъ особую работу деформациямъ, которымъ могутъ подвергаться ядра вслѣдствіе препаровки. Въ этомъ отношеніи ядра различныхъ животныхъ оказываютъ неодинаковое сопротивленіе: особенно легко деформируются ядра нѣкоторыхъ насѣкомыхъ и ракообразныхъ, между послѣдними ядра изоподъ. V. Bambeke различаетъ два главныхъ вида деформациі: „*noyaux déroulés*“, когда изъ ядра вытягиваются нити (filaments nucléaires) и „*noyaux étirés*“, когда въ деформациі принимаетъ участіе и промежуточное вещество ядра, и ядрышко. Въ послѣднемъ случаѣ формы, которыя принимаетъ ядро, крайне разнообразны, ихъ можно свести не менѣе какъ къ 9 типамъ: 1) type piriforme, 2) claviforme, 3) panduriforme, ou halteriforme, 5) taeniforme ou

губané. 6) сложные формы, которыя нельзя подвести под одинъ изъ предыдущихъ типовъ, 7) noyaux herniés, 8) noyaux fusionnés, 9) noyaux déformés homogènes. Изучение всѣхъ этихъ деформаций позволяетъ вывести нѣкоторыя заключенія о консистенціи отдѣльныхъ составныхъ частей ядра: ядерныя нити являются вязкими и легче прочаго поддаются вытяжанію, затѣмъ слѣдуетъ промежуточное вещество и ядрышко. Ядерная оболочка часто разрывается, но иногда вытягивается вмѣстѣ съ содержимымъ.

Искусственныя деформации представляютъ интересъ также въ томъ отношеніи, что могутъ быть приняты за нормальныя картины. V. Vambeke указываетъ, напримѣръ, на два типа: „randuriforme ou haltériforme“ и „noyaux fusionnés“, которыя могутъ *симулировать амитозъ*. „Carnoy n'a fil pas eu sous les yeux dans certains cas de semblables déformations, lorsque il décrit la division directe ou acinétiqúe du noyau chez les arthropodes?“ (р. 383).

Доказательствомъ того, что работы, подобныя только что приведенной, являются далеко не лишними, и что предостереженія v. Vambeke имѣли основанія, служить сообщеніе американскаго профессора Ryder'a и Mary Pennington (94) о „нецеловой коньюгации ядеръ“ въ эпителии кишечника у Porcellio. Означенные авторы видѣли и изображали амебодное движеніе ядеръ, приближеніе ядеръ двухъ соседнихъ кѣтокъ къ раздѣляющей ихъ перегородкѣ и слияніе ихъ въ одну массу. На рис. 41 с. изображено соединеніе трехъ кѣтокъ попарно, вѣроятно, послѣ предварительнаго раздѣленія ядра. По поводу описанныхъ картинъ авторы пускаются въ пространныя объясненія о способѣ и цѣли предполагаемой коньюгации.

Въ работѣ v. Vambeke мы находимъ рисунки „noyaux fusionnés“ полученныя отъ изоподъ (*Ligia*, *Armadillum* и *Cloporte*—вѣроятно *Oniscus* или *Porcellio*). Они имѣютъ почти такой же видъ, какъ картины Ryder'a и Pennington, пожалуй болѣе правильныя и скорѣе напоминающія нормальное явленіе. V. Vambeke указываетъ на возможность принять ихъ за прямое дѣленіе,—мысль о коньюгации не приходила ему въ голову. Методика, примененная американскими авторами, описывается слѣдующимъ образомъ: „the fresh intestine is slit open, floated upon a slide and cleared of its contents by dropping water from a pipette upon it, then stained on the slide, and mounted in dilute glycerine“ (р. 761), (рисунки сдѣланы послѣ окраски метиленовой синью). Такимъ образомъ, всѣ манипуляціи, включая закрываніе покровнымъ стекломъ, происходили безъ предварительной фиксации или уплотненія и, конечно, съ успѣхомъ могли замѣнить для такой нѣжной ткани иголки, которыми пользовался v. Vambeke.

Работа Ryder'a и Pennington вызвала опроверженіе со стороны Шимкевича (95), которому удалось получить подобныя же картины на кишечникахъ *Porcellionis*, фиксированныхъ жидкостью Regen'y и окрашенныхъ карминомъ. Особенно часто онѣ встрѣчаются около мѣста, по-

врежденныхъ препаратомъ; чѣмъ осторожнѣе обращаться съ объектомъ, тѣмъ ихъ встрѣчается меньше. Шимкевичъ приходитъ къ заключенію, что коньюгация есть „явленіе искусственное, обусловливаемое разрывомъ крупныхъ почти пузыревидныхъ ядеръ эпителия, вызваннымъ растяженіемъ тканей“.

Проверкой вопроса о коньюгации въ кишечникѣ занялся также Conklin (97) и пришелъ къ тѣмъ же результатамъ, что и Шимкевичъ. У *Porcellio*, *Oniscus* и *Armadillum* при осторожномъ вниманіи кишечнаго капала никакихъ картинъ коньюгации не получается; легкое надавливаніе кисточкой вызываетъ артефакты только на этомъ мѣстѣ, придавливаніе шпателью почти во всемъ кишечномъ каналѣ. Однако и при самомъ осторожномъ вниманіи встрѣчаются ядра нормальнаго вида, простирающіяся на двѣ кѣтки; Conclin считаетъ это явленіе *амитотическимъ дѣленіемъ*.

Врядъ ли можно сомнѣваться, что амитозъ, видѣнный этимъ авторомъ, относится къ той группѣ артефактовъ, на которую обращалъ вниманіе v. Vambeke. На моихъ препаратахъ кишечника *Porcellionis*, какъ плоскостныхъ, такъ и разрывныхъ, я не видалъ ни прямого дѣленія ни артефактовъ, симулирующихъ коньюгацию; единственно, что встрѣчалось—измятыя ядра. Вѣроятно это зависитъ отъ того, что я фиксировалъ животныхъ цѣлкомъ (суземой съ укуской, жидкостью von Ratha N°1), дѣлая только надрѣзы хитина, и отпаривывалъ кишечникъ уже послѣ уплотненія въ алкоголь.

Въ дополненіе къ случаямъ искусственной деформации, описаннымъ van Vambeke у членистоногихъ, я приведу случаи, наблюдавшіеся мною у млекопитающихъ.

Приготовляя препараты изъ эпителия мочевого пузыря мыши по способу Немилова, я нашелъ въ одномъ изъ нихъ интересныя артефакты, вызванныя, вѣроятно, слишкомъ грубымъ прижатіемъ слизистой оболочки къ стеклу. Во-первыхъ, на ядрахъ нѣкоторыхъ эпителиальныхъ кѣтокъ получились грибеобразныя выпячиванія, почки различной величины, сидящія на болѣе или менѣе тонкой шейкѣ. Волокна ядерной сѣти были натянуты по направленію къ шейкѣ, а въ самой почкѣ находилось довольно густое скопленіе хроматина. Однимъ словомъ, получились картины, которыя v. Vambeke относитъ къ „type flabelliforme“ и которыя были описаны мною раньше (96, 99) въ нѣкоторыхъ органахъ, какъ отшнурованіе побочныхъ ядеръ. Мысль, высказанная мною тогда, о механическомъ, насильственномъ характерѣ этихъ образованій, получила, такимъ образомъ, экспериментальное подтвержденіе.

Артефакты другого рода еще болѣе поучительныя, это—настоящее прямое дѣленіе ядра и тѣла эпителиальныхъ кѣтокъ (см. рис. 7 d). Мы имѣемъ здѣсь сильно растянутую кѣтку; ядро перешнуровалось на двѣ части, соединенныя между собою тонкой и длинной перемычкой, которая вотъ, вотъ разорвется; нити ядернаго остова находятся въ сильномъ натяженіи. Но кѣточное тѣло, повидимому, уже разорвалось совсѣмъ и

окружает каждую из половинок ядра, тогда как срединная нить обнажена. Въ другомъ подобномъ случаѣ растяженію подверглась гигантская многоядерная клѣтка, причѣмъ на одной сторонѣ осталось два ядра и половина третьяго, растянутого, съ большимъ кускомъ клѣточного тѣла, на другой—вторая половина этого ядра съ небольшимъ количествомъ протоплазмы. Соединительный мостикъ былъ очень тонокъ, и трудно было разобрать, принадлежитъ ли онъ ядру одному, или вмѣстѣ съ клѣточнымъ тѣломъ.

Эти артефакты интересны въ томъ отношеніи, что показываютъ значительную вязкость ядра, его способность вытягиваться въ тонкія нити, не разрываясь. Въ противоположность тому, что наблюдается у артроподъ, ядерная оболочка вытягивается вмѣстѣ съ содержимымъ. Конечно, упругость ядра имѣетъ свой предѣлъ, за которымъ слѣдуетъ разрушеніе цѣлости—разрывъ; что такіе отрывы могутъ происходить, показываютъ осколки клѣтокъ съ разорванными и вытянутыми въ носикъ ядрами, найденные мною въ томъ же препаратѣ. Случай этого рода опровергаютъ высказанное мною въ 98 году предположеніе о возможности распада ядра. вытянутого въ цилиндръ, на двѣ части, распаденія настолько быстро, что промежуточные стадіи не сохраняются въ препаратѣ. Я объяснялъ этимъ путемъ прямое дѣленіе въ перитрахеальномъ эпителии и зародышевыхъ оболочкахъ. Даже если предположить, что ядра въ этихъ тканяхъ неустойчивы и распадаются легче, чѣмъ въ мочевоомъ пузырьѣ, все же вытягиваніе клѣтокъ тамъ не настолько велико, чтобы распаденіе могло произойти; а если бы оно осуществилось, оно не могло бы пройти бесслѣдно, и соединительныя нити между ядрами должны быть находимы, хотя бы въ томъ видѣ, какъ изображаетъ ихъ Blochmann (85) въ зародышевыхъ оболочкахъ скорпиона.

Послѣ этихъ предварительныхъ замѣчаній, мы перейдемъ къ разсмотрѣнію случаевъ прямого дѣленія, въ которыхъ механическіе моменты играютъ преобладающую роль.

15. Механическій прижизненный амитозъ.

На вопросъ: *можетъ ли въ нормальномъ организмѣ, при жизни, происходить полное раздѣленіе ядра въ результатъ чисто механическихъ деформаций?*—слѣдуетъ отвѣтить утвердительно. Мнѣ известны два такихъ случая: одинъ изъ литературы—дѣленіе въ пигментныхъ клѣткахъ рыбъ, описанное Zimmermann'омъ, другой изъ собственного опыта—дѣленіе въ легкихъ аксолотля, исследованное мною въ 96 году. Я ввожу ихъ и сдѣлаю нѣсколько замѣчаній по ихъ поводу.

1. Zimmermann (93), изучая сокращеніе пигментныхъ клѣтокъ у костистыхъ (*Sargus annularis*, *Gobio fluviatilis*, *Alburnus lucidus*, *Chond-*

rostoma nasus); намѣлъ, что вытягиванія отростковъ этихъ клѣтокъ не происходитъ, а передвиженіе пигментныхъ массъ въ центръ клѣтки обусловливается поперечнымъ сокращеніемъ отростковъ. Въ моментъ концентрированія пигмента въ клѣточномъ тѣлѣ, ядру приходится испытывать грубые механическіе insults: оно оттѣсняется къ периферіи, втискивается въ одинъ, или сразу въ два клѣточныхъ отростка; та сторона его, которая обращена къ пигменту, давливается. Часто ядро такъ уродуется и вытягивается, что одна часть его лежитъ по одну, другая по другую сторону пигментной массы; соединительный мостикъ становится при этомъ очень тонкимъ, какъ бы состоящимъ изъ одной ядерной оболочки. Когда пигментъ снова распространяется по отросткамъ, ядро можетъ принять прежній видъ, „ist der Kern jedoch zerrissen, und ist die Dislocation sehr grosse, dann so ist wohl eine restitution ad integrum ausgeschlossen“ (p. 77). Клѣтка становится многоядерной, причѣмъ отдѣльныя ядра могутъ быть соединены тонкими нитями. „Es ist also ohne Zweifel, dass, wenn mehr Kerne als einer vorhanden sind—und das ist meistens der Fall—diese durch Zerreißen aus einem einzigen hervorgegangen sind. Die Ursache für diese Kerzerstückelung ist einzig und allein auf, durch die Concentrirung des Pigments bedingte, mechanische Insulte zurückzuführen“ (ib). Функція ядра отъ такого раздѣленія, повидому, не страдаетъ.

2. Въ 1896 году я описалъ прямое дѣленіе въ легкихъ личинокъ аксолотлей, которое называлъ *дѣленіемъ посредствомъ передавливанія*. Въ работѣ Legge (87), по словамъ Flemminga (Ergb. II p. 62) были описаны „Kernfragmentierungen, doch neben Mitose, im Lungenepithel erwachsener Tritonen“; видѣлъ ли этотъ авторъ то же, что и я, остается для меня неизвѣстнымъ, такъ какъ его работы я достать не могъ.

Сосудистая сѣтъ въ легкихъ молодыхъ аксолотлей, тѣсно прижимаемая къ эпителиальному слою, дѣлается на нѣмъ отчетливѣе: въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ лежатъ капилляры, тѣла клѣтокъ, становятся тонкими, въ промежуткахъ остаются боаѣ высокіе „протоплазменные островки“, въ которыхъ помѣщаются ядра. Границы отдѣльныхъ клѣтокъ удается обнаружить желѣзнымъ гематоксилиномъ и тогда можно видѣть, что въ составъ протоплазменнаго островка входятъ части нѣсколькихъ клѣтокъ. „Съ возрастомъ эти островки уменьшаются въ величинѣ и увеличиваются въ числѣ помощью очень простаго процесса: кровь прокладываетъ себѣ новые пути, и вступающіе капилляры разрѣзаютъ протоплазменные островки. При этомъ ядра, попавшія на пути капилляра, раздѣляются на 2 равныя части, или же отъ нихъ отдѣляется значительно меньшее по величинѣ побочное ядро. Причиной такого явленія служить, по всѣмъ вѣроятіямъ, чисто механическое растяженіе, которому подвергаются означенныя клѣтки со стороны вступающаго капилляра и напора крови; по крайней мѣрѣ трудно объяснить себѣ иначе картины, которыя нерѣдко приходится наблюдать въ легкомъ. Лежащее подъ капилляромъ ядро принимаетъ извѣстную форму гантеля, хроматиновые нити вытягиваются по длинѣ, по мѣрѣ утонченія перешейка; затѣмъ содержимое ядра раз-

рѣзывается надвое и отходить къ полюсамъ, такъ что въ средней части мы имѣемъ лишь тонкую безструктурную трубочку ахроматиновой оболочки; наконецъ, и она, спавшись, разрывается посрединѣ, а оставшіяся части ядра сохраняютъ нѣкоторое время грушевидную форму, затѣмъ скругляются, и мы получаемъ клетку съ двумя протоплазменными скоплениями и двумя ядрами. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ такую же 8-образную форму принимаетъ и тѣло клетки, о чемъ можно судить по границамъ, но я не могъ убѣдиться, доходитъ ли дѣло до его полного раздѣленія“ (р. 4—5).

Сравнивая оба случая: дѣленіе въ пигментныхъ клеткахъ и эпителии легкаго, не трудно видѣть, что механизмъ дѣленія въ нихъ одинаковъ; только въ легкихъ процессъ совершается болѣе однообразно и даетъ болѣе правильныя фигуры переметной сумы или гимнастической гири. Ядерная оболочка является въ обоихъ случаяхъ образованіемъ въ высшей степени эластичнымъ, способнымъ выдерживать значительное растяженіе безъ надрыва. На вытянутыхъ искусственнымъ путемъ ядрахъ изъ мочевого пузыря мыши мы могли убѣдиться, что предѣлъ упругости ея лежитъ много дальше; такого вытяженія ядра, которое можетъ повести къ разрыву ядерной оболочки, ни въ пигментныхъ клеткахъ, ни въ эпителии легкаго не достигалось, поэтому говорить въ этихъ случаяхъ просто о „разрывѣ“ можно только ради краткости. Сущность процесса здѣсь сложнѣе и состоитъ въ томъ, что къ вытяженію присоединяется *давленіе* на середину ядра, которое оттѣсняетъ содержимое въ обѣ стороны и *приводитъ въ соприкосновеніе противоположная части ядерной оболочки*. При такихъ условияхъ она существовать не можетъ и должна исчезнуть. Въ слѣдующей главѣ мы найдемъ дальнѣйшія указанія на то, какихъ громадныхъ размѣровъ должно достигать вытяженіе, чтобы оно одно могло произвести дѣленіе ядра.

Къ категоріи механическаго прижизненнаго амитоza относится и прямое дѣленіе лейкоцитовъ; но такъ какъ оно происходитъ на клеткахъ, выдѣленныхъ изъ организма и поставленныхъ въ новыя условія существованія, оно должно быть рассмотрѣно въ особой главѣ.

16. Прямое дѣленіе лейкоцитовъ.

Литература.

Наблюденія надъ прямымъ дѣленіемъ бѣлыхъ кровяныхъ тѣлецъ въ каплѣ крови были произведены еще до изученія каріокнеза. Хотя въ это время нельзя было судить о способѣ дѣленія, но описанія, данныя Klein'омъ и Ranvier, не оставляютъ сомнѣнія въ томъ, что эти исследователи видѣли настоящее *прямое* дѣленіе. Въ томъ же смыслѣ толковали ихъ наблюденія и позднѣйшіе авторы.

Въ 1870 году Klein рекомендовалъ, для наблюденія процесса размноженія клетокъ, послѣдовать каплю крови тритона при t° 25—30° C. Въ крови тритона можно различать 3 вида бѣлыхъ тѣлецъ: 1) большія зернистыя, 2) большія блѣдныя, или мелкозернистыя, 3) малыя блѣдныя тѣльца. Большіе зернистые лейкоциты чаще всего дѣлятся слѣдующимъ образомъ: тѣло собирается въ два комочка, между которыми протягивается тонкій мостикъ, онъ постепенно становится тоньше и наконецъ разрывается; въ каждой изъ образовавшихся клетокъ замѣтно „ядроподобное образованіе“. Въ большихъ блѣдныхъ тѣльцахъ наблюдается иногда такой же способъ дѣленія, но рѣже. Второй способъ дѣленія заключается въ томъ, что клетка расплывается въ очень тонкую пластинку, на периферіи ея появляются круглыя выросты, въ которые входятъ ядра; выросты увеличиваются и отшнуровываются. Третій типъ дѣленія состоитъ въ перешнурованіи клетки, онъ наблюдался Stricker'омъ въ блуждающихъ клеткахъ языка лягушки. Одна и та же клетка можетъ дѣлиться нѣсколько разъ различными способами. Klein указываетъ въ заключеніе, что сходные способы дѣленія онъ наблюдалъ также въ крови лягушки и человѣка, въ послѣднемъ случаѣ при t° 35—40° C.

Ranvier (75, 76) наблюдалъ дѣленіе ядра и тѣла лейкоцитовъ аксолотля при t° 15—18° C. и рекомендуетъ этотъ объектъ, какъ наилучшій, такъ какъ ядра выступаютъ у аксолотлей гораздо рѣже, чѣмъ у другихъ амфибій. При дѣленіи „въ какомъ-нибудь мѣстѣ на ядрѣ образуется перемычка, она суживается и обращается въ болѣе или менѣе тонкую ножку“. Ножка можетъ перерваться, и тогда почка отдѣляется, или она вновь становится толще и почка сливается съ массой ядра; такимъ путемъ, послѣ нѣсколькихъ колебаній въ ту и въ другую сторону, ядро можетъ раздѣлиться не только на 2, но на 3, 4 и большее число частей. Такъ же дѣлится и тѣло: протоплазменная масса растягивается въ двухъ различныхъ направленіяхъ и промежуточная часть „уточняясь все болѣе, разрывается“. „Такимъ образомъ вмѣсто одной лимфатической клетки ихъ оказывается двѣ“ (76 p. 185). Ranvier приводитъ дальѣе наблюденія надъ образованіемъ продольныхъ складокъ на отдѣляющихся почкахъ и перемычкахъ. „Это послѣднее обстоятельство доказываетъ намъ, во-первыхъ, что ядра суть пузырьки и, во-вторыхъ, что протоплазма играетъ весьма активную роль въ образованіи почекъ она своимъ сокращеніемъ и ущемленіемъ ядерной массы дѣйствуетъ подобно кольцу, надѣтому на мѣшокъ“ (ib).

Renaut (81) послѣдовалъ кровъ большого лейкоеміи при t° отъ 41—32° C. Зернистые лейкоциты не обнаруживали амебондныхъ движеній въ препаратѣ, но два изъ нихъ быстро раздѣлились на глазахъ наблюдателя. „Brusquement un globe brillant, jusque là arrondi et immobile, s'étrangle en son milieu, prend la forme de bisquit, et en moins d'une demiminute se divise“ (р. 659). На препаратахъ, фиксированныхъ осмиевой кислотой, Renaut наблюдалъ лимфатическія тѣльца съ двумя ядрами; онъ считаетъ это признакомъ дѣленія и отличаетъ этотъ

процессъ отъ почкованія, при которомъ лимфатическое тѣльце получаетъ нѣсколько ядеръ различной величины. Прямое дѣленіе лейкоцитовъ аксолотля, описанное Ranvier, также относится къ иной категоріи.

Когда началось изученіе каріокинеза, возникъ вопросъ, способны ли блуждающія клѣтки дѣлиться этимъ способомъ. Перемежко (79) сообщалъ, что ему удалось наблюдать непрямо дѣленіе бѣлыхъ тѣлецъ тритона, какъ внутри, такъ и внѣ сосудовъ, Flemming относился нѣкоторое время къ этимъ даннымъ скептически, считая труднымъ опредѣлить, имѣешь ли передъ глазами дѣленіе лейкоцита или стойкой клѣтки соединительной ткани. Но въ 1882 году онъ самъ описалъ не-прямое дѣленіе въ лейкоцитахъ саламандры, съ оговоркой, что умяну-тутя клѣтки могутъ дѣлиться и прямымъ путемъ. Наблюденія Ranvier надъ живыми клѣтками заставляли Flemming'a признавать прямое дѣ-леніе, хотя самъ онъ не наблюдалъ его ни разу.

Лавдовскій (84), изслѣдуя жизненные свойства лейкоцитовъ въ крови аксолотля и лягушки, останавливается на свойствахъ ихъ ядеръ и процессѣ дѣленія. Онъ различаетъ въ ядрѣ „кинетическій“ остовъ и акинетическое промежуточное вещество; ядро, по мнѣнію Лавдовскаго, способно совершать активныя амебодныя движенія, а не только измѣ-нять свою форму пассивно, вслѣдствіе сокращенія протоплазмы, какъ думалъ Ranvier; въ этомъ движеніи кинетическому остову, вѣроятно, принадлежитъ главная роль. О силахъ и способѣ производнаго такого движенія Лавдовскій отзывается невѣднѣемъ.

Ядра могутъ находиться въ покоящемся и „кинетическомъ“ со-стояніи; последнее является въ двухъ видахъ: 1) какъ амебодное дви-женіе и прямое дѣленіе, 2) какъ дѣленіе каріокинетическое. Лавдовскій указываетъ на справедливость мнѣній Klein'a и Ranvier о возможности прямого дѣленія лейкоцитовъ (въ доказательство чего приводитъ нѣ-сколько рисунковъ дольчатыхъ ядеръ безъ клѣточного тѣла) и переходитъ къ подробному описанію наблюдавшагося имъ особаго вида прямого дѣ-ленія — *исильственной* (gewaltsame Theilung). Сущность его состоитъ въ томъ, что тѣло ползающихъ лейкоцитовъ можетъ иногда вытягиваться въ тонкія и длинныя нити, иногда раздѣляющіяся. При этомъ вытяги-вается, конечно, и ядро, оно принимаетъ форму палочки и можетъ, въ концѣ концовъ, разрываться на два или нѣсколько кусковъ. Процессъ дѣленія ядра является въ данномъ случаѣ чисто физическимъ. Можетъ разрываться далѣе и тѣло лейкоцита, но суженное мѣсто и разрывъ происходятъ не между ядрами, а за ними, такъ что въ результатѣ отъ лейкоцита отдѣляется безъядерный комочекъ, „шитола“, въ скоромъ вре-мени погибающая.

Löwit (83 и 85) отрицаетъ за лейкоцитамъ способность дѣлиться не только путемъ митоза, но и амитоза. По его теоріи лейкобласты размножаются исключительно посредствомъ особаго вида прямого дѣленія (divisio per granula), но попадая въ кровь, т.-е. превращаясь въ бѣлыя тѣльца, постепенно дегенерируютъ. Ихъ ядра распадаются на фрагменты,

вслѣдствіе чего возникаютъ такъ называемые многоядерные лейкоциты; вѣроятно въ дальнѣйшемъ слѣдуетъ и распадъ ихъ тѣла. Свободныя клѣтки, размножающіяся каріокинезомъ, представляютъ изъ себя эритро-бласты.

Кульчицкій (87) видѣлъ каріокинетическія фигуры внутри сосудовъ у новорожденныхъ щенятъ; онъ думаетъ, что бѣлыя кровяныя тѣльца размножаются посредствомъ каріокинеза, и считаетъ этотъ способъ размно-женія единственнымъ для позвоночныхъ.

Въ 1887 году появилась большая работа Arnold'a о прямомъ дѣленіи блуждающихъ клѣтокъ, являющаяся продолженіемъ работъ Klein'a, Ranvier и Лавдовскаго. Arnold помѣшалъ на брижгеюку или въ спинной лимфатической мѣшокъ лягушки бузиныя пластинки и вслѣдовалъ со-бравшіяся на нихъ клѣтки, какъ въ живомъ, такъ и въ фиксированномъ видѣ. Наблюденія надъ живыми лейкоцитами подтверждаютъ данныя упо-мянутыхъ авторовъ: лейкоциты могутъ дѣлиться прямымъ путемъ совер-шенно такъ же, какъ это было описано Ranvier; весь процессъ дѣлится отъ 30 минутъ до часу, впрочемъ, точно опредѣлить время дѣленія нельзя, такъ какъ ядро можетъ долго оставаться въ любой стадіи; дѣясь, лейко-циты продолжаютъ амебодныя движенія. Иногда дѣленія тѣла не про-исходятъ, и тогда получаются многоядерныя клѣтки, иногда отъ лейко-цита отшнуровываются безъядерныя комочки, какъ это наблюдалъ Ла-вдовскій. На фиксированныхъ препаратахъ нерѣдко получаютъ картины, сходныя съ наблюдавшимися при жизни, хотя о дѣленіи въ этомъ случаѣ можно только заключать съ нѣкоторой долей вѣроятія.

Видъ ядеръ лейкоцитовъ бываетъ различенъ: въ зернистыхъ лейко-цитахъ и въ лейкоцитахъ съ пузырьковиднымъ ядромъ ясно замѣтны зерна и нити хроматина, въ лейкоцитахъ „полинуклеарныхъ“ ядро ка-жется блестящимъ in vivo и диффузно закрашиваемо послѣ фиксации. Arnold не можетъ считать послѣднія формы явленіемъ дегенеративнымъ, какъ это дѣлаетъ Löwit; по его мнѣнію, эти ядра приготавливаются къ дѣленію по типу „непрямой фрагментации“. Случаи, когда количество хроматина не увеличивается, и ядро не мѣняется вида передъ дѣленіемъ, относятся, очевидно, къ „прямой фрагментации“, но въ общемъ разсужденіи эти случаи имъ какъ-то затупшевываются.

Arnold приписываетъ нѣкоторую степень активнаго движенія самому ядру, хотя не отрицаетъ и значительнаго вліянія протоплазмы на измѣ-ненія его формы; активное участіе проявляетъ ядро и въ процессѣ дѣ-ленія. Митозъ блуждающихъ клѣтокъ является вѣроятнымъ, но дока-заннымъ слѣдуетъ считать только „Typus der Fragmentierung“.

Flemming (91) обстоятельно разбираетъ вопросъ о каріокинезѣ лейкоцитовъ и рѣшаетъ его въ положительномъ смыслѣ, приводя новыя рисунки каріокинеза блуждающихъ клѣтокъ отъ личинки саламандры и ссылаясь на появившіяся работы Spronk'a, Bizzozero и Denys. Что ка-сается амитоза, Flemming указываетъ, что ему у личинокъ саламандры приходилось видѣть много случаевъ ядернаго перешнурованія по типу

прямой фрагментации Arnold'a. Непрямой фрагментации Flemming не видял и не считает возможным провести резкой границы между обоими видами фрагментации; простота хроматина, на который указывает Arnold, не может представлять, по мнению Flemming'a, постоянного и необходимого признака какого-либо вида деления (ein ständiges und nothwendiges Kennzeichen irgend einer Art von Kerntheilung. p. 275); он часто отсутствует даже при митозе. При этом Flemming считает нужным отметить, что он очень редко видял на своих препаратах действительно полное перешнурование ядра, т. е. настоящих многоядерных лейкоцитов; обыкновенно ядра бывают соединены очень тоненькими мостиками. Деления тела он не видал, но эти отрицательные данные не колеблют фактов, сообщенных Arnold'ом.

Состояние centrosomъ и сферъ во время прямого деления лейкоцитов было подвергнуто Flemming'ом тщательному изучению. При этом оказалось, что деления centrosomъ не происходят; сфера очень часто помещается на тонком мостикѣ, соединяющем половинки ядра; связано ли это положение съ процессом деления ядра, остается невыясненнымъ.

Резюмируя в этой работѣ свои взгляды на размножение лейкоцитов, Flemming указывает, что нормальное физиологическое новообразование кѣтокъ происходит в данном случае, как и всегда, путем митоза. Продукты прямого деления не дают „zeugungsfähiges Zellmaterial“ и обречены рано или поздно на гибель.

Фактъ каріокинетического размножения блуждающих кѣтокъ былъ подтвержденъ в томъ же 91 году Deckhузен'омъ на озинофилахъ соединительной ткани лягушки и Hansemann'омъ на лейкоцитахъ кролика.

M. Heidenhain (92) описалъ необыкновенную находку: лейкоцитъ саламандры съ покоящимся ядромъ и двумя сферами, между которыми протягивалось рудиментарное веретено (всего 2 случая). Онъ толкуетъ эти картины, какъ *прямое деление клеточного тела* (direkte Zellentheilung). Meves (95) совершенно основательно сомневается, чтобы изображенное Heidenhain'омъ явление имѣло какое-нибудь отношение къ делению. Мнѣ кажется, кромѣ того, что название M. Heidenhain'a неправильно: деление сферъ, развитие лучистой фигуры и веретена характерно именно для *непрямого* деления клеточного тела.

Claurole (95), по словамъ Flemming'a (Ergb. IV), описываетъ и рисуетъ деление бѣлаго тѣльца в крови у Necturus; ядро тѣльца раздѣлилось уже ранѣе. Изъ реферата не совсемъ ясно, идетъ ли дѣло о прижизненномъ наблюдении или фиксированныхъ препаратахъ.

Вопросъ о делении лейкоцитовъ, на основаніи приведенныхъ литературныхъ данныхъ, представляется въ слѣдующемъ видѣ. Надо считать установленнымъ, что лейкоциты, т. е. находящіеся в крови и свободно ползающія по тканямъ бѣлыя тѣльца, могутъ дѣлиться путемъ каріоки-

неза, по крайней мѣрѣ, въ известныхъ, ограниченныхъ размѣрахъ. Съ другой стороны, цѣлый рядъ изслѣдователей, начиная съ Stricker'a: Klein, Ranvier, Renaut, Лавдовскій, Arnold, описываютъ прямое деление лейкоцитовъ, деление, которое можно прослѣдить съ начала до конца подъ микроскопомъ. Эти наблюдения, подкрѣпленные авторитетными именами, считались, да и теперь считаются однимъ изъ самыхъ серьезныхъ аргументовъ въ пользу того, что прямое деление имѣетъ регенеративное значение: никогда не удавалось такъ ясно убѣдиться въ томъ, что деление клеточного тѣла слѣдуетъ за делениемъ ядра. Правда, Лавдовскій описываетъ подъ именемъ „наильственного“ процессъ деления, совершающійся чисто физическимъ путемъ, но при немъ въ окончательномъ результатѣ отдѣляется лишь безъядерные комочки плазмы — „цитоды“ — вскорѣ гибнущіе. Ни онъ самъ, ни другіе изслѣдователи не обобщали этихъ наблюдений и не считали, что они противорѣчатъ существованію настоящаго прямого деления бѣлыхъ тѣлецъ. Даже такой осторожный ученый, какъ Flemming, не подвергалъ сомнѣнію фактъ прямого деления лейкоцитовъ, онъ сомнѣвался только, доставляютъ ли они „keimfähiges Zellenmaterial“.

Принимая во вниманіе важность вопроса и желательность болѣе подробныхъ разъясненій относительно механизма процесса, я предпринимаю рядъ наблюдений надъ лейкоцитами амфибій; результаты, которыхъ я достигъ, излагаются ниже.

Собственные наблюдения.

Я изслѣдовалъ лейкоцитовъ въ крови аксолотля, тритона и лягушки, применяя обыкновенную методику: капля крови помещалась на предметное стекло, закрывалась покровнымъ и края послѣдняго обмазывались вазелиномъ, чтобы предупредить высыхание препарата. Эта предосторожность является необходимой, такъ какъ прослѣживаніе процесса деления требуетъ продолжительнаго времени. Наблюдения производились кѣтомъ, при т° лабораторіи въ 15—16° R., съ системами Hartnack'a 8-й и 1/12.

Изъ описаній деления лейкоцитовъ, сдѣланныхъ авторами, видно, что они наблюдали различные способы деления. Такъ напр., Stricker и Klein, а впоследствии Renaut, описываютъ „перешнурование“ лейкоцита, причемъ послѣдній авторъ указываетъ на быстроту процесса. Этотъ способъ несомнѣнно отличается отъ другого, описаннаго тѣмъ же Klein'омъ, Ranvier, Лавдовскимъ и Arnold'омъ, когда лейкоцитъ распадается, вытягивается, и деление его длится часъ и болѣе. Для меня не подлежитъ сомнѣнію, что перешнурованіе, описанное Renaut, а вѣроятно и Klein'омъ, представляетъ изъ себя не митозъ, а послѣднія стадіи каріокинеза бѣлыхъ тѣлецъ. Мнѣ удалось нѣсколько разъ наблюдать этотъ процессъ въ крови личинокъ аксолотля. Одинъ разъ бѣлое тѣльце, имѣвшее видъ овала и находившееся въ стадіи двухъ звѣздъ, перешнуровалось на глазахъ, и весь процессъ произошелъ въ теченіе

очень короткого времени, совершенно такъ, какъ его описывалъ Renault. Слѣдуетъ замѣтить, что хроматиновыя фигуры дочернихъ звѣзд *in vivo* далеко не имѣютъ той правильности и изящества, какія получаются на фиксированныхъ препаратахъ: видны довольно блестящія угловатые комочки, признать въ которыхъ стадію звѣзды можно, но различить отдѣльныя хромосомы трудно, даже съ иммерзій. Это объясняетъ, почему Renault не приписалъ наблюдавшееся имъ перешнурованіе каріокинезу, хотя этотъ процессъ былъ ему извѣстенъ.

Непосредственно по приготовленіи препарата, лейкоциты находятся въ состояніи сокращенія и имѣютъ видъ шариковъ; затѣмъ они прилипаютъ къ стеклу, расправляются и начинаютъ производить амебодинамическое движеніе. Одни двигаются очень медленно, такъ что трудно уловить измѣненія ихъ формы, другіе болѣе быстро, но, во всякомъ случаѣ, въ лейкоцитахъ первое время нельзя подмѣтить никакого стремленія къ раздѣленію; присутствіе полиморфныхъ ядеръ, состоящихъ изъ отдѣльныхъ частей, соединенныхъ тонкими мостиками, не можетъ считаться признакомъ дѣленія, на что указывалось много разъ. Желанію видѣть раздѣленіе должеть прежде всего застаться терпѣніемъ, такъ какъ первые признаки его обнаруживаются приблизительно черезъ часъ по приготовленіи препарата, рѣдко раньше. Въ это время удается почти въ каждомъ препаратѣ найти одного или нѣсколькихъ лейкоцитовъ, тѣло которыхъ вытянулось въ узкую полоску, расширенную на обоихъ концахъ. Ядро, обыкновенно, также вытягивается, иногда оно все цѣлкомъ помѣщается въ средней узкой полоскѣ тѣла, иногда заходитъ въ оба широкихъ выступа, получая форму гимнастической гири; долготность его при этомъ остается неизмѣнной. Слѣдить за ядромъ легче всего въ лейкоцитахъ аксолотля: тамъ рѣзко выделяются его контуры, и совершенно отчетливо видны хроматиновыя глыбки и полоски, придающія ядру лейкоцита его характерный видъ; ядро въ лейкоцитахъ тритона значительно блѣднѣе, оно видно совершенно отчетливо только по временамъ, когда лейкоцитъ расплошится; у лягушки наблюденія надъ ядромъ еще труднѣе: сплошь и рядомъ о немъ приходится только догадываться.

Найдя вытянутого лейкоцита, я начиналъ слѣдить за измѣненіями его формы, зарисовывая общій контуръ и положеніе ядра черезъ 3—10—30 минутъ, смотря по быстротѣ измѣненій.

Результаты этихъ наблюденій можно раздѣлить на 3 категоріи:

1. Вытянутый лейкоцитъ, проползая нѣкоторое время, начинаетъ укорачиваться. Средняя узкая полоска тѣла понемногу исчезаетъ вслѣдствіе наливанія вещества съ конповъ; вмѣсто гимнастической гири получается бисвитъ или восьмерка, и въ конечномъ результатѣ лейкоцитъ получаетъ обычную форму нерасплененной массы. Въ такомъ видѣ онъ можетъ остаться все время наблюденія, ничѣмъ не отличаясь отъ обыкновенныхъ лейкоцитовъ.

2. Гораздо чаще вытянувшійся лейкоцитъ продолжаетъ при дальнѣйшихъ движеніяхъ вытягиваться все больше и больше; онъ дости-

гаетъ громадной длины; средняя полоска тѣла съ ядернымъ мостикомъ вытягивается въ нитку, на концахъ которой остаются протоплазменные скопленія, заключающія части ядра и высушающія псевдоподіи. Лейкоцитъ продолжаетъ двигаться какъ одно цѣлое, то растягиваясь, то укорачиваясь; соединительная полоска, казавшаяся толщиной въ нитку, становится не толще волоса, волосъ переходитъ въ паутину, она становится невидимой для глаза; вотъ, вотъ соединеніе разорвется, кажется даже разорвалось... Но черезъ нѣсколько времени мостикъ выступаетъ опять, и лейкоцитъ медленно, но неуклонно, перегибается то въ ту, то въ другую сторону. Время кончать наблюденіе, но лейкоцитъ остается въ томъ же положеніи, то чуть-чуть подлиннѣе, то покороче. Въ концевыхъ скопленіяхъ протоплазмы появляются маленькія прозрачныя капельки, — раньше, вакуолю, отъ тѣла отдѣляются маленькія прозрачныя капельки, — очевидно, наступаетъ распадъ, но лейкоцитъ не желаетъ дѣлиться. Не одинъ разъ мнѣ приходилось оставлять микроскопъ, не выяснивши судьбу лейкоцита: раздѣлится онъ, или прежде распадется.

Привожу для примѣра протоколъ одного наблюденія.

11. VII. 04. Лейкоцитъ личинки аксолотля. Препарат приготовленъ около 11 ч. утра. Я началъ слѣдить за однимъ лейкоцитомъ съ подковообразнымъ, полиморфнымъ ядромъ въ 11 ч. 30 м.

12 ч. 45 м. Лейкоцитъ вытянулся въ довольно толстую полоску съ неправильными скопленіями протоплазмы по концамъ; ядро цѣлкомъ помѣщается въ палочковидной средней части. Лейкоцитъ быстро движется и вытягивается. Контуры его набрасываются сначала на длину 3—5 минутъ, затѣмъ рѣже.

1 ч. Лейкоцитъ, продолжая передвигаться, вытянулся раза въ полтора противъ длины, которую имѣлъ въ 12.45. Ядро получило форму двухъ треугольниковъ, соединенныхъ тонкой и длинной перемычкой.

1 ч. 15 м. Лейкоцитъ занимаетъ по длинѣ больше половины поля зрѣнія (Hartn. об. 8, ок. 3).

1 ч. 50 м. Лейкоцитъ протянулся почти черезъ все поле зрѣнія; соединительный мостикъ тоньше какъ нитка; удлиненіе продолжается. Разсматривая концы лейкоцита, легко убедиться, что удлиненіе его тѣла идетъ насчетъ вытягиванія концевыхъ протоплазменныхъ массъ и содержащихся въ немъ частей ядра; соединительный мостикъ получается, такимъ образомъ, приторъ съ конповъ, а самъ вытягивается незначительно.

2 ч. 10 м. Лейкоцитъ не помѣщается въ поле зрѣнія. Съ одной стороны масса ядра получила форму узкого цилиндра; отъ него въ свободномъ концѣ идетъ узкая полоска одной протоплазмы, заканчивающаяся вѣерообразнымъ расширеніемъ (какъ на рис. 24.). Этотъ концевъ лейкоцита наткнулся на узкій пузырьскъ воздуха и запырился за него; за пузырькомъ идетъ по прямой линіи цѣлый рядъ другихъ пузырьсковъ черезъ все поле зрѣнія. Тѣло лейкоцита образовало сначала съ линіей пузырьсковъ черезъ все поле зрѣнія. Тѣло лейкоцита касаясь верхняго пузырьска; теперь оно согнулось, и другой концевъ движется также по направленію къ пузырьскамъ. Такимъ образомъ, кромѣ движенія впередъ, лейкоцитъ перегибается параллельно самому себѣ.

3 ч. Лейкоцитъ охватываетъ линію пузырьсковъ, прилегаю къ нимъ срединной нитевидной частью; концы съ протоплазменными скопленіями, отгибая крайніе пузырьски, направлены въ другую сторону.

3 ч. 50 м. Одинъ концевъ лейкоцита отделился отъ пузырьсковъ и поползъ въ сторону отъ нихъ.

4 ч. 15 м. Снова прилетъ къ пузырьскамъ. Длина лейкоцита то немного больше, то меньше.

4 ч. 30 м. Почти то же положеніе. Лейкоцитъ какъ будто немного короче, но попрежнему не помѣщается въ поле зрѣнія; его средняя часть очень тонка, но неравномерна; мѣстами появляются варикозныя утолщенія. Ядро съ одного конца вытянулось совсѣмъ, съ другого сохраняетъ грушевидную форму; ясно, что соединительный мостикъ ядра не разорвался. Наблюденіе прервано, и судьба лейкоцита осталась неизвѣстной.

Подобныя картины я наблюдалъ у тритона и у лягушки, только предѣльная длина лейкоцитовъ лягушки много меньше. Въ одномъ на-

блюдения, продолжавшемся от 11 ч. 52 м. до 4 ч. 10 м., вытянувшийся лейкоцит лягушки все время ползал кругом растительного волокна, попавшего в препарат, обвивая его и перегибая через него в различных мѣстах. Нѣсколько разъ я считал его совѣмъ раздѣлившимся, такъ какъ соединительный мостикъ исчезалъ для глаза совершенно. Но въ концѣ концовъ лейкоцитъ сдѣлался покороче, мостикъ потолще, и надежда на раздѣленіе пропала. Наблюденіе пришлось прервать, не получивши опредѣленнаго результата.

3. Но не всегда дѣло оканчивается такъ. Въ извѣстномъ числѣ случаевъ вытянувшійся лейкоцитъ раздѣляется на глазахъ наблюдателя путемъ разрыва тонкой средней части тѣла. Приведенный рисунокъ (рис. 26)

довольно точно передаетъ подобный случай. Препарат изъ крови взрослого тритона былъ приготовленъ въ 10 ч. 45 м. утра; въ 11 ч. 30 м. я случайно натолкнулся на вытянувшегося лейкоцита и зарисовалъ его въ первый разъ (рис. 26, 11, 30). Двигаясь по направлению, указанному стрѣлкой, онъ продолжалъ вытягиваться, причемъ въ удлинении принимали участіе концевыя массы ядра и тѣла (12). За верхнимъ ядромъ началось растяженіе кѣлочнаго тѣла; въ 12 ч. 35 м. оно достигло наибольшей величины и затѣмъ стало уменьшаться. Въ 1 ч. 5 м. лейкоцитъ разорвался; оборванные концы закрутились. Въ препаратѣ, о которомъ идетъ рѣчь, черезъ 4 часа по его изготовленіи, я напелъ большое количество сильно вытянутыхъ лейкоцитовъ и могъ нѣсколько разъ наблюдать раздѣленіе.

Въ такомъ же, приблизительно, родѣ происходили и остальные наблюдавшіеся мною случаи раздѣленія лейкоцитовъ аксолотля и лягушки. По раздѣленіи, вытянутые въ нитку участки тѣла частью втягиваются, частью распадаются на мѣстѣ; раздѣлившіяся части скругляются; онѣ могутъ иногда производить слабыя движенія, но обыкновенно, въ скоромъ времени замираютъ.

До сихъ поръ я описывалъ наиболѣе простую и часто встрѣчающуюся деформацію: вытяженіе тѣла въ одномъ направленіи; но иногда лейкоцитъ можетъ принимать болѣе сложный, развѣтвленный видъ. Тѣло его образуетъ нѣсколько протоплазменныхъ узловъ, содержащихъ въ себѣ ядерныя участки и соединенныхъ между собой тонкими полосками, въ видѣ остраго угла, трилистника и т. д. Обыкновенно, такія формы

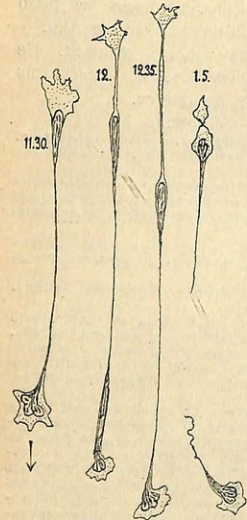


Рис. 26. Дѣленіе лейкоцита тритона въ каплѣ крови, in vivo. Hartn. 8.

являются переходящими; черезъ извѣстное время отдѣльные узлы соединяются, и получается обыкновенный лейкоцитъ, который можетъ снова вытягиваться и т. д.

Сравнивая наблюдавшіяся мною картины съ описаніями прямого дѣленія лейкоцитовъ, данными Ranvier, Лавдовскимъ, Arnold'омъ, нельзя не отмѣтить общаго сходства и нѣкотораго различія въ частности. Приведенный мною рисунокъ ближе всего соответствуетъ рисункамъ Лавдовскаго и Arnold'a. Но Лавдовскій не видѣлъ настоящаго раздѣленія, онъ описываетъ только отрываніе безъядерныхъ частей, соответственно верхней вытянутой части лейкоцита на рис. 26; между тѣмъ раздѣленіе на двѣ ядерныя части несомнѣнно происходитъ. Arnold описываетъ, что сначала дѣлится ядро, а затѣмъ уже кѣлочное тѣло, тогда какъ по моимъ наблюденіямъ половинки ядра всегда бывають соединены перемычкой, которая разрывается только въ моментъ дѣленія. Но такъ какъ Arnold производилъ свои изслѣдованія надъ лейкоцитами лягушки, у которыхъ ядро вообще выступаетъ слабо, то вполне возможно, что онъ проглядѣлъ тонкій соединительный мостикъ; къ тому же его наблюденія производились при особыхъ условіяхъ, о которыхъ рѣчь будетъ ниже. Описаніе дѣленія, данное Ranvier („Avant d'être divisés les noyaux sont le plus souvent maniés et remaniés en divers sens“ 75 p. 13), и продолжительность дѣленія (3 ч. 25 м.) очень близко соответствуютъ тому, что наблюдалъ и я; но на рисункѣ также изображено предварительное раздѣленіе ядра, въ чемъ я не могъ убѣдиться ни разу, и что мнѣ кажется сомнительнымъ. Можетъ быть, объективы 1875-го года не могли достаточно хорошо разрѣшать тонкія подробности, видимыя только въ иммерсии: сколько разъ, даже на фиксированныхъ и окрашенныхъ препаратахъ, описывали лейкоцитовъ съ долычатымъ ядромъ за многократные, такъ какъ тонкій мостикъ, соединяющій отдѣльные участки, легко ускользаетъ отъ наблюденія.

Случай „прямого дѣленія лейкоцитовъ“, о которыхъ до сихъ поръ шла рѣчь, я считаю возможнымъ отнести въ категорію „механическаго амитаоза“: они представляютъ изъ себя явленіе чисто физическое или, употребляя терминъ Лавдовскаго, насильственное. Это становится совершенно яснымъ, если разобрать условія, при которыхъ наблюдается дѣленіе, и обратить вниманіе на нѣкоторыя подробности процесса, ускользающія при краткой передачѣ дѣла.

1. Дѣленіе наблюдается на лейкоцитахъ, выдѣленныхъ изъ ортанізма и ползающихъ по стеклу, или, въ опытахъ Arnold'a, по бузинѣ и свернувшимся плевкамъ. Никто не констатировалъ подобнаго процесса на лейкоцитахъ, ползающихъ въ тканяхъ нормальнаго организма, хотя, пролѣзая между эпителиальными кѣлками, они могутъ сильно вытягиваться. Flemming часами наблюдалъ лейкоцитовъ въ жаберныхъ листкахъ саламандры и всегда съ отрицательнымъ результатомъ; прямого дѣленія ядра и тѣла онъ такъ и не видѣлъ, принимая на вѣру данныя Ranvier и Arnold'a.

2. Дѣленіе происходитъ обыкновенно черезъ нѣсколько часовъ по приготовленіи препарата. Часть лейкоцитовъ къ этому времени замираетъ совсѣмъ, на другихъ появляются признаки, указывающіе на ослабленіе жизнеспособности, иногда даже частичный распадъ тѣла (зерна, вакуоли, отшнурованіе пузырьковъ). Въ опытахъ Arnold'a, владывавшаго кусочку бузины въ лимфатической мѣшокъ лягушки, дѣленіе наблюдалось въ большомъ количествѣ черезъ нѣсколько дней послѣ начала опыта.

Эти два обстоятельства необходимо принимать въ расчетъ при объясненіи дѣленія лейкоцитовъ; теперь мы должны рассмотреть еще условия амёбиднаго движенія вообще.

Для того, чтобы амёбидное движеніе сопровождалось перемѣщеніемъ въ пространствѣ, требуется присутствіе какого-нибудь тѣла, прилипая къ которому, лейкоцитъ или амёба, получаютъ бы необходимыя точки опоры; въ природныхъ условіяхъ опорой для лейкоцита служатъ кѣтки и волокна организма, для амёбы — мочочки ила и водоросли. Если сдѣленія между подлежащимъ тѣломъ и кѣткой не существуетъ, кѣтка будетъ безомощно выпускать псевдоподіи и перекатываться съ мѣста на мѣсто, такъ какъ впереди у нея нѣтъ точки опоры; если сдѣленіе велико, кѣтка расплывается, насколько можетъ, въ тонкій листокъ, и движеніе ея также будетъ затруднено вслѣдствіе сильнаго прилипанія задняго конца. Къ стекламъ препарата прилипаютъ и лейкоциты и амёбы; степень прилипанія зависитъ какъ отъ свойствъ кѣтки, такъ и отъ свойства стекла, главнымъ образомъ его чистоты; въ этомъ я убѣдился, изучая нѣсколько лѣтъ назадъ движенія амёбъ. Достаточно нанести тончайшій слой масла на предметное и покрывное стекло, чтобы амёба типа *limax* стала двигаться какъ *radiosa*, крутясь на одномъ мѣстѣ, и выпуская во все стороны длинные псевдоподіи; попадая на мѣсто свободное отъ жира, она сразу расплывается. Наоборотъ, не прилипающая къ обыкновенному стеклу и медленно катящаяся амёба *verrucosa* на очень чистомъ стеклѣ расплывается и начинаетъ течь какъ *limax*.

Если взять для приготовления препарата крови стекло, чисто вымытое эфиромъ и спиртомъ, а еще лучше лежавшее раньше въ смѣси *Kali bichromici* и *acidi sulfurici*, и осторожно нанести на него каплю крови, не касаясь поверхностью рапы, то лейкоциты сильно прилипаютъ къ стеклу, расплываются и выпускаютъ прозрачныя, кудрявыя псевдоподіи. Такой препаратъ является наиболѣе пригоднымъ для изученія дѣленія: тщательно вымывая стекла, я получалъ въ каждомъ препаратѣ растянутыхъ лейкоцитовъ, и рекомендую дѣлать это каждому, желающему наблюдать ихъ дѣленіе.

Послѣ всего сказаннаго механизмъ „прямого дѣленія“ становится понятнымъ. Представимъ себѣ лейкоцита въ движеніи, сильно прилипшаго къ стеклу и расплывающагося. Передній конецъ его тѣла можетъ нарастать безпрепятственно, даже, вслѣдствіе сильнаго сдѣленія, движеніе вещества впередъ будетъ облегчено, наоборотъ задній край будетъ

отдѣляться съ трудомъ, и его движеніе замедлится. Такимъ путемъ создается разность скоростей передняго и задняго края, которая постепенно нарастаетъ и заставляетъ лейкоцита вытягиваться, какъ комокъ вязкаго тѣста. Въ дальѣйшемъ, иногда средняя суженная часть тѣла отстаётъ отъ стекла и протягивается, какъ натянутая веревка, между двумя широкими прилипшими концами, но иногда и она сохраняетъ сдѣленіе со стекломъ до конца.

Если лейкоцитъ сохраняетъ свои нормальныя жизненныя свойства, предѣлъ упругости его тѣла съ ядромъ очень великъ: средняя часть вытягивается въ паутину, но не рвется. Въ такихъ случаяхъ можно вызвать разрывъ искусственно, ударяя по стеклу палочкой; если не прибѣгать къ такимъ мѣрамъ, приходится ждать его долгое время. Но выдѣленный изъ организма и поставленный въ не совсѣмъ нормальныя условия лейкоцитъ легко теряетъ свою жизнеспособность; этимъ я объясняю сравнительно быстрое наступленіе дѣленія, наблюдающееся въ нѣкоторыхъ случаяхъ. Въ опытахъ Arnold'a, когда въ лимфатической мѣшокъ помѣщалась бузиновая сердцевина, вызывавшая раздраженіе и воспалительныя явленія, лейкоциты, заполнивше въ бузину, находились также въ ненормальныхъ условіяхъ; вѣроятно, этимъ и объясняется ихъ частое и быстрое распадёніе. То же, мнѣ думается, относится и къ лейкоцитамъ воспаленной ротовицы, дѣленіе которыхъ описалъ Клеменсевичъ (93), но послѣдній случай относится уже къ области патологій и не можетъ подлежать здѣсь подробному разсмотрѣнію.

Мы имѣемъ, такимъ образомъ, въ прямомъ дѣленіи лейкоцитовъ случай амитоза, обусловленный физическими моментами; въ противоположность разсмотрѣннымъ ранѣе случаямъ дѣленіе происходитъ на кѣткахъ, *выдѣленныхъ* изъ организма. Считать его способомъ *размноженія*, все равно нормальнаго или ненормальнаго, т.-е. видѣть въ немъ регенеративный амитозъ нѣтъ никакихъ основаній. Помимо того, что кроветворные органы доставляютъ каждую минуту новыя запасы лейкоцитовъ, лейкоциты могутъ дѣлиться каріокинетически въ крови и продолжать это дѣленіе на предметномъ стеклѣ.

ВТОРАЯ ЧАСТЬ:

МНИМЫЕ И СОМНИТЕЛЬНЫЕ СЛУЧАИ ПРЯМОГО ДѢЛЕНИЯ.

1. Печень млекопитающих.

Литература.

Въ 50-хъ годахъ истекшаго столѣтїа Remak, Kölliker и Веале описали двуядерныя кѣтки въ печени млекопитающихъ, какъ взрослыхъ, такъ и зародышей. Съ тѣхъ поръ указанїа на двуядерность повторялись много разъ, и въ настоящее время это явленіе можетъ считаться общезнаѣстнымъ. Но, несмотря на то, что увидѣть двуядерныя кѣтки въ печени очень легко, — происхожденіе двуядерности остается въ значительной степени загадочнымъ. Фактически данныя, которыя могутъ быть приведены въ пользу того или иного взгляда, крайне скудны и не могутъ считаться достаточными для объясненїа массоваго нахожденїа двуядерныхъ кѣтокъ, составляющихъ иногда 50% всего числа кѣтокъ въ печени. Ниже приводятся главнѣйшія литературныя данныя по этому вопросу съ конца 70-хъ годовъ.

Flemming (82) упоминаетъ о частой двуядерности кѣтокъ въ печени кролика; въ печени свиньи отъ $\frac{1}{4}$ до $\frac{1}{3}$ всѣхъ кѣтокъ двуядерны, кромѣ того встрѣчаются трехъ- и многоядерныя кѣтки. Ссылаясь на свои прежнія наблюденїа по вопросу о происхожденїи двуядерности (79), Flemming считаетъ возможнымъ примѣнить ихъ и въ данномъ случаѣ: двуядерность есть результатъ неполнаго каріокинеза. Впрочемъ это одно предположеніе, такъ какъ прямыхъ данныхъ у него не имѣется; нѣсколькими страницами ниже (82 р. 337) онъ говоритъ, что возможность прямого дѣленїа въ печени не можетъ быть исключена.

Bizzozzero и Vassale (87) часто наблюдали каріокинезъ въ растущей печени различныхъ млекопитающихъ; въ печени взрослыхъ животныхъ очень рѣдко. Находя у послѣднихъ кѣтки съ двумя ядрами, они стали предполагать, не происходитъ ли въ печени, по завершенїи роста, прямого дѣленїа, но поиски промежуточныхъ стадїй (Formen einer 8 oder eines Quersaks) не привели ни къ чему: ядра всегда имѣли форму шара и лежали отдѣльно другъ отъ друга.

Szegny (90) изслѣдовалъ кожистые придатки печени у кролика и крысы; такъ называются островки печеночной ткани, отдѣлившіеся

отъ массы органа подъ вліяніемъ давленїа и лежащая въ связкахъ печени. Эти островки подвергаются обратному развитію: сначала заступаютъ капилляры, затѣмъ атрофируются печеночныя кѣтки, обростающїя соединительной тканью. Въ различныхъ мѣстахъ встрѣчаются группы кѣтокъ, сохраняющихъ долгое время свою форму; среди нихъ многоядерныхъ встрѣчается много больше, чѣмъ въ паренхимѣ нормальной печени, и Szegny считаетъ возможнымъ поставить въ связь многоядерность и обратное развитіе ткани. По его мнѣнію, кѣтки здѣсь *сливаются* между собой, причѣмъ тѣла отдѣльныхъ кѣтокъ предварительно уменьшаются въ объемѣ. При дальнѣйшей атрофїи протоплазма можетъ исчезнуть совсѣмъ, и тогда останутся одни ядра.

Kostanecki (92) указываетъ, что двуядерныя кѣтки въ печени появляются уже къ концу эмбриональной жизни въ довольно значительномъ количествѣ, и затѣмъ число ихъ все увеличивается. У взрослыхъ кроликовъ $\frac{2}{3}$ всѣхъ печеночныхъ кѣтокъ могутъ быть двуядерными. „Es ist wohl als sicher anzunehmen—добавляетъ онъ— dass diese Zellen aus den einkernigen durch mitotische Kernteilung ohne nachfolgende Zellteilung sich entwickelt haben“. Больше подробнаго обоснованїа цитированнаго положенїа въ этой работѣ нѣтъ.

Всѣ позднѣйшіе авторы признаютъ причиной двуядерности прямое дѣленіе.

По Nauwerky (93 и 98) число дву- и многоядерныхъ кѣтокъ въ печени человека увеличивается при дегенеративныхъ процессахъ. Въ основѣ этого явленїа лежитъ, по его мнѣнію, амитозъ; послѣдующаго дѣленїа кѣточного тѣла не наблюдается; въ значительно меньшемъ числѣ встрѣчаются въ печени митозы. Nauwerk видитъ въ амитозѣ выраженїе регенераци въ широкомъ смыслѣ: „den Ausdruck eines im weitesten Sinne regenerativen Geschehens“.

Рисунки съ препаратовъ Nauwerky'a приведены въ диссертациі Frohmann'a. Я очень сожалѣю, что не могу видѣть этой диссертациі, такъ какъ въ ней одной находится рисунокъ прямого дѣленїа въ печени. Orpel (90) говоритъ по ихъ поводу слѣдующее: „Es sind dies verschieden gestaltete polymorphe Kerne bis zur vollständigen Zerschönerung. In einer der abgebildeten Fälle denkt Frohmann sogar daran, dass auf die amitotische Kernteilung eine Zellteilung folge. Gerade in dieser Figur ist aber die unvollständige Trennung, also der Zusammenhang der Teilstücke des Kernes sehr deutlich“ (р. 942).

Reinke (98) утверждаетъ, что двуядерныя кѣтки въ печени человека образуются въ результатъ прямого дѣленїа ядра по схемѣ Remak'a. Дѣлится ядрышко, ядро вытягивается въ формѣ бисеквита или гантели и дѣлится также; образующїяся дочерныя ядра сначала лежатъ вмѣстѣ, потомъ расходятся. Ни центросомы, ни сферы обнаружить нельзя; дѣленїа кѣточного тѣла не происходитъ. Одно изъ ядер можетъ въслѣдствїи погибнуть „auf dem Wege des Chromatinschwundes“; чтобы распознать это явленіе, нужны толстые срѣзы. Въ рѣдкихъ слу-

чаяхъ могутъ образоваться гигантскія кѣтки, заключающія въ себѣ до 7 ядеръ. Касааясь вѣроятнаго значенія amitosis, Reinke высказываетъ, что въ немъ надлежитъ видѣть попытку къ регенераци: „einen Versuch zum Regeneration, gleichsam als ein Abklingen derselben“.

Прежнія изслѣдованія того же автора показали, что можно вызвать прямое дѣленіе въ брышнѣ крысы искусственнымъ путемъ: охлаждая или нагрѣвая ткань; на кусочкахъ печени, охлажденныхъ передъ фиксированіемъ, число прямыхъ дѣлений увеличивается.

Сообщеніе Reinke коротко и не иллюстрировано рисунками; оно вызвало замѣтку Nauwerka (98), который указываетъ, что приоритетъ въ этомъ вопросѣ принадлежитъ ему.

Араповъ (98) подробно изслѣдовалъ вліяніе различныхъ видовъ голоданія на число двуядерныхъ кѣтокъ печени. Опыты были произведены надъ бѣлыми мышами въ широкомъ масштабѣ: изслѣдованы кусочки печени отъ 23 особей, сосчитано 60986 кѣтокъ. Въ нормальныхъ условияхъ двуядерныя кѣтки составляютъ 21,5% всего числа; при полномъ голоданіи число ихъ увеличивается (24,2—28,2%); „явственнѣе увеличивается число тѣхъ же кѣтокъ при неполномъ голоданіи на сахарѣ (26,5) и салѣ (27,9); всего болѣе рѣзкое повышеніе въ числѣ двуядерныхъ кѣтокъ замѣчается при голоданіи на пентонѣ (34,4) и бѣлкѣ (40,1%)“.

Отсюда можно вывести заключеніе, что „матеріальная основа воспроизводительной функціи печеночныхъ кѣточныхъ ядеръ различна отъ матеріальной основы функціи питанія ихъ въ тѣсномъ смыслѣ слова“ (р. 69).

Возникновеніе двуядерности Араповъ приписываетъ также прямому дѣленію ядра безъ участія въ дѣленіи кѣточного тѣла. Къ этому выводу онъ пришелъ, не находя каріокинеза: „при отсутствіи явленій каріокинеза природа двуядерныхъ кѣтокъ можетъ найти себѣ объясненіе лишь въ процессѣ болѣе простомъ, т.-е. либо прямомъ дѣленіи, либо въ фрагментаци“ (р. 47). Поставивъ такимъ образомъ вопросъ, остается рѣшить, какой типъ дѣленія играетъ роль въ данномъ случаѣ.

„Я удовольствуюсь — пишетъ онъ — краткимъ перечнемъ тѣхъ несомнѣнныхъ находокъ, которыя мнѣ пришлось сдѣлать попутно... На упомянутыхъ выше гигантскихъ ядрахъ мнѣ бросилась въ глаза наклонность ихъ къ вытягиванію, геср. къ образованію эллипсоидальныхъ формъ... Хроматиновые элементы въ ядрѣ группируются при этомъ по большей части въ средней его части; какъ кажется, количество хроматина при этомъ нѣсколько возрастаетъ. При изслѣдованіи ядра въ профиль оказывается, что по длиннымъ сторонамъ его начинають намѣчаться выемки, либо съ одной стороны, либо съ обѣихъ. Вслѣдъ за тѣмъ хроматинъ перераспредѣляется такъ, что одна часть его сосредоточивается въ одной сторонѣ бисеквировидной фигуры, а другая — въ другой. Наконецъ ядро перешнуровывается... ядерная оболочка смыкается около обѣихъ дочернихъ ядеръ“ (р. 48). Переходныя формы встрѣчаются нечасто: „приходится довольно долго передвигать срѣзы подъ микроскопомъ, прежде чѣмъ удастся найти вполне убѣ-

дительныя картины“ (р. 49). Рѣзкость ихъ заставляетъ думать о томъ, что процессъ происходитъ быстро; можетъ быть умерщвленіе животного и фиксация заставляютъ ядра быстрее заканчивать процессъ.

Работы Кучука (02,04) касаются вліянія перевязки общаго желчнаго протока, фосфорнаго отравленія и зараженія бактеріями желтой лихорадки на число двуядерныхъ кѣтокъ у морской свинки. Число двуядерныхъ кѣтокъ (въ нормѣ 9,88%) падаетъ послѣ перевязки желчнаго протока (до 5,86) и послѣ зараженія желтой лихорадкой (до 6,68); при этомъ замѣчается небольшое число митозовъ. Послѣ отравленія фосфоромъ двуядерность повышается (до 12,58%). Эти результаты подтверждаютъ „ученіе о біологической автономіи главныхъ составныхъ частей кѣтки: кѣточного тѣла и кѣточного ядра“.

Новыхъ данныхъ о происхожденіи двуядерности Кучуку не даетъ; также какъ и Араповъ онъ приписываетъ ее прямому дѣленію. Уменьшеніе двуядерности объясняется дѣленіемъ кѣточныхъ тѣлъ въ двуядерныхъ кѣткахъ.

Мы находимъ, такимъ образомъ, въ литературѣ три объясненія двуядерности печеночныхъ кѣтокъ млекопитающихъ: 1) неполный каріокинезъ, 2) слияніе кѣтокъ, 3) прямое дѣленіе.

Собственныя наблюденія.

Печень бѣлой мыши. (Фиксация жидкостью Негмап'а и сушеной съ укусной).

Я взялъ для изслѣдованія бѣлыхъ мышей, животныхъ, у которыхъ двуядерность встрѣчается въ достаточномъ количествѣ: по точнымъ даннымъ Арапова отъ 20,7 до 23,8% всѣхъ кѣтокъ двуядерны. Изслѣдованію подвергались взрослые особи, зародыши на послѣдней стадіи развитія и молодцы, полувзрослыя животныя. Я изложу сначала картины, наблюдавшіяся въ печени взрослыхъ, а затѣмъ перейду къ молодымъ, въ томъ порядкѣ, въ какомъ производилъ изслѣдованія.

Печень взрослыхъ. Строеніе тѣла печеночныхъ кѣтокъ достаточно хорошо извѣстно и не требуетъ описанія. Въ покоящемся ядрѣ (см. напр., рис. 27а) прежде всего бросаются въ глаза довольно крупныя ядрышки, относящіяся къ типу nucléoles plasmatiques; число ихъ различно, смотря по величинѣ ядра, отъ 3 до 6—8. На поверхности ядрышекъ находятся корочки хроматина, утолщенные въ нѣкоторыхъ мѣстахъ; между ядрышками и оболочкой протянуты нити ядернаго остова, очень нѣжныя, усѣяныя некрупными глыбками хроматина. Въ цѣломъ ядро имѣетъ вершинистый видъ.

Кѣтки, содержащія два ядра, по величинѣ болѣе одноядерныхъ, иногда вдвое; но это нельзя считать правиломъ, такъ какъ попадаются двуядерныя кѣтки, равныя одноядернымъ. Оба ядра имѣютъ совершенно одинаковую величину, правильную круглую форму и лежатъ въ нѣкоторомъ отдаленіи другъ отъ друга; рѣже они касаются другъ друга,

сохраняя при этомъ форму шара. Тонкое строение обоихъ ядеръ совершенно нормально. (Образецъ двуядерной кѣтки данъ на рис. 27с).

Систематическій пересмотръ нѣсколькихъ сотенъ срѣзовъ, съ цѣлю выяснитъ происхождение двуядерности, далъ слѣдующіе результаты. Каріокinesis въ развитыхъ печеночныхъ кѣткахъ я не видѣлъ ни разу. Въ очень небольшомъ числѣ каріокинетическія фигуры встрѣчаются въ островкахъ лейкобластовъ, въ эндотелии капилляровъ и въ эпителии желчныхъ путей; во всѣхъ этихъ элементахъ дѣленіе доходитъ до конца. То же самое находили всѣ авторы, работавшіе надъ нормальной печенью.

Авторы, считающіе двуядерность результатомъ прямого дѣленія, приводятъ въ подтвержденіе своихъ взглядовъ: 1) большія и вытянутыя въ видѣ эллипсоида ядра, 2) картины перешнурованія большихъ ядеръ въ видѣ цифры 8 или бисквита.

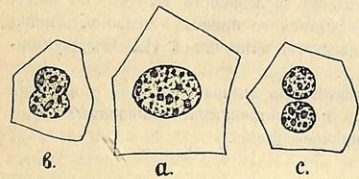


Рис. 27. Кѣтки изъ печени бѣлой мыши. Сул. укс.: гематоксилин—Biondi. Zeiss Ap. 2 mm.

Послѣднія картины составляютъ находку не особенно частую: Vizzozero и Vassale тщетно искали ихъ, Араповъ наблюдалъ ихъ въ небольшомъ числѣ; онъ предполагаетъ даже, что дѣленіе совершается быстро, такъ что промежуточная форма рѣдко фиксируется. *Большія ядра (meganeuclei Ziegler'a)* въ

моихъ препаратахъ не составляютъ рѣдкости; они помѣщаются въ кѣткахъ большого размѣра и имѣютъ круглую или эллипсоидальную форму (рис. 27а). Наличие ихъ является необходимой для установленія прямого дѣленія, но, взятыя сами по себѣ, большія ядра ничего не доказываютъ.

Что касается картинъ *перешнурованія* большихъ ядеръ, то мнѣ удавалось видѣть ихъ *очень рѣдко*: на десятки срѣзовъ, на тысячи двуядерныхъ кѣтокъ, едва-едва встрѣтится одно ядро съ перехватами, подобное изображенному на рис. 27б. Въ данномъ случаѣ ядро охватываетъ круговая борозда приблизительно одинаковой глубины со всѣхъ сторонъ, но иногда съ одной стороны выемка глубже, и половинки ядра слегка наклонены другъ къ другу. Во всѣхъ видѣнныхъ мною случаяхъ перехваты были не глубоки, обыкновенно лишь слегка намѣчены; ядры, разрывавшихъ глубоко, обѣ половинки которыхъ были бы соединены тонкимъ перешейкомъ, мнѣ не пришлось видѣть ни разу. Между ядромъ, изображеннымъ на рис. 27б, и двумя ядрами, касающимися другъ друга, переходовъ не было; по крайней мѣрѣ масляная система разрушала всѣ иллюзии на этотъ счетъ.

Я вполне понимаю, что, не имѣя никакихъ другихъ фактическихъ данныхъ для объясненія двуядерности, авторы старались использовать эти скудныя находки и толковали ихъ какъ прямое дѣленіе ядра. На самомъ дѣлѣ онѣ только даютъ право предполагать возможность ам-

птоза, не болѣе. Между этимъ скромнымъ предположеніемъ и признаніемъ всей двуядерности результатомъ амитоза лежитъ дѣлая пропасть, перешагнуть которую возможно лишь при помощи гипотезъ. Одной изъ такихъ гипотезъ является предположеніе, что прямое дѣленіе протекаетъ быстро, что вскрытіе и фиксація ускоряетъ дѣленіе, — въ прежнихъ моихъ работахъ и я пользовался этой гипотезой. Возможна и другая гипотеза, что прямое дѣленіе происходитъ периодически, въ известное время жизни, или при известномъ функциональномъ состояніи, а затѣмъ затихаетъ; если признавать равнозначность митоза и амитоза, такое предположеніе не заключаетъ въ себѣ ничего невѣроятнаго. Но какъ бы ни были правдоподобны эти гипотезы, установить фактъ амитоза онѣ не могутъ; *существованіе амитоза въ печени нормальныхъ взрослыхъ животныхъ является недоказаннымъ.*

Принимая во вниманіе работу Szegny, можно было поставить вопросъ, который ставить и упоминаютъ авторы: не зависитъ ли двуядерность и въ нормальной печени отъ слиянія кѣтокъ? Убѣдиться въ существованіи этого процесса я не могъ, хотя при своихъ изслѣдованіяхъ и принималъ его во вниманіе. Szegny не описываетъ тонкой стороны этого процесса; онъ заключаетъ о немъ, находя съ одной стороны группы одноядерныхъ кѣтокъ, окруженныхъ соединительной тканью, съ другой стороны одиночныя многоядерныя кѣтки, ядра въ которыхъ лежатъ кучей. Въ нормальной печени такихъ условий не имѣется, и вообще у бѣлой мыши многоядерности я не встрѣчалъ. Единственно, что можетъ говорить въ пользу слиянія, это боковыя выемки и нарѣзки на тѣлѣ двуядерныхъ кѣтокъ, продолженіе которыхъ падаетъ между ядрами, но эти особенности можно толковать также какъ дѣленіе кѣточного тѣла, и, наконецъ, объяснить давленіемъ капилляровъ, идущихъ не по ребрамъ, а по сторонамъ кѣточного тѣла, что у двуядерныхъ кѣтокъ встрѣчается часто. Слѣдуетъ замѣтить, что боковыя выемки являются чаще односторонними, и во-вторыхъ, неглубокими: до середины кѣтки онѣ никогда не доходятъ.

Такимъ образомъ, продолжительныя наблюденія надъ печенью взрослыхъ мышей не приводили ни къ какому опредѣленному результату. Дальнѣйшее изслѣдованіе въ томъ же направленіи, насколько можно было судить по совокупности литературныхъ данныхъ, не сулило чегото новаго, и я обратился къ *зародышевой печени*. Kostanecki указываетъ, что къ концу утробной жизни въ печени появляется значительное число двуядерныхъ кѣтокъ; но у имѣвшихся въ моемъ распоряженіи зародышей бѣлой мыши, совершенно сформированныхъ, я не могъ констатировать несомнѣнной двуядерности. Въ этомъ періодѣ печень служить однимъ изъ главныхъ центровъ кровотоверенія, поэтому лейкобласты и эритробласты набиваютъ всѣ капилляры, раздвигая узкія перекладныя печеночныхъ кѣтокъ, и затрудняя ихъ изученіе. Весьма вѣроятно, что двуядерныя кѣтки имѣются и въ этомъ періодѣ, но число ихъ у мышей, во всякомъ случаѣ, должно быть невелико; слѣдовъ ихъ возник-

новения, въ видѣ прямого дѣленія или неполнаго каріокинеза, я подмѣтити не могъ. Предполагая поэтому, что массовая двуядерность возникаетъ послѣ рожденія, я рѣшилъ подвергнуть изслѣдованію молодыхъ мышатъ.

По счастливой случайности печень первой же изслѣдованной мною полувзрослой мыши доставила данныя для полнаго разрѣшенія интересующаго насъ вопроса. *Двуядерность печеночныхъ клѣтокъ оказывается резултатомъ абортивнаго каріокинеза*, какъ это предполагали Flemming и Kostanecki.

Печень молодой мыши по своему строенію ничѣмъ не отличается отъ печени взрослыхъ животныхъ; слѣды прежней кроветворной дѣятельности, въ видѣ гнѣздъ лейкобластовъ и мегакаріоцитовъ, не составляютъ у мышей исключительной принадлежности молодого возраста, какъ у большинства другихъ млекопитающихъ, но сохраняются въ печени до старости. Двуядерныя клѣтки въ изслѣдованной мною печени встрѣчались въ значительномъ количествѣ, гигантскія ядра и ядра съ перехватами хотя и рѣдко, но въ большемъ количествѣ, чѣмъ у взрослыхъ,—фактъ, заслуживающій вниманія. Но главное, что отличало эту печень отъ печени взрослыхъ, было *присутствіе каріокинеза* въ печеночныхъ клѣткахъ: въ каждомъ почти срѣзѣ черезъ узкій край печени (5^{mm} длины около 1,5^{mm} въ наиболѣе широкомъ мѣстѣ) я находилъ 2—3 фигуры.

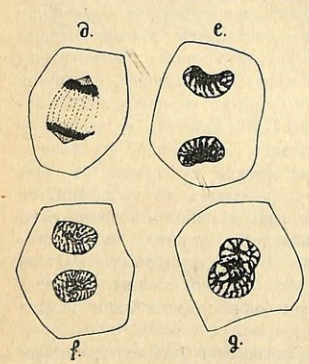


Рис. 28. Клѣтки изъ печени молодой бѣдой мыши. Абортивный каріокинезъ. Сул. укс.; гематоксилинъ — Biondi. Zeiss Ap. 2 mm.

туры клѣточного тѣла совершенно не измѣнялись или слегка сдавливались по экватору (рис. 28 е и f). Перешнурованія клѣточного тѣла, такимъ образомъ, не происходило, и въ результатъ каріокинеза получалась двуядерная клѣтка, ядра которой сохраняли нѣкоторое время слѣды реконструкціи.

Въ какихъ размѣрахъ происходилъ этотъ процессъ, можно судить по тому, что въ первыхъ же восьми срѣзахъ я нашелъ 8 дочернихъ клубковъ на различныхъ стадіяхъ реконструкціи и не встрѣтилъ ни одной

фигуры съ раздѣленіемъ клѣточного тѣла; приблизительно въ такомъ же количествѣ встрѣчались они и на другихъ срѣзахъ.

Въ большинствѣ случаевъ на клѣточномъ тѣлѣ не появлялось никакихъ слѣдовъ раздѣленія (f), но иногда оно, повидимому, дѣлало слабыя попытки дѣлиться, и по экватору образовывались легкія вдавленія (e). Одинъ только разъ мнѣ удалось наблюдать болѣе глубокіе перехваты, на половину дѣлившіе клѣтку; этому неполному раздѣленію, вѣроятно, и обязаны своимъ происхожденіемъ часть пережившихъ на покойщихся двуядерныхъ клѣткахъ, о которыхъ я упоминалъ выше.

Такимъ путемъ происходятъ типичныя двуядерныя клѣтки, съ ядрами равными по величинѣ и лежащими на большомъ разстояніи другъ отъ друга. Но въ нѣкоторыхъ случаяхъ дѣленіе обрывается прежде, чѣмъ дочернія звѣзды успеваютъ достигнуть обычно занимаемыхъ ими мѣстъ, и тогда дочернія ядра оказываются лежащими въ непосредственномъ содѣйствіи.

Каріокинезъ можетъ останавливаться и на болѣе раннихъ стадіяхъ; случаи этого рода, встрѣчающіеся не такъ часто, представляютъ громадный интересъ. Если ядро начинаетъ реконструкцію въ моментъ, когда дочернія звѣзды только что стали отходить другъ отъ друга и двигаться къ полюсамъ, дочерніе клубки одѣваются общей оболочкой и образуютъ одну массу, имѣющую форму цифры 8. Такую реконструкцію я наблюдаю нѣсколько разъ (рис. 28g). Реконструкція на еще болѣе ранней стадіи, метакинеза или экваторальной пластинки, даетъ въ результатъ овальное или круглое ядро, объемомъ въ два раза болѣе нормального. Словомъ, *въ тѣхъ формахъ, которыя авторы приводили какъ стадіи прямого дѣленія печеночныхъ ядеръ, на самомъ дѣлѣ возникаютъ въ результатѣ абортивнаго каріокинеза*.

Теперь становится вполне понятнымъ, что ядра съ перехватами встрѣчаются чаще въ молодой печени, гдѣ происходитъ каріокинезъ, и что число ихъ значительно меньше въ печени взрослыхъ: неглубокія выемки могутъ съ теченіемъ времени сгладиться, вслѣдствіе повышенія внутриядернаго давленія. Вообще, давленіе въ ядрахъ печеночныхъ клѣтокъ, повидимому, высоко, и образованія складокъ ядерной оболочки въ нормѣ не происходятъ.

Тонкая морфологическая сторона описаннаго неполнаго дѣленія заключается въ исчезновеніи ахроматиновой фигуры во время анафазы. На первыхъ стадіяхъ ахроматиновая фигура является совершенно нормальной: въ стадіи материнской звѣзды существуетъ правильно сформированное веретено (Centralspindel); плащевыя волокна (Mantelfasern) разводятъ дочернія хромосомы къ полюсамъ, и работа этихъ частей ахроматиновой фигуры можетъ доходить до конца. Но та часть фигуры, которая идетъ отъ полюсовъ къ периферіи, (астеры, Polstrahlen) и служить видимымъ выраженіемъ силъ, дѣлящихъ клѣточное тѣло, преждевременно исчезаетъ. Рѣже атрофируется веретено, не успѣвши вырасти и отодвинуть дочернія хромосомы на обычное разстояніе. Что касается

метаморфоза хроматина, то онъ идетъ совершенно правильно отъ начала до конца; измѣняется только мѣсто, на которомъ дочернія хромосомы начинаютъ свою реконструкцію.

Разсуждая о причинахъ абортивнаго каріокинеза въ печени, можно а priori сдѣлать два предположенія. 1) Каріокинезъ не заканчивается вслѣдствіе механическихъ причинъ. Развитая печеночная клетка выполнена включениями: каплями жира, гликогена, которыя могутъ стѣснять дѣятельность ахроматиновой фигуры; можетъ быть, плотная оболочка клетки составляетъ препятствіе дѣленію (какъ это думалъ Reinke), и лучистыя фигуры исчезаютъ, не будучи въ силахъ преодолѣть ея сопротивленія. 2) Остановка дѣленія происходитъ въ силу дѣйствія на ахроматиновую фигуру какихъ-либо химическихъ агентовъ, которые ее ослабляютъ, а иногда даже растворяютъ. Здѣсь можно думать прежде всего о желчи, составныхъ части которой находятся въ печеночныхъ клеткахъ.

Второе предположеніе кажется мнѣ болѣе вѣроятнымъ. Я не думаю, чтобы механическія препятствія были слишкомъ велики въ печеночныхъ клеткахъ: мы видимъ, что присутствіе въ нѣкоторыхъ яйцевыхъ клеткахъ желтка и наличность оболочки не мѣшаютъ ихъ полному дѣленію; точно также могутъ дѣлиться и нѣкоторыя клетки, нагруженные секретомъ, напр., бокаловидный эпителий. Въ пользу химическаго воздѣйствія говоритъ возможность вызвать весь комплексъ явленій абортивнаго каріокинеза въ индифферентныхъ клеткахъ, дѣйствуя на нихъ нѣкоторыми веществами, въ чемъ читатель убѣдится, прочтя послѣднюю главу. Съ цѣлью выяснитъ вліяніе желчи на каріокинезъ, я произвелъ нѣсколько опытовъ надъ индифферентными клетками корешковъ *Vicia fabae*, дѣйствуя на нихъ растворами официальной *fellis tauri inspissati*.

Эти опыты не были закончены, но они показали, что 1%-й растворъ при кратковременномъ дѣйствіи не вліяетъ на процессъ дѣленія; 2%-й уже является сильнымъ ядомъ и совершенно прекращаетъ каріокинезъ, такъ же, какъ и 1%-й при продолжительномъ (до сутокъ) дѣйствіи. Получить абортивныя фигуры мнѣ не удалось, но можетъ быть при надлежащей концентраціи и продолжительности дѣйствія онъ и явились бы; опыты этого рода требуютъ очень много времени и труда, прежде чѣмъ удастся установить требуемую концентрацію и продолжительность дѣйствія агента.

Во всякомъ случаѣ, я не могу приписывать этимъ опытамъ большого значенія, и останавливаюсь на возможности обрывающаго каріокинеза въ печени химическими агентами, только за отсутствіемъ другихъ, болѣе вѣроятныхъ данныхъ.

Въ печени другой молодой мыши приблизительно того же роста я не нашелъ ни одной каріокинетической фигуры. Очевидно и въ молодой печени каріокинезъ совершается періодами (schubweise), какъ это неоднократно указывалъ для многихъ органовъ Flemming. Принимая во вниманіе это обстоятельство, становится понятнымъ, почему вопросъ о двуядерности въ печени такъ трудно поддавался разрѣшенію: не только

нужно взять молодое животное, надо еще фиксировать его во время, а это, въ виду полнаго незнанія распредѣленія каріокинеза во времени, сводитъ дѣло къ счастливой случайности.

Разъ установлено, что въ результатѣ абортивнаго каріокинеза возникаютъ не только двуядерныя клетки, но и meganuclei, и ядра съ перехватами, словомъ, полная симуляція амитоза, можетъ возникнуть вопросъ: какъ же отличать настоящее прямое дѣленіе отъ его поддѣлки?

Въ этомъ отношеніи сравненіе обоихъ процессовъ можетъ дать нѣкоторыя полезныя указанія.

1. Во всѣхъ случаяхъ настоящаго прямого дѣленія, какъ разсмотрѣнныхъ мною раньше, такъ и извѣстныхъ изъ литературы, удается легко найти всѣ стадіи дѣленія. Прямое дѣленіе возникаетъ обыкновенно въ результатѣ полиморфіи, причѣмъ лишь незначительная часть полиморфныхъ ядеръ доходитъ до полнаго раздѣленія. Такимъ образомъ, промежуточные стадіи здѣсь всегда бываетъ больше, чѣмъ двуядерныхъ клетокъ. Въ случаѣ абортивнаго каріокинеза мы нашли громадное число двуядерныхъ клетокъ и лишь незначительное число ядеръ съ перехватами.

2. Второе различіе относится къ величинѣ дочернихъ ядеръ. При настоящемъ прямомъ дѣленіи величина дочернихъ ядеръ обыкновенно различна: на ряду съ одинаковыми по величинѣ ядрами попадаются въ еще большемъ числѣ неравныя, нерѣдко даже „почки“, или побочныя ядра. При абортивномъ, какъ и при нормальномъ каріокинезѣ, дочернія ядра получаютъ всегда одинаковую величину.

3. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ можетъ быть принято во вниманіе и положеніе дочернихъ ядеръ въ клеткѣ. Они располагаются въ извѣстномъ направленіи при каріокинезѣ различныхъ органовъ, напр., въ печени—по линіи перекадьянъ; при амитозѣ положеніе ядеръ крайне разнообразно, такъ какъ линія дѣленія можетъ располагаться различнымъ образомъ.

Приведенныя различія вытекаютъ изъ самой сущности процессовъ и потому могутъ быть приняты во вниманіе при обсужденіи вопроса. Конечно, одного какого-нибудь признака недостаточно, такъ же какъ нельзя ограничиться при постановкѣ діагноза однимъ срѣзкомъ, но вся совокупность данныхъ, при условіи продолжительнаго наблюденія, поможетъ отличить настоящій амитозъ отъ его симуляціи.

2. Среднекишечная железа (hepatorancreas) ракообразныхъ.

Среднекишечная железа или, какъ ее часто называютъ, печень ракообразныхъ представляетъ изъ себя выросты боковыхъ сторонъ средней кишки въ видѣ сѣбныхъ трубочекъ. Она служитъ у ракообразныхъ

главной пищеварительной железой. Эта функция ее может считаться в настоящее время твердо установленной; некоторые предполагают кроме того, что она служит и для всасывания. Присутствие в ней составных частей желчи не доказано, поэтому и название печени является для этого органа не вполне подходящим.

Л и т е р а т у р а.

Подробное описание среднечишечной железы мы находим в работѣ Weber'a (80); тамъ указана и предшествующая литература. Въ железистыхъ трубчкахъ изоподъ (Oniscidae) Weber различаетъ два рода клѣтокъ: большія, выполненныя каплями жира, печеночныя клѣтки (Leberzellen) и меньшія по величинѣ „ферментныя“, содержащія въ себѣ зерна секрета. Ядра въ клѣткахъ большія, свѣтлыя, съ ядрышкомъ; въ очень многихъ клѣткахъ находится по два ядра, что, по мнѣнію Weber'a, служить признакомъ ихъ живого размноженія. Дѣленія клѣточного тѣла Weber не наблюдалъ ни разу. У декаподъ встрѣчаются клѣтки троякаго рода: 1) печеночныя, 2) клѣтки, выполненныя секретомъ, 3) молодыя, служащія для замѣщенія секреторныхъ.

Въ первой работѣ о среднечишечной железн ракообразныхъ Frenzel (84) занимается строеніемъ и функцией клѣтокъ, не касаясь вопроса объ ихъ размноженіи. Онъ находитъ въ железахъ декаподъ два вида клѣтокъ: описанныхъ ранѣе Weber'омъ и другими авторами: клѣтки жировыя (Leberzellen Weber'a) и ферментныя; тѣ и другія выделяющія пищеварительные секреты. У изоподъ Frenzel признаетъ только одинъ видъ клѣтокъ: молодыя формы ихъ нѣсколько отличаются отъ развитыхъ и были приняты Weber'омъ за особый видъ. Всѣ вообще клѣтки среднечишечной железы имѣютъ на поверхности кромку изъ тонкихъ палочекъ, протоплазма ихъ является продольноволокнистой; какъ жировыя капли, такъ и зерна секрета въ клѣткахъ могутъ имѣть бурюю или желтую окраску.

Прямое дѣленіе въ среднечишечной железн было установлено Frenzel'емъ въ другихъ работахъ (91 и 92), послѣ того, какъ онъ изслѣдовалъ этотъ процессъ въ эпителии средней кишки ракообразныхъ (85) и вѣскомихъ (86). Объектами наблюденій служили *Carcinus maenas* и *Idotea tricuspidata*; фиксируя органъ въ сулемѣ съ азотной кислотой, Frenzel пользовался исключительно методомъ расщипыванія въ гвоздичномъ маслѣ.

У *Carcinus maenas*, какъ и вообще у декаподъ, ферментныя клѣтки погибаютъ при секретіи и выталкиваются вмѣстѣ съ секретомъ; замѣщеніе ихъ можетъ идти („nicht völlig aus geschlossen“ p.9) и насчетъ молодыхъ недифференцированныхъ клѣтокъ слѣжного конца трубочки, но чаще для этого служитъ дѣленіе клѣтокъ по близости. Это дѣленіе есть особый видъ амитоза — „nucleoläre Kernhalbirung“, происходящее слѣдующимъ образомъ. Ядро вытягивается въ извѣстномъ направленіи, пока

длина его не сдѣлается вдвое болѣе ширины; тогда „совершенно перпендикулярно къ математической серединѣ“ оси, образуется по периферіи ядра круговая борозда, которая и дѣлитъ его на двѣ части, каждая изъ нихъ представляетъ равновеликій шаръ. На препаратахъ удается найти много клѣтокъ съ двумя ядрами, прижатыми другъ къ другу такъ близко, что нельзя рѣшить, произошло ли раздѣленіе; иногда ядра отходятъ другъ отъ друга, и между ними вытягивается тогда темная волокнистая полоска, имѣющая форму прямоугольника. Передъ дѣленіемъ ядра въ немъ появляются два ядрышка вмѣсто одного, но такъ какъ картины дѣленія ядрышка Frenzel не видалъ ни разу, онъ думаетъ, что второе возникаетъ совершенно самостоятельно; каждое изъ дочернихъ ядеръ получаетъ свое ядрышко. Что касается хроматиноваго остова, то при дѣленіи въ немъ не происходитъ никакихъ измѣненій. Самого процесса дѣленія клѣточного тѣла Frenzel не наблюдалъ, да и методика, употреблявшаяся имъ, была не пригодна для этого, но онъ не сомнѣвается, что дѣленіе происходитъ; достаточнымъ доказательствомъ, по его мнѣнію, является существованіе клѣтокъ большой величины, вполне рѣзкихъ и содержащихъ только одно ядро. „Ist wohl nicht einzusehen, warum ein indirekter Beweis, wenn er nur ein Beweis ist, nicht ebenso befriedigen sollte, wie ein direkter“ (92, p. 16) заключаетъ онъ свои разсужденія.

У *Idotea tricuspidata* дѣленіе клѣтокъ происходитъ такимъ же точно образомъ, путемъ nucleoläre Kernhalbirung; о дѣленіи клѣточного тѣла Frenzel заключаетъ на основаніи нахождения большихъ одноядерныхъ клѣтокъ. Но здѣсь онъ еще шире пользуется косвеннымъ доказательствомъ: часто встрѣчающееся дѣленіе клѣтокъ служитъ, въ его глазахъ, доказательствомъ тому, что клѣтки *гибнутъ* при секретіи (прямо наблюдать эту гибель не удалось). Такимъ образомъ, обстоятельство, выудившее Frenzel'я въ началѣ изслѣдованія признать регенеративный характеръ дѣленія, во второй части само становится постулатомъ, и разсужденіе незамѣтно замыкается въ порочный кругъ.

Еще первое, предварительное, сообщеніе Frenzel'я вызвало возраженіе со стороны Ziegler'a и vom Rath'a (91). Изслѣдуя железистыя трубочки рѣчного рака, они нашли, что замѣщеніе погибшихъ при секретіи клѣтокъ идетъ отъ слѣжного конца трубочки, гдѣ помѣщаются молодые элементы. Среди послѣднихъ у молодыхъ особей всегда находятся митозы; у взрослыхъ имъ удалось найти митозы только въ двухъ случаяхъ изъ 14 изслѣдованныхъ, почему авторы предполагаютъ періодичность ихъ появленія. Прямое дѣленіе ядра можетъ происходить въ тѣхъ клѣткахъ, которая готовится къ выработкѣ секрета, но регенеративнаго значенія ему приписывать нельзя.

Въ 93 году Frenzel опубликовалъ новое изслѣдованіе, о среднечишечной железн рѣчного рака, которое должно было служить отвѣтомъ Ziegler'у и vom Rath'у. Такъ какъ упомянутые авторы не отрицаютъ прямого дѣленія, а Frenzel самъ могъ убѣдиться въ существо-

ванія митоза, то принципіального различія между ихъ данными существовать не можетъ, и вопросъ сводится къ тому, какое значеніе имѣютъ оба процесса. Frenzel рѣшаетъ его слѣдующимъ образомъ: въ зачатковомъ слѣ слѣпного конца трубочки происходитъ какъ митозъ, такъ и амитозъ, на остальномъ протяженіи железъ только амитозъ, поэтому митозъ служитъ для роста трубочекъ въ длину и толщину, амитозъ же для замѣщенія кѣтокъ, выбывающихъ вслѣдствіе секретіи.

Фактическая сторона работы состоитъ въ описаніи дѣленія ферментныхъ и жировыхъ кѣтокъ, въ связи съ исторіей ихъ развитія. Въ молодыхъ, „изодіаметрическихъ“, ферментныхъ кѣткахъ встрѣчаются различныя стадіи извѣстнаго уже процесса „nucleoläre Kernhalbiring“, такимъ же путемъ дѣлятся и выступающія кѣтки; между тѣмъ въ большихъ, наполненныхъ секретомъ, кѣткахъ содержится только одно ядро. Такъ какъ предполагать гибель одного изъ ядеръ для цѣлой секретіи нѣтъ никакихъ основаній, то остается признать („als einziger logischer Schluss“), что кѣтка дѣлится. Дѣленіе тѣла, вѣроятно, происходитъ быстро, такъ какъ уловить его не удается; оно совершается, вѣроятно, по діагонали, въ результатѣ чего появляются двѣ треугольныя кѣтки: одна основаніемъ къ просвѣту, другая къ membrana propria. Последняя изъ кѣтокъ остается въ качествѣ материнской, другая вырабатываетъ секретъ и погибаетъ.

Жировыя кѣтки развиваются изъ особыхъ материнскихъ кѣтокъ, до тѣхъ поръ нѣкъмъ не подмѣченныхъ. Это мелкія кѣтки, съ узкимъ ободкомъ протоплазмы, лежащая между пожками развитыхъ элементовъ. Онѣ размножаются путемъ „nucleoläre Kernhalbiring“, причемъ одна половина кѣтки остается на мѣстѣ, какъ новая материнская кѣтка, другая продвигается выше и превращается въ жировую.

Излагая всѣ свои предположенія, Frenzel сознаетъ ихъ недоказанность: „Wir werden hier ebenfalls bloss wieder zwischen Möglichkeiten und Wahrscheinlichkeiten abzuwägen haben“ (р. 420). Эта фраза содержитъ въ себѣ безпристрастную оцѣнку всѣхъ трудовъ Frenzel'я по прямому дѣленію.

Vom Rath (95), возвращаясь къ вопросу о железѣ рѣчного рака, указываетъ, что ему удалось найти митозы у очень многихъ раковъ различнаго возраста и во всякое время года. Относительно „nucleoläre Kernhalbiring“ онъ замѣчаетъ, что математически точнаго раздѣленія ядра на двѣ части въ этомъ процессѣ не происходитъ. Въ общемъ, число амитозовъ невелико.

Въ той же работѣ vom Rath описываетъ прямое дѣленіе въ среднекишечной железѣ мокрицы (Porcellio scaber); оно происходитъ путемъ образованія ядерной пластинки. Такъ какъ описаніе коротко, я приведу его въ подлинникѣ. „Der runde, ovale oder auch eingebuchtete Kern lässt plötzlich einen von der Kernperipherie beginnenden und nach der anderen Kernseite hinziehenden blassen Streifen erkennen, an dessen Stelle bald zwei gekörnelt einander genau parallelen Membranen gesehen werden, die

mehr und mehr an Deutlichkeit gewinnen. Es entstegen so aus einem Mutterkerne zwei Tochterkerne, die einander dicht anliegen und in einigen Fallen ziemlich symmetrisch ausfallen können“ (р. 15). На рисункахъ, иллюстрирующихъ этотъ процессъ, изображены сферы въ видѣ темныхъ круглыхъ шаровъ: иногда одна, иногда двѣ въ кѣткѣ; vom Rath не могъ установить ихъ значенія въ процессѣ дѣленія.

Проверяя работу Frenzel'я, я (99) также не могъ убѣдиться въ справедливости его основныхъ положеній. Въ среднекишечной железѣ рѣчного рака двуядерность встрѣчалась сосѣмъ не такъ часто, какъ это можно было ожидать, читая работу Frenzel'я, а въ слѣпномъ концѣ трубочекъ, среди молодыхъ кѣтокъ, я совершенно не находилъ двуядерныхъ. Я указывалъ, что при той скученности кѣтокъ, которая наблюдается въ железистыхъ трубочкахъ рака, очень легко ошибиться и признать за двуядерную кѣтку двѣ одноядерныхъ, лежащихъ одна позади другой и срѣзанныхъ наискось. Доказывая существованіе дѣленія кѣточного тѣла за прямымъ дѣленіемъ ядра, Frenzel ссылался на одноядерность вполне развитыхъ ферментныхъ кѣтокъ. Но, если принять во вниманіе, что и среди молодыхъ формъ двуядерность встрѣчается рѣдко, сила его аргумента значительно ослабляется. Кроме того, въ кѣткахъ, наполняющихся секретомъ и становящихся бокаловидными, ядро отщипывается къ основанію, оно сморщивается въ комочекъ полулунной или треугольной формы и начинаетъ сильно закрашиваться, „при такихъ условіяхъ опредѣлить, имѣетъ ли бокаловидная кѣтка одно или два ядра, въ высшей степени трудно, даже предположивъ, что оба ядра попали въ разрѣзъ“ (р. 16). Наблюденіе не даетъ никакихъ прямыхъ указаній на процессъ дѣленія кѣточного тѣла. По Frenzel'ю кѣтка дѣлится наискось; нижняя материнская кѣтка является „изодіаметрической“ и не достигаетъ вершины просвѣта. Существованіе такихъ кѣтокъ является сомнительнымъ: по всѣмъ вѣроятіямъ, Frenzel имѣлъ передъ глазами просто нижнія части кѣтокъ, отрѣзанныя отъ вершинъ; это явленіе встрѣчается часто на срѣзахъ и обусловливается изгибаніемъ кѣтки вслѣдствіе наклоненія объемистыхъ шаровъ секрета въ сосѣднихъ кѣткахъ.

Материнскія кѣтки жировыхъ нельзя признать чѣмъ-либо инымъ кроме лейкоцитовъ (подобное возраженіе, по словамъ Frenzel'я, ему дѣлалъ одинъ выдающійся гистологъ—вѣроятно Flemming); различія, указываемыя Frenzel'емъ, между ними и лейкоцитами, слишкомъ ничтожны и относятся только къ одной категоріи лейкоцитовъ. А частое присутствіе двухъ ядеръ въ лейкоцитахъ рака (Löwit) объясняетъ намъ картину дѣленія, описанная Frenzel'емъ въ материнскихъ элементахъ.

Такимъ образомъ, убѣдиться въ необходимости и въ фактѣ существованія регенеративнаго амитоза я не могъ, но въ наличности прямого дѣленія ядръ я не сомнѣвался и старался объяснить его физико-механически. Пониженіе внутриядернаго давленія и механическіе инсульты, которымъ подвергаются кѣтки при сокращеніи трубочекъ, обуславливаютъ образованіе складокъ на ядрѣ; эти складки, изображенныя мною на

рис. 4, 5, 6, 1. с., являются переходными формами дѣления; онѣ образуются всегда съ одной стороны (Frenzel описываетъ круговую борозду). „Складки на нѣкоторыхъ ядрахъ достигаютъ значительной глубины; если импульсъ, дѣйствующій на клѣтку силенъ и протекаетъ быстро, то складка можетъ дойти до противоположной стѣнки ядра, и содержимое его будетъ разбито на двѣ капли. А въ этомъ заключается существенный моментъ прямого дѣленія“ (р. 21—22). Тѣмъ же способомъ объясняя я прямое дѣленіе и въ жировыхъ клѣткахъ, оговариваясь, что „въ виду крайней рѣдкости этого процесса“ предлагаемое мною объясненіе является не болѣе, какъ предположеніемъ.

Изъ новѣйшихъ изслѣдователей о прямомъ дѣленіи въ среднеклѣтчатной железнѣ, упоминаетъ Лаурю (03). Онъ находилъ прямое дѣленіе у рака отшельника (*Eupagurus Bernhardi*); въ доказательство существованія этого процесса имъ приводятся: 1) двудерныя клѣтки, 2) ядра съ углубленіемъ посрединѣ. Полностью процессъ дѣленія не былъ прослѣженъ.

Новыя наблюденія.

Porcellio sp. (Фиксация суземой съ уксуной и жидкостью v. Rath'a № 1: пикриновая к. хлористая платина, уксуная к.).

Считая необходимымъ подвергнуть прямое дѣленіе въ среднеклѣтчатной железнѣ ракообразныхъ новому изслѣванію, я взялъ на этотъ разъ представителя изоподъ — одну изъ мокрицъ. Выборъ былъ сдѣланъ на томъ основаніи, что железистыя клѣтки изоподъ достигаютъ гигантскихъ размѣровъ, и среди нихъ встрѣчается много двудерныхъ. Далѣе, у одной изъ морскихъ изоподъ, *Idotea tricuspidata*, Frenzel описалъ и изобразилъ типичное „nucleolare Kernhalbirung“, а въ печеніи самого *Porcellio vom Rath* нашелъ дѣленіе „mit Kernplattenbildung“. Изученіе этого объекта общаю, такимъ образомъ, пролить свѣтъ на нѣкоторые мало выясненные способы амитоза.

Среднеклѣтчатная железа у *Porcellio* состоитъ изъ двухъ паръ трубокъ, расположенныхъ по длинѣ кишки. Трубки имѣютъ четкообразный видъ, что объясняется особымъ устройствомъ мускулатуры органа: она состоитъ изъ довольно толстыхъ поперечнополосатыхъ волоконъ, охватывающихъ трубку кольцами; кольца расположены на извѣстномъ разстояніи другъ отъ друга и соединены продольными перемычками, — сокращеніе коленъ и вызываетъ образование на трубкѣ перехватовъ.

На разрѣзахъ железы сразу бросаются въ глаза два рода клѣтокъ: (рис. 29) однѣ большія и глубоко вдающіяся въ просвѣтъ, другія низкія, прижатая къ мембранѣ прогнѣ. Первые отличаются отъ вторыхъ присутствіемъ большого количества жировыхъ капель, расположенныхъ преимущественно между ядромъ и свободной поверхностью клѣтки; въ клѣткахъ низкихъ около ядра находятся мелкія пузыревидныя зерна, красящіяся гематоксилиномъ. Тонкое строеніе тѣхъ и другихъ вполне

одинаково. Какъ было описано много разъ, на поверхности клѣтокъ находится кромка изъ тонкихъ и низкихъ волосковъ. Клѣточное тѣло является волокнистымъ, при чемъ въ основной части клѣтки волокна лежатъ компактными, сильнѣе закрашивающимися, пучками. Въ нѣкоторыхъ клѣткахъ находятся образованія, паразительно напоминающія *Nebenkegeln* поджелудочной железы позвоночныхъ: веретенообразныя, иногда завитыя на концахъ, тѣла, лежащія въ вакуоляхъ; они выделяются отъ остальной массы клѣточного тѣла своей гомогенностью. Нѣтъ никакого сомнѣнія, что это тѣ же образованія, которыя были описаны въ различныхъ железистыхъ клѣткахъ подъ именемъ эргастоплазмы.

Строеніе ядра является крайне интереснымъ. Въ немъ находится одно или два большіхъ ядрышка, жадно поглощающихъ кислыя краски и сафранинъ въ комбинаціи съ гематоксилиномъ; въ ядрышкахъ иногда отчетливо выступаютъ вакуоли. Къ поверхности ядрышка прикрѣпляется хроматиновый остовъ, состоящій изъ довольно крупныхъ шаровидныхъ зеренъ, совершенно одинаковыхъ по величинѣ и соединенныхъ между собой тонкими нитями. Даже при интенсивной окраскѣ гематоксилиномъ эти образованія являются свѣтлыми, какъ будто пузыревидными; при окраскѣ гематоксилиномъ съ сафраниномъ они получаютъ красноватофиолетовый тонъ. Кажется, будто хроматинъ располагается только по периферіи шарика, центръ же его состоитъ изъ другого вещества, не красящагося гематоксилиномъ. Въ этомъ предположеніи меня укрѣпляютъ ядра, измѣнившіяся подъ вліяніемъ обработки: у нихъ одержимое образуетъ типичную „Wabenstruktur“, перекладины которой только и красятся гематоксилиномъ; вѣроятно, здѣсь хроматиновые пузырьки разбухли до полного соприкосновенія. Подобное строеніе ядернаго остова является, повидимому, нерѣдкимъ у членистоногихъ (ср. Frenzel 86. Taf. VIII, рис. 10); принимая во вниманіе равномерное распредѣленіе хроматина въ узловыхъ точкахъ сѣти, мы можемъ отнести его къ случаямъ „полицентрическаго расположенія хроматина“, отмѣченнымъ уже нѣсколько разъ у изоподъ (vom Rath, M. Ide). Количество хроматиновыхъ зеренъ въ отдѣльныхъ ядрахъ различно: иногда ядро почти сплошь набито ими, иногда они расположены рѣдко; въ ядрахъ молодыхъ клѣтокъ, занимающихъ стѣной конецъ трубочки, ихъ сравнительно немного.

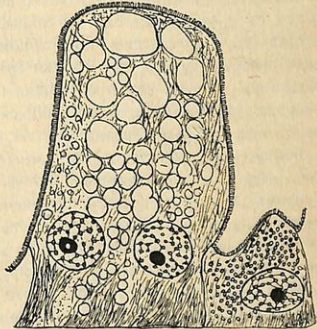


Рис. 29. Клѣтки среднеклѣтчатной железы мокрицы (*Porcellio* sp.). Разрѣзъ. Сул. уксу.; гематокс.-сафранинъ. Zeiss Ap. 2 mm.

Число *двуядерных клеточек* очень велико: на редком поперечном срезѣ не удается найти двуядерной клеточки, а на продольных онѣ могут попадаться десятками. Два ядра бываютъ какъ въ большихъ, такъ и въ малыхъ клеткахъ, но въ первыхъ чаще. Оба они совершенно, или почти совершенно, одинаковы по величинѣ и лежатъ, обыкновенно, въ некоторомъ отдаленіи другъ отъ друга, отдѣленные прожилками волокнистой протоплазмы, и иногда и скопленіями жировыхъ капель (рис. 29). Гораздо рѣже ядра касаются другъ друга небольшою частью поверхности, сохраняя при этомъ свою круглую форму; тѣсно прижатыя ядра, уплощающіяся на мѣстѣ прижатія, я видѣлъ очень рѣдко, въ клеткахъ сильно деформированныхъ.

Происхожденіе двуядерныхъ клеточекъ въ железнѣ изоподъ Frenzel объясняетъ особымъ видомъ прямого дѣленія: „nucleoläre Kernhalbiring“; подробныя свѣдѣнія о которомъ были уже мной сообщены. Его работа (92) иллюстрирована таблицей рисунковъ (Таб. 1), изъ которыхъ 6, 7 и 8 относятся къ *Idotea*, остальные къ *Sarcinus*. Сравнивая всѣ эти рисунки съ срезами железнѣ мокрицы, легко отыскать на препаратахъ клеточки, могущія служить прототипомъ cadaго изъ рисунковъ; для этого надо выбирать мѣста, гдѣ клеточки срезаны наискось, такъ какъ на одномъ только рис. 11-мъ ось, проходящая черезъ ядра, совпадаетъ съ плоскостью рисунка. Можно быть, такимъ образомъ, увѣреннымъ, что картины, которыя имѣлъ передъ глазами Frenzel, находятся и у Porcellio; изучая ихъ, я пришелъ къ убѣжденію, что „nucleoläre Kernhalbiring“ съ действительностью не существуетъ. Всѣ формы, которыя Frenzel обозначаетъ именемъ „Doppelkern“ или „zusammenhängende Kern“ и которыя онъ считаетъ дѣлящимися ядрами, только кажутся такими: иммерзія безъ труда обнаруживаетъ, что здѣсь имѣются два обособленныхъ ядра, касающихся другъ друга. Такъ какъ Frenzel изучалъ расщипанные препараты, т.-е. видѣлъ ядра черезъ толстый слой клеточнаго тѣла, то ошибка была вполне возможна; кромѣ того, онъ изображаетъ ядра, лежащія не въ одной плоскости, а такъ, что одно изъ нихъ краемъ заходитъ на другое. Что касается мостика, состоящаго изъ темной, продольно-волокнистой массы, который протягивается между ядрами при ихъ расхожденіи, то, очевидно, онъ не принадлежитъ ядру. Я видѣлъ подобную картину нѣсколько разъ: мостикъ красится такъ же, какъ остальная протоплазма и представляетъ изъ себя участокъ клеточнаго тѣла, совершенно обособленный отъ ядеръ; его видѣляетъ отсутствие въ немъ жировыхъ капель.

Въ то время какъ Frenzel рисуетъ ядра въ видѣ двухъ шаровъ, касательныхъ другъ къ другу, vom Rath (95) изображаетъ на рис. 10 b, c, f, Таб. II два ядра, прижатыя другъ къ другу значительной частью поверхности. Граница между ними является въ видѣ прямой неясной полоски на рис. 10 b и въ видѣ двухъ параллельныхъ, рѣзко очерченныхъ линий на рис. f и c. Эти картины vom Rath объявляютъ особой формой дѣленія — „съ образованіемъ ядерной пластинки“, сущность кото-

рой состоитъ въ томъ, что въ ядрѣ появляется перегородка, впоследствии расплавающаяся. Я видѣлъ, хотя и рѣдко, подобныя картины въ железнѣ мокрицы, и для меня не было никакого сомнѣнія, что онѣ образуются двумя ядрами, прижатыми другъ къ другу. Считать ихъ переходной формой дѣленія нѣтъ никакихъ основаній: во-первыхъ, въ виду ихъ рѣкости, а во-вторыхъ, по причинѣ явныхъ слѣдовъ деформации, которой подвергались клеточки, ихъ содержанія, вслѣдствіе чего ядра и прижимались другъ къ другу; такая деформация можетъ возникать не только вслѣдствіе сдавливанія ткани при обработкѣ, но и вслѣдствіе усиленнаго сокращенія мускулатуры органа. На рисункахъ vom Rath'a изображены одни ядра, такъ что судить о состояннн клеточныхъ тѣлъ нельзя. Vom Rath, впрочемъ, не долго останавливается на прямомъ дѣленнн у Porcellio, онъ указываетъ, что такое же образование ядерной пластинки имѣетъ мѣсто и въ сѣмянникахъ рака. Но мы уже видѣли, что прямое дѣленіе въ этомъ объектѣ идетъ путемъ образованія узкихъ и глубокихъ складокъ съ параллельными краями, и впечатлѣніе „Kernplatte“ получается, если смотрѣть на дѣленіе сверху (рис. 14).

Вообще, способъ, которымъ можетъ происходить прямое дѣленіе въ среднекишечной железнѣ мокрицы, остался для меня совершенно неизвестнымъ. Пресмотрѣвъ полныя серіи срезовъ отъ 4 особей, я буквально на сотни двуядерныхъ клеточекъ могъ отмѣтить не болѣе 6 формъ, которыя можно было бы поставить въ связь съ дѣленіемъ: это были ядра съ углубленіями, въ видѣ буквы *v*. При этомъ въ трехъ случаяхъ складочка лежала не по экватору ядра, а ближе къ полюсу, какъ бы готовая отдѣлнть небольшою кусочекъ ядра. Такія ядра часто встрѣчаются тамъ, гдѣ происходитъ прямое дѣленіе, но, во-первыхъ, они встрѣчаются въ большомъ количествѣ, во-вторыхъ, тамъ же можно найти отдѣленіе отъ ядра небольшихъ частей. У Porcellio неравнобѣрнаго дѣленія я не видѣлъ ни разу; о немъ не упоминаетъ и Frenzel, считающій математически точное раздѣленіе ядра характерной особенностью происходящаго здѣсь дѣленія.

Ядра со складками посерединѣ было бы вполне возможно считать за промежуточныя стадіи дѣленія, если бы они только встрѣчались чаще; но найди три такихъ ядра на нѣсколько сотенъ срезовъ, я не считаю себя вправѣ дѣлать какія либо заключенія. Трудно предположить, чтобы такія формы, разъ онѣ представляютъ изъ себя постоянную стадію дѣленія, могли ускользнуть отъ вниманія Weber'a, Frenzel'я и vom Rath'a; между тѣмъ ни одинъ изъ этихъ авторовъ не говоритъ о нихъ.

Въ слѣдномъ концѣ трубочекъ помѣщаются, какъ известно, молодыя клеточки, насчетъ которыхъ совершается ростъ железы. Самыя крайнія клеточки являются недифференцированными, онѣ имѣютъ видъ цилиндрическаго эпителия съ волокнистымъ тѣломъ и довольно большимъ ядромъ. Среди нихъ двуядерныхъ не замѣчается; но немного выше, гдѣ въ клеткахъ начинаютъ появляться первыя включенія, появляется и

двуядерность, сразу довольно въ большомъ количествѣ. Въ этой зонѣ также нельзя было найти слѣдовъ перешнурованія.

Отрицательный результатъ поисковъ *заставляетъ меня сомнѣваться въ происхожденіи двуядерности путемъ прямого дѣленія*. Почему въ данномъ случаѣ не имѣется на лицо тѣхъ переходныхъ ступеней, которыя встрѣчаются во всѣхъ несомнѣнныхъ случаяхъ прямого дѣленія и притомъ въ количествѣ, превышающемъ число раздѣлившихся ядеръ? Какъ я уже говорилъ раньше, я считаю недоказаннымъ и невозможнымъ быстрое распаденіе ядеръ безъ сохраненія переходовъ. Почему далѣе оба ядра двуядерныхъ клѣтокъ являются совершенно равновеликими, тогда какъ прямое дѣленіе, наряду съ равными частями, всегда производитъ неравныя? Это приводитъ насъ къ соображеніямъ, высказаннымъ въ предыдущей главѣ по поводу abortивнаго каріокинеза и его отличія отъ прямого дѣленія. Дѣйствительно, сходство между печенью бѣлой мыши и среднекишечной железой мокрицы въ томъ, что касается двуядерности, является полнымъ; возможно предположить поэтому, что и здѣсь имѣетъ мѣсто *abortивный каріокинезъ*. Не имѣя возможности привести *положительныхъ* доказательствъ, я высказываю эту мысль какъ наиболѣе вѣроятное въ моихъ глазахъ *предположеніе*.

*
* * *

Но какъ же обстоитъ дѣло въ *железѣ ртучнаго рака*, гдѣ прямое дѣленіе было описано и авторомъ настоящаго изслѣдованія? Пересматривая относящуюся къ этому вопросу литературу, свои препараты и старая замѣтки, я прихожу къ убѣжденію, что *происхожденіе двуядерности у рака путемъ прямого дѣленія является также сомнительнымъ*. Доказать здѣсь что либо гораздо труднѣе, благодаря тому, что двуядерность встрѣчается сравнительно *редко*, на что указывали и von Rath, и я. Когда я писалъ работу 99-го года, самый фактъ нахождения двуядерныхъ клѣтокъ казался мнѣ достаточнымъ доказательствомъ существованія прямого дѣленія; не имѣя въ то время личныхъ наблюденій надъ abortивнымъ каріокинезомъ, я относился съ недоверіемъ къ возможности этого процесса въ нормальныхъ тканяхъ. Такъ какъ наблюденія показывали, что „nucleoläre Kernhalbiring“ Frenzel'я и необходимости регенеративнаго амитоза не существуетъ, я пытался объяснить двуядерность проще, физико-механическимъ путемъ; для этой цѣли я пользовался полиморфными ядрами, не обращая вниманія на ихъ относительное количество. Факты остаются непоколебленными, но значеніе ихъ послѣ произведенныхъ мною изслѣдованій надъ печенью бѣлой мыши и среднекишечной железой мокрицы, выступаетъ въ новомъ свѣтѣ.

3. Кишечный эпителий круглыхъ червей.

Литература.

У Namann'a (90) мы находимъ краткое указаніе на прямое дѣленіе въ кишечномъ каналѣ у Strongylidae: ядра дѣлятся всегда на двѣ части „durch einfache Zerschmürung und Zerfall“ (p. 217).

Болѣе подробно было описано прямое дѣленіе Hoyer'омъ (90) въ кишечномъ эпителии у Rhabdonema nigrovenosum. Этотъ объектъ онъ рекомендуетъ какъ особенно пригодный для изученія прямого дѣленія. Въ расщипанныхъ препаратахъ (послѣ фиксаціи алкоголемъ и окраски карминомъ) видны: 1) вытянутыя ядра съ вытянутымъ ядрышкомъ, 2) ядра въ формѣ бисквита съ ядрышкомъ въ каждой половинѣ, 3) два ядра въ одной клѣткѣ, лежація рядомъ. Встрѣчаются, кромѣ того, клѣтки съ 3—4 ядрами. Нѣкоторые данныя говорить и за дѣленіе клѣточного тѣла: между двумя клѣтками, вмѣстѣ ясно выраженной оболочкой, бываетъ видна „teilweise abgebildete Furche“. Всѣ эти картины вполне возможно толковать какъ прямое дѣленіе, хотя, прибавляетъ Hoyer, „заключеніе можетъ быть обманчивымъ“; поэтому онъ рекомендуетъ переизслѣдовать этотъ объектъ, такъ какъ самъ по болѣзни глазъ не можетъ производить дальнѣйшихъ наблюденій. Работа Hoyer'a была принята къ свѣдѣнію и цитировалась громадное число разъ, но провѣркѣ не подвергалась.

Собственные наблюденія.

Rhabdonema nigrovenosum изъ легкихъ лягушки. (Фиксація сулемой съ укусовой и жидкостью Hermann'a. Расщипываніе въ глицеринѣ и канадскомъ бальзамѣ послѣ окраски гематоксилиномъ in toto. Параффиновые срѣзы).

Кишечный каналъ нематодъ состоитъ, какъ извѣстно, изъ трехъ отдѣловъ: мускулистой глотки, средней кишки, идущей почти по всей длинѣ тѣла, и сравнительно короткой задней кишки. Характерной особенностью пищеварительнаго аппарата является отсутствіе особыхъ железистыхъ придатковъ; въ глоткѣ у Ascaris megaloccephala были описаны въ последнее время (Jägerskiöld'омъ) гигантскія железистыя клѣтки, въ средней и задней кишкѣ весь эпителий является одинаковымъ.

Если и можно предполагать, что для аскаридъ, паразитирующихъ въ кишкахъ, ферменты являются ненужными, то такое предположеніе относительно Rhabdonema, питающейся кровью лягушки, и свободноживущихъ нематодъ является совершенно не вѣроятнымъ; поэтому приходится допускать, что одні и тѣ же клѣтки выделяютъ пищеварительные соки и служатъ для всасыванія. И дѣйствительно, клѣтки кишечника у Rhabdonema гораздо болѣе похожи на клѣтки среднекишечной

железы ракообразных, чѣмъ на типичный кишечный эпителий. Если изслѣдовать объектъ только на расщипанныхъ препаратахъ, просвѣтляя притомъ ледяной уксусной кислотой, какъ это дѣлалъ Ноуер, то можно составить себѣ совершенно прератное понятие о формѣ и строеніи клѣтокъ. И для изученія прямого дѣленія расщипанные препараты являются не вполне пригодными, такъ какъ высокія клѣтки средней кишки неминуемо сдавливаются покровнымъ стекломъ и подвергаются деформации. Поэтому, ознакомившись съ картинами, которая даетъ этотъ методъ, я имъ больше не пользовался, а изучалъ исключительно разрѣзы.

Кишечный эпителий нематодъ представляетъ изъ себя много интереснаго съ чисто цитологической стороны и много не вполне разъясненнаго. Изслѣдованы до сихъ поръ, на сколько я знаю, только крупныя представители, — аскариды. Точное и подробное описание кишечнаго эпителия у *Ascaris mystax* дано Лукьяновымъ (88); K. C. Schneider (92) описываетъ эпителий у *Ascaris megaloccephala*; Deckhuysen и Vermaat (93) останавливаются также на послѣднемъ объектѣ, но ихъ интересуетъ только верхній участокъ клѣточного тѣла.

Эпителий средней кишки у *Rhabdonema* (рис. 30) состоитъ изъ большихъ клѣтокъ цилиндрической или кубической формы; нерѣдко верхній конецъ клѣтки бываетъ суженъ. Тонкое строеніе тѣла въ общемъ сходно со строеніемъ эпителия у *Ascaris mystax* и *megaloccephala*, какъ его описываютъ упомянутые авторы. Свободная поверхность клѣтки покрыта кромкой изъ короткихъ и тонкихъ волосковъ; на нѣкоторыхъ клѣткахъ этотъ покровъ отсутствуетъ. Клѣточное тѣло имѣетъ волокнистосѣтчатое строеніе: волокна идутъ въ общемъ параллельно длинѣ и выступаютъ рѣзко въ базальной части клѣтки, гдѣ они образуютъ неправильныя грубые пучки, и ближе къ свободной поверхности, подъ кромкой. Послѣдній участокъ вмѣстѣ съ кромкой Deckhuysen и Vermaat называютъ „рецепторомъ“, приспособленіемъ для всасыванія; они находятъ аналогичное образованіе и въ эпителии желудка млекопитающихъ.

Въ пределахъ волокнистосѣтчатаго остова залегаютъ большое количество включеній; ихъ можно раздѣлить на двѣ категоріи. По близости отъ ядра располагаются скошенія мелкихъ зеренъ буроватожелтаго цвѣта повидимому, совсѣмъ не воспринимающихъ окраски. Schneider въ объясненіи къ рисунку кишечнаго эпителия у *Ascaris megal* называетъ подобныя включенія „Exstretkörper“, не приводя въ пользу этого названія никакихъ основаній. Другаго рода зерна, или вѣрнѣе капли, большей величины и разсыяны по всей клѣткѣ, собираясь въ значительномъ количествѣ подъ рецепторомъ. Послѣ фиксации сулемой они обнаруживаютъ различныя красочныя реакціи: нѣкоторыя остаются безцвѣтными, другія получаютъ яркорозовый цвѣтъ отъ сафранина, третьи обнаруживаютъ концентрическую слоистость, причѣмъ центръ закрашивается, а периферія остается безцвѣтной. Между включеніями, красящимися цѣлкомъ, и совершенно безцвѣтными существуютъ постепенные переходы. На срубцахъ, фиксированныхъ жидкостью Негманна и окрашенныхъ сафраниномъ съ лихтриномъ, клѣтки на пер-

вый взглядъ кажутся сплошь набитыми однородными черными каплями. Больше внимательное изученіе позволяетъ найти среди совершенно черныхъ капелъ красноваточерныя и темнокрасныя. Въ кишечномъ каналѣ нѣкоторыхъ особей послѣ фиксации сулемой не замѣтно никакихъ окрашенныхъ включеній, но клѣточное тѣло является вакуолизированнымъ; въ этомъ случаѣ въ немъ помѣщаются одні безцвѣтныя жировыя капли.

Сопоставляя эти данныя, можно безъ всякой натяжки признать въ описанныхъ включеніяхъ второй категоріи *жирообразующія granula* Altmann'a, Krehl'я и Metzner'a на различныхъ стадіяхъ развитія. Прямого всасыванія жировыхъ капелъ предполагать здѣсь нельзя, такъ какъ содержимое кишечнаго канала не даетъ почернѣнія отъ осміевой кислоты; очевидно, въ клѣткѣ должны происходить болѣе сложныя процессы расщепленія пищевыхъ веществъ и аккумуляціи жировыхъ молекулъ въ особыхъ, назначенныхъ для того зернахъ. Жиръ, накопляющійся такимъ образомъ, не потребляется сейчасъ же организмомъ, а образуетъ запасы, расходующіеся постепенно. Подобныя запасы образуются, какъ извѣстно, въ различныхъ мѣстахъ организма: у позвоночныхъ въ жировой тканн и желѣзѣ змией слячки, у насекомыхъ въ жировомъ тѣлѣ, у ракообразныхъ въ среднекишечной желѣзѣ, представляющей изъ себя выросты средней кишки; нематоды, не обладая для этой цѣли особымъ органомъ, накапливаютъ его въ эпителии кишечнаго канала.

Эпителий задней кишки по сравнению съ среднекишечнымъ можетъ быть названъ плоскимъ; свободная поверхность его также покрыта кромкой, а тѣло набито зернистыми включеніями. Жировыя капли среди нихъ встрѣчаются рѣдко; большинство зеренъ имѣетъ желтоватый цвѣтъ на препаратахъ, фиксированныхъ сулемой, и желтокрасный послѣ фиксации жидкостью Негманна и сафранина. Выяснить значеніе этой зернистости и ея отношеніе къ включеніямъ средней кишки мнѣ не удалось.

Ядра во всемъ кишечномъ трактѣ построены одинаково: они имѣютъ мелкозернистый остовъ и большое круглое ядрышко; иногда ядрышекъ можетъ быть два, а въ рѣдкихъ случаяхъ даже 3 или 4. Красочныя реакціи ядрышекъ у *A. mystax* были подробно описаны Лукьяновымъ: послѣ фиксации сулемой ядрышки слабо красятся гематоксилиномъ, эозинномъ и нигрозиномъ, основныя анилиновыя краски поглощаютъ сильно, но слабѣе, чѣмъ каріозомы. Лукьяновъ называетъ ихъ плазмосомами, но указываетъ на близкое родство съ каріосомами. Сходныя реакціи даютъ ядрышки и у *Rhabdonema*. Послѣ фиксации сулемой и окраски гематоксилиномъ съ фуксиномъ - s или бордо ядрышки получали вишневокрасный цвѣтъ — смѣсь сиваго съ краснымъ; при окраскѣ сафраниномъ съ лихтриномъ они становились красными, какъ на сулемовыхъ препаратахъ, такъ и послѣ жидкости Негманна. Ясно, что мы имѣемъ здѣсь смѣшанную форму *nucléole nucléinien* съ *n. plasmatique*. Нѣсколько разъ мнѣ удалось наблюдать въ ядрышкахъ слѣды внутренней дифференцировки: иногда въ видѣ вакуолей различнаго калибра, иногда въ видѣ зернистости

скопленій или волокнистых тяжей, красящихся сильнее, чѣмъ вещество между ними. Последніе случаи наводятъ на мысль, не имѣемъ ли мы здѣсь „nucleole-pouac“, въ томъ видѣ, какъ представлялъ себѣ это образование Sarnoу. Незначительное содержаніе хроматина въ ядерномъ остовѣ, который слабо красится гематоксилиномъ и легко отдаетъ сафранинъ (послѣ окраски съ лихтриномъ), служитъ поддержкой такому предположенію. Къ сожалѣнію, я не могъ изучить, что дѣлается съ этимъ образованиемъ при каріокинезѣ, такъ какъ у изслѣдованныхъ мною животныхъ каріокинезъ встрѣчался только въ половыхъ органахъ.

Нoyer называетъ кишечный эпителий у Rhabdonema „ein für das Studium der directen Kernteilung vorzüglich geeignetes Object“; рисунокъ, приложенный къ тексту, повидимому, не оставляетъ сомнѣній въ томъ, что прямое дѣленіе происходитъ, и въ довольно большихъ размѣрахъ. Но, несмотря на это, почтенный гистологъ несвободенъ отъ сомнѣній: онъ указываетъ въ концѣ сообщенія, что возможность неполного каріокинеза не исключена. Изслѣдовавъ нѣсколько десятковъ червей (залывка производилась кучками), я долженъ начать съ того, чѣмъ кончаетъ Нoyer, и спросить: *существуетъ ли прямое дѣленіе въ кишечномъ эпителии у Rhabdonema?*

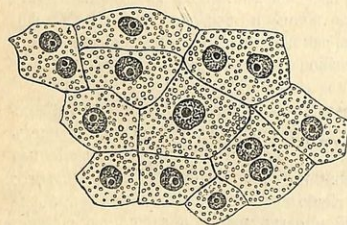
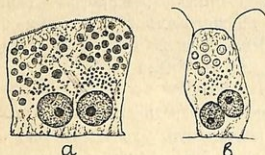


Рис. 30. а, в.—эпителий средней кишки у Rhabdonema nigrov. Поперечный разрѣзъ.

Рис. 31. Эпителий задней кишки у Rhabdonema. Тангенціальныи разрѣзъ. Сул. ук.; гематокс.—сафранинъ. Zeiss Ap. 2 mm.

или почти совершенно, одинаковы по величинѣ; обыкновенно они отодвинуты другъ отъ друга на известное разстояніе и лишь рѣдко, въ клеткахъ узкихъ (рис. 30b), касаются другъ друга. Вотъ въ сущности все, что мнѣ удалось наблюдать; никакихъ складокъ и перешнурований, ядеръ въ видѣ бисквита или восьмерки я не видалъ ни разу, если

не считать немногихъ сдвинутыхъ клетокъ съ грубо деформированными ядрами.

Описание Нoyer'a гласить (р. 28) „...Kerne von ovaler Form (c), solche mit mehr oder weniger bisquitförmiger Gestalt (d,d), wobei jede Ausbuchtung ihren gesonderten Kernkörper umschloss, weiterhin Zellen mit zwei gesonderten dicht an einander gelagerten Kernen und entsprechenden Kernkörper (e,e)“. Для доказательства того, что здѣсь происходитъ именно прямое дѣленіе, главное значеніе имѣютъ рисунки подъ буквами с и d; рассматривая ихъ и сравнивая съ тѣмъ, что мнѣ приходилось наблюдать, я не могу вынести такого убѣжденія. Ядро въ клеткѣ с, съ вытянутымъ носикомъ, я считаю чисто механической деформацией, не имѣющей никакого отношенія къ дѣленію, точно также и ядро въ правой клеткѣ d. Такая деформация встрѣчается не только на расщипанныхъ препаратахъ, но и на разрѣзахъ: тамъ, гдѣ клетка сильно сжата. Иногда это сжатіе искусственное, но иногда, въ особенности въ задней кишкѣ, эпителий сильно растягивается обильнымъ количествомъ содержимаго, и ядра уродуются, вѣроятно, при жизни. На расщипанныхъ препаратахъ возможность деформации еще увеличивается. Ядра въ лѣвой и средней d имѣютъ правильную бисквитовидную форму, но мнѣ кажется болѣе вѣроятнымъ, что въ клеткахъ, съ которыхъ они срисованы, было не по одному ядру, а по два, прижатыхъ другъ къ другу. Если принять во вниманіе, что Нoyer изучалъ расщипанные препараты, когда ядра видны черезъ довольно толстый слой клеточнаго тѣла, дальѣ, что рисунки сдѣланы съ сухой системой, то возможность ошибки легка. Въ такую же ошибку впалъ Ггенелъ, изслѣдуя среднекишечную железу на расщипанныхъ препаратахъ.

За дѣленіе клеточнаго тѣла говорятъ, по Нoyer'у, картины, когда вмѣсто ясной перепонки между двумя клетками видна „nur eine teilweise abgebildete Furche“. Подобное явленіе (рис. k, l. c.) я никоимъ образомъ не могу считать за стадію раздѣленія клетки: оно объясняется совершенно иначе. Дѣло въ томъ, что пограничная плоскость между двумя рядомъ лежащими клетками, особенно въ задней кишкѣ, очень часто не лежитъ перпендикулярно къ просвѣту кишечника, а наклоняется въ ту или другую сторону, такъ что одна клетка нѣсколько налегаетъ на другую. На плоскостныхъ препаратахъ и тангенціальныхъ срѣзахъ мы не увидимъ тогда между клетками рѣзкой черты, а тонкую линію, смѣщающуюся въ сторону при поворотахъ винта. Бываютъ случаи, когда различить границы возможно лишь при помощи масляной системы, настолько онѣ нѣжны. Последнее обстоятельство слѣдуетъ имѣть въ виду и при обсужденіи вопроса о многоядерныхъ клеткахъ. Мнѣ ни разу не удавалось видѣть клетокъ, содержащихъ больше, чѣмъ два ядра, и я сильно сомнѣваюсь, чтобы онѣ существовали. Многоядерность въ кишечникѣ Rhabdonema относится, вѣроятно, къ разряду случаевъ, возникшихъ „въслѣдствіе симуляцій“, если пользоваться подраздѣленіемъ Коттрешера (95), именно, благодаря налеганію клетокъ другъ на друга.

Подводя итоги, мы можем сказать, что двуядерность въ кишечникѣ Rhabdonema, такъ же какъ и въ среднекишечной железѣ, не зависитъ отъ прямого дѣленія. Каріокинеза въ кишечномъ эпителии я не видѣлъ ни разу и прямымъ доказательствомъ происхожденія двуядерности вслѣдствіе abortивнаго митоза не имѣю, но совокупность наблюдавшихся фактовъ скорѣе позволяетъ предположить этотъ процессъ, чѣмъ прямое дѣленіе. Вѣроятно, и въ этомъ отношеніи кишечный эпителий нематодъ стоитъ ближе къ железистымъ клѣткамъ, чѣмъ къ типичному эпителию кишечнаго канала.

* * *

Повидимому, у *кольчатыхъ червей* можетъ встрѣчаться въ кишечномъ эпителии настоящее прямое дѣленіе. Korschelt (95) описалъ одинъ подобный случай у многощетинковаго червя *Ophryotrocha puerilis*. Процессъ дѣленія состоитъ въ появленіи на ядрѣ перегородки, въ видѣ тонкой линіи; иногда въ мѣстѣ отхожденія перегородки на поверхности ядра образуется углубленіе. Раздѣлившись, ядра остаются прижатными другъ къ другу. И по описанію, и по приложеннымъ къ работѣ Korschelt'a рисункамъ ясно, что онъ наблюдалъ обыкновенное прямое дѣленіе путемъ образованія складокъ, какое встрѣчается въ кишечномъ эпителии позвоночныхъ и нѣкоторыхъ беспозвоночныхъ. Несмотря на то, что дѣленіе клѣточного тѣла въ препаратахъ не встрѣчается, Korschelt считаетъ его вѣроятнымъ на томъ основаніи, что два рядомъ лежація ядра встрѣчаются рѣдко, а картины прямого дѣленія часто. Приведенный фактъ конечно нисколько не доказываетъ дѣленія клѣточного тѣла, онъ просто характеризуетъ прямое дѣленіе, возникшее въ результатѣ полиморфн. когда переходныхъ стадій бываетъ гораздо больше, чѣмъ раздѣлившихся ядеръ.

У *Ophryotrocha* кишечный эпителий является обыкновеннымъ, у Rhabdonema онъ исполняетъ сложныя функціи; это объясняетъ намъ разницу явленій, происходящихъ въ томъ и въ другомъ.

4. Мегакариоциты.

Эти, во многихъ еще отношеніяхъ загадочныя, образованія представляютъ большой интересъ для изучающаго амитозъ, такъ какъ въ нихъ было описано со всѣми подробностями дѣленіе клѣточного тѣла вслѣдъ за прямымъ дѣленіемъ ядра. Литература, относящаяся къ гигантскимъ клѣткамъ, очень велика; изъ нея будетъ приведено только то, что имѣетъ близкое отношеніе къ нашей темѣ; патологическая литература, какъ и вездѣ, оставлена безъ разсмотрѣнія.

Гигантскія клѣтки были описаны впервые I. Müller'омъ въ саркомахъ костей, затѣмъ Robin описалъ ихъ подъ именемъ „міолоплаксовъ“ въ нормальномъ костномъ мозгу, а Kölliker и Remak въ печени и селезенкѣ зародышей млекопитающихъ. Kölliker поставилъ гигантскія клѣтки костнаго мозга въ связь съ рассываніемъ костей и назвалъ ихъ „остокластами“. Bizzozzo еще въ 1869 году вполне определенно разграничилъ два вида гигантскихъ клѣтокъ: однѣ, соответствующія остокластамъ Kölliker'a, лежатъ на поверхности костей, уплощены, зернисты и заключаютъ въ себѣ много ядеръ; другія встрѣчаются въ эмбриональныхъ органахъ и толщѣ костнаго мозга, онѣ содержатъ въ себѣ одно большое ядро, составленное изъ отдѣльныхъ долекъ. Последній признакъ настолько характеренъ, что Bizzozzo назвалъ клѣтки второго рода „гигантскими клѣтками съ центральнымъ почкующимся ядромъ“ (en voie de bourgeonnement). Впослѣдствіи оказалось, что клѣтки этого типа встрѣчаются и въ селезенкѣ взрослыхъ животныхъ, особенно часто у ежа и мыши. Въ дальѣйшемъ будетъ идти рѣчь только о гигантскихъ клѣткахъ съ дольчатымъ ядромъ, „мегакариоцитамъ“, какъ ихъ называлъ Howell: въ остеокластахъ прямое дѣленіе не было описано ни разу.

Foa и Salvioli (79), затѣмъ Foa (83) высказали предположеніе, что насчетъ гигантскихъ клѣтокъ образуются эритробласты. Отъ ядра отдѣляются небольшія почки, подходятъ къ периферіи и, одѣваясь слоемъ протоплазмы, выходятъ изъ клѣтки; впослѣдствіи въ нихъ накопляется гемоглобинъ. Описанный способъ почкованія, несомнѣнно, долженъ быть отнесенъ къ прямому дѣленію.

Arnold первый занялся подробнымъ изученіемъ ядеръ гигантскихъ клѣтокъ и ихъ способовъ размноженія; онъ касается этого вопроса въ трехъ работахъ (83, 84, 88), цитированныхъ мною въ главѣ о лейкобластахъ: первая двѣ посвящены костному мозгу кролика, третья селезенкѣ бѣлой мыши.

Въ костномъ мозгу Arnold отличаетъ два вида гигантскихъ клѣтокъ: первый характеризуется свѣтлымъ ядромъ, второй ядромъ блестящимъ при жизни, сильно и однородно закрашивающимся послѣ фиксаціи. Форма и тѣхъ и другихъ разнообразна: встрѣчаются ядра круглыя, дольчатыя, раздѣленные, имѣющія форму извитыхъ лентъ (Kernbänder), сѣтки или корзины (Korb); въ послѣднемъ случаѣ между окрашенными дерекладинами находится свѣтлое слабозернистое вещество, принадлежавшее также ядру. Процессъ дѣленія подробно описывается во второй работѣ (84); онъ протекаетъ какъ *множественное непрямое фрагментированіе* и можетъ быть раздѣленъ на отдѣльныя фазы. *Первая* фаза характеризуется приростомъ хроматина и диффузной окраской ядра; *отвѣтная* фаза: на поверхности ядра образуются углубленія или нарѣзки, оно получаетъ дольчатую сѣтевидную, вообще сложную фигуру; въ

третьей фазѣ хроматинъ собирается въ отдѣльныхъ пунктахъ, образуя темноокрашенные скопления (kernähnliche Gebilde), соединенныя свѣтлыми мостиками; когда мостики исчезаютъ, хроматиновые массы становятся отдѣльными ядрами; въ четвертой фазѣ происходитъ отшнурованіе протоплазмы эндогенно или съ краевъ (randständig).

Въ гигантскихъ клѣткахъ селезенки (88) строеніе ядра и процессъ дѣленія описываются приблизительно такимъ же образомъ. Въ ядрѣ замѣчается приростъ хроматина, затѣмъ образуются свѣтлые поля (helle Felder), вслѣдствіе чего хроматинъ переходитъ въ другія, рядомъ лежація мѣста, образуя фигуры въ формѣ колецъ, каналовъ или сѣтей. Отшнурованіе отъ ядра отдѣльныхъ частей происходитъ постепенно; въ рѣдкихъ случаяхъ ядро распадается сразу. Путемъ такого дѣленія (или вѣрнѣе почкованія) гигантскихъ клѣтокъ образуются бѣлые тѣльца.

Löwit (85) совершенно отрицательно относится къ предположенію Arnold'a, что насчетъ гигантскихъ клѣтокъ образуются бѣлые тѣльца. Онъ считаетъ гигантскія клѣтки *дегенеративными* формами лейкоцитовъ: онѣ могутъ образоваться и путемъ сліянія бѣлыхъ тѣлецъ (у зародышей), и путемъ ихъ роста. Подобный взглядъ высказывался нѣсколько разъ и Flemming'омъ (см. напр. 93); гигантскія клѣтки по мнѣнію этого автора „abnorm ausgewachsene Leukocyten ohne besonderer Function“.

Werner (86) взялся проверить работу Arnold'a о дѣленіи гигантскихъ клѣтокъ костнаго мозга кролика, испытывая ихъ въ живомъ видѣ и примѣняя фиксаторы, лучше сохраняющіе ядро, чѣмъ алкоголь, которымъ главнымъ образомъ пользовался Arnold. Оказалось, что два основныхъ типа ядеръ, свѣтлая и темная, несомнѣнно существуютъ; въ клѣточномъ тѣлѣ удается видѣть ядра, отдѣлившіяся отъ главнаго, частью лежація свободно, частью одѣтыя собственнымъ слоемъ протоплазмы, что заставляетъ предполагать ихъ эндогенное разномноженіе. Новымъ является описаніе прямого дѣленія гигантскихъ клѣтокъ *на двѣ части*. На мысль о такомъ дѣленіи Werner'a навели клѣтки, лежація попарно, какъ будто только что раздѣлившіяся; затѣмъ были найдены всѣ стадіи процесса. Онъ изображаетъ клѣтки съ вытянутымъ ядромъ и уже раздѣлившимся клѣточнымъ тѣломъ (соединеніе помощью ядернаго мостика), клѣтку съ двумя ядрами и тѣломъ въ видѣ цифры 8. Такія же картины были найдены у собаки, кошки, человѣка. Наличності дѣленія кажется Werner'у достаточнымъ аргументомъ противъ признанія гигантскихъ клѣтокъ дегенеративными формами; дегенерация въ нихъ можетъ встрѣчаться, но тогда ядро распадается на гомогенныя комочки.

Критической проверкой работъ Arnold'a занялись также бельгійскіе ученые: Denys и Demarbaix.

Denys (86) производилъ изслѣдованія надъ костнымъ мозгомъ кролика, крысы и собаки; онъ описываетъ два способа размноженія гигантскихъ клѣтокъ: *стенозъ* и *кинезъ*. У кролика встрѣчаются чаще свѣтлая ядра (первая категорія Arnold'a), рѣже компактныя; ядра могутъ получать очень сложную форму корзинки, путемъ образованія боковыхъ от-

прысковъ. Стенозъ гигантскихъ клѣтокъ начинается отдѣленіемъ отъ ядра небольшихъ круглыхъ комочковъ, которые затѣмъ становятся узкими, длинными, изгибаются и начинаютъ интенсивно закрашиваться. Вокругъ каждаго изъ нихъ ограничивается шаровидный слой протоплазмы, и такимъ путемъ образуются новыя клѣтки, включенныя въ материнскую; въ окончательномъ результатѣ нѣкоторыя гигантскія клѣтки превращаются въ мѣшки, сплошь набитые молодыми круглыми клѣтками.

У крысы легко найти оба вида ядеръ Arnold'a, свѣтлая и гомогенныя; и тѣ, и другія могутъ дѣлиться путемъ стеноза. Разсматривать гомогенныя ядра, какъ одну изъ стадій дѣленія, нѣтъ основаній; Denys предполагаетъ, что гомогенныя ядра происходятъ изъ свѣтлыхъ вслѣдствіе съживанія ядра и сближенія нитей хроматиноваго остова. Непрямого фрагментированія, какъ особаго вида дѣленія, не существуетъ. На ряду со стенозомъ гигантскія клѣтки дѣлятся путемъ *многоголовнаго каріокинеза*; Denys подробно описываетъ и изображаетъ всѣ стадіи дѣленія ядра; рисунокъ дѣленія клѣточного тѣла онъ не даетъ, хотя самое существованіе этого процесса не вызываетъ въ немъ никакихъ сомнѣній. Согласно съ воззрѣніями Carnoy, Denys видитъ въ стенозѣ и кинезѣ родственныя формы, способныя замѣщать другъ друга.

Вопросу о дѣленіи гигантскихъ клѣтокъ посвящена и работа Demarbaix (89). Этотъ авторъ относится скептически не только къ непрямоу фрагментационну Arnold'a, но и къ ученію о прямомъ дѣленіи гигантскихъ клѣтокъ Werner'a и Denys. По его мнѣнію, единственнымъ способомъ размноженія гигантскихъ клѣтокъ является „множественный каріокинезъ“. Блестящія, сильно закрашивающіяся ядра, которыя Arnold считаетъ одной изъ стадій дѣленія, а Denys объясняетъ съживаніемъ остова, представляютъ изъ себя явленія помертвныя, трупныя: процентъ ихъ, равный 0 при нормальной фиксациіи, достигаетъ черезъ сутки послѣ смерти до 100. Прямое дѣленіе на двѣ части, какъ его описывалъ Werner, не доказано и симулируется углубленіями клѣточного тѣла и двумя клѣтками, прижатыми другъ къ другу. Эндогенное образованіе клѣтокъ, наблюдавшееся Denys, вѣроятно объясняется фагоцитозомъ, на возможность котораго указывалъ еще Löwit.

Одновременно съ работой Demarbaix вышла работа Arnold'a о селезенкѣ бѣлой мыши. Такъ какъ онъ изучалъ въ ней объекты, фиксированные немедленно по умерщвленіи животнаго, то, очевидно, объясненіе гомогенности ядеръ, данное Demarbaix оказывалось непригоднымъ.

Denys (89) немедленно предпринялъ изслѣдованіе селезенки бѣлыхъ мышей и рѣшительно высказался противъ ученія Arnold'a. (Я излагалъ уже его отзывъ въ главѣ о лейкоблестахъ). Denys отвергаетъ непрямую фрагментацию; въ согласіи съ Demarbaix онъ считаетъ множественный каріокинезъ единственной формой дѣленія, а картины стеноза, описанныя имъ раньше, сводитъ къ фагоцитарной дѣятельности гигантскихъ клѣтокъ.

Sanfelicce (90) находитъ въ костномъ мозгу кролика двѣ разновидности гигантскихъ клѣтокъ, описанныя Arnold'омъ: 1) клѣтки съ свѣтлымъ, почкующимся ядромъ, 2) съ гомогеннымъ, интенсивно красящимся. Первая происходитъ, по его мнѣнью, изъ слиянія лейкобластовъ, вторья эритробластовъ; какъ тѣ такъ и другія—формы регрессивныя. Въ тѣла образовавшихся гигантскихъ клѣтокъ могутъ заползать лейкоциты съ цѣлями питанія.

Работа Howell'a (91) содержитъ въ себѣ критику возрѣній Arnold'a, Löwita, Foa; труды бельгийскихъ ученыхъ остались для него неизвѣстными. Мегакариоциты, по мнѣнью Howell'a, развиваются изъ лимфоидныхъ клѣтокъ прямо путемъ ихъ роста; въ нормальныхъ мегакариоцитахъ встрѣчается одно полиморфное ядро съ хроматиновымъ остовомъ и настоящимъ ядрышкомъ. На ряду съ этимъ попадаются клѣтки съ ядромъ, красящимся диффузно и какъ будто дѣлящимся на части; Howell считаетъ эти формы дегенеративными: „in process of dissolution hence the fragmentation of the nucleus“ (p. 121). Непрямой фрагментации, такимъ образомъ, не существуетъ, но каріокинеза Howell тоже не выдѣляетъ и предполагаетъ, что клѣтки дѣлятся прямымъ путемъ по схемѣ Wegner'a; въ подтвержденіе своихъ взглядовъ онъ рисуетъ двуядерную гигантскую клѣтку съ бисквитовиднымъ тѣломъ, а затѣмъ двѣ гигантскія клѣтки, плотно прижатія другъ къ другу. Мегакариоциты не имѣютъ никакого отношенія къ процессу образованія бѣлыхъ или красныхъ тѣлецъ, ихъ нельзя также считать дегенеративными формами. Howell предлагаетъ свою, не лишнюю остроумія, гипотезу: мегакариоциты являются клѣтками секреторными, выделяющими какое-то вещество въ плазму; оно служитъ, вѣроятно, для питанія развивающихся красныхъ тѣлецъ. Въ доказательство онъ указываетъ на особое зернистое вещество, которое можно найти вокругъ мегакариоцитовъ и на вакуоли, примыкающія къ оболочкѣ и, повидному, выделяющіяся изъ тѣла клѣтки. Объектомъ изслѣдованій Howell'a служилъ костный мозгъ зародышей кошки.

Въ началѣ 90-хъ годовъ, одна за одной, появились нѣсколько работъ о гигантскихъ клѣткахъ зародышевой печени.

Kuborn (90) изслѣдовалъ печень зародышей барана; онъ стремится доказать, что мегакариоциты представляютъ особый видъ сосудобразовательныхъ клѣтокъ (cellules vasoformatives de Ranvier). Они развиваются или изъ особыхъ клѣтокъ, лежащихъ между печеночными, или прямо, какъ отрisky капилляровъ. Когда клѣтка вырастетъ, ядро ея даетъ путемъ почкованія (par gemmation) рядъ мелкихъ ядеръ; тѣ изъ нихъ, которыя расположатся по периферіи, образуютъ ядра будущихъ капилляровъ, остающіяся по срединѣ превратятся въ ядра эритробластовъ, а протоплазма клѣтки дастъ кровяную плазму. У взрослыхъ зародышей внутри мегакариоцитовъ образуются прямо безъядерныя кровяныя тѣльца.

Van der Stricht (91, 92) въ своихъ извѣстныхъ работахъ о кроветвореніи удѣляетъ много вниманія гигантскимъ клѣткамъ печени

зародышей; онъ изслѣдовалъ ихъ у многихъ млекопитающихъ и, главнымъ образомъ, у кролика. Гигантскія клѣтки, по мнѣнью van der Stricht'a, не имѣютъ особой оболочки: отъ ихъ поверхности нѣрѣдко отходятъ простые или развѣтвленные отростки — псевдоподіи, указывающія на ихъ способность къ амебoidalнымъ движеніямъ. Протоплазма у вполне сформированныхъ клѣтокъ бываетъ нѣрѣдко раздѣлена на концентрическіе пояса, свѣтлые и темные; эта дифференцировка, появляющаяся по мѣрѣ роста и развитія клѣтокъ, вѣроятно, имѣетъ какое-нибудь физиологическое значеніе. Кромѣ того въ протоплазмѣ замѣчаются вакуоли, достигающія иногда громадныхъ размѣровъ и выпячивающія оболочку въ видѣ пузырей. Въ гигантскихъ клѣткахъ бываетъ много ядеръ: одно изъ нихъ, большое и полиморфное (noyau bourgeonnant), принадлежитъ самой клѣткѣ, другія ядра, мелкія, совершенно схожи съ ядрами эритробластовъ и захвачены клѣткой извнѣ. Эритробласты, превращаясь въ эритроциты, выталкиваютъ свои ядра наружу, а гигантскія клѣтки, обладая фагоцитарной способностью, поглощаютъ ихъ и уничтожаютъ; въ этомъ и заключается ихъ главное назначеніе.

Въ гигантскихъ клѣткахъ наблюдается и мультиполярный каріокинезъ, и прямое дѣленіе. Что касается каріокинеза, то онъ не сопровождается дѣленіемъ тѣла: дочернія ядра остаются въ материнской клѣткѣ и, сливаясь, образуютъ характерное „почкующееся ядро“. Размноженіе клѣтокъ происходитъ путемъ прямого дѣленія на двѣ равныя части или сразу на 3—4 части. Въ ядрѣ при дѣленіи ничего особеннаго не происходитъ, оно просто вытягивается и перешнуровывается; клѣточное тѣло можетъ дѣлиться двояко: или путемъ перешнурованія, какъ и ядро, или путемъ образованія клѣточной пластинки (plaque cellulaire). Ничего подобнаго непрямому фрагментированію van der Stricht не наблюдалъ. Развиваются гигантскія клѣтки изъ лейкобластовъ.

Во второй работѣ van der Stricht немного измѣняетъ свой взглядъ на мегакариоцитовъ: сохраняя за ними фагоцитарную функцію, онъ вводитъ ихъ въ составъ ретикулярной ткани. „Elles servent à former un reticulum de soutènement ou de charpente pour les cellules sanguines et sont intercalées sur le trajet des trabécules de ce réseau“ (p. 261).

Въ сообщеніи, сдѣланномъ совмѣстно van Bambeke и van der Stricht'омъ (91) мы находимъ тѣ же положенія, которыя были высказаны въ первой работѣ van der Stricht'a, только рѣче и опредѣленіе формулированныя. Мегакариоциты развиваются тремя путями: 1) лейкобласты вырастаютъ, ядра ихъ становятся полиморфными; 2) лейкобласты начинаютъ дѣлиться мультиполярнымъ митозомъ, дѣленіе не доходитъ до конца, а дочернія ядра сливаются въ одно долѣчатое ядро; 3) существующіе уже мегакариоциты дѣлятся мультиполярнымъ митозомъ, не доходящимъ до конца, дочернія ядра также сливаются. Размноженіе мегакариоцитовъ происходитъ исключительно прямымъ дѣленіемъ, которое является дополненіемъ (complement) неполнаго митоза; существуютъ

два вида прямого дѣленія: 1) перешнурованіе (болѣе рѣдкій) и 2) образование одной или нѣсколькихъ клѣточныхъ пластинокъ.

Kostanecki (92, 92a) подтверждаетъ за немногими исключениями всѣ фактически данныя van der Stricht'a о происхожденіи и дѣленіи гигантскихъ клѣтокъ зародышевой печени, но расходится съ нимъ во взглядахъ на значеніе этихъ образований. Онъ стоитъ всецѣло на сторонѣ Löwit'a и Flemming'a: мегакариоциты являются ненормально выросшими и лишенными всякой функціи лейкоцитами. Благодаря своимъ фагоцитарнымъ способностямъ они могутъ поглощать ядра эритроцитовъ и другія клѣтки, но это обстоятельство совершенно случайное. Kostanecki описываетъ подробно мультиполярный митозъ, не прибавляя ничего существенно новаго. Что касается дѣленія тѣла, то оно можетъ иногда происходить уже послѣ того, какъ ядра пришли въ покоящееся состояніе: на клѣткѣ образуются глубокія борозды, которыя и дѣлятъ ее на части. Этотъ процессъ Kostanecki характеризуетъ какъ „verspätete, der Kernteilung in willkürlichen Zeitabständen nachfolgende und sie gewissermassen vervollständigende Zellteilung“ (92a p. 342). То же самое имѣли въ виду van Bambeke и van der Stricht, говоря о „complement de la Caryomitose“. Но Kostanecki не можетъ согласиться, чтобы перешнурованіе ядра, предшествующее такому дѣленію тѣла, считалось „прямымъ“ дѣленіемъ: дѣло здѣсь идетъ только о разъединеніи уже ранѣе раздѣлившихся частей, и потому этотъ процессъ слѣдуетъ называть „Dissociation der Kerne“. Иногда отъ гигантской клѣтки отдѣляются мелкія одноядерныя части, нежизнеспособныя и скоро гибнущія. Когда мегакариоциты гибнутъ, ядро ихъ сначала начинаетъ краситься диффузно, затѣмъ блѣднѣетъ; первыя стадіи дегенераціи были сочтены Arnold'омъ за притовленіе къ дѣленію.

M. Heidenhain (94) далъ очень подробно и систематическое описаніе гигантскихъ клѣтокъ костнаго мозга кролика. Новыхъ подробностей, не отмѣченныхъ его предшественниками, имъ найдено мало, но весь имѣющийся матеріалъ сгруппированъ и освѣщенъ такъ, что получается довольно стройная картина.

Ядро мегакариоцитовъ, при всемъ его внѣшнемъ разнообразіи, представляется изъ себя „толстостѣнный, полый шаръ, въ стѣнкахъ котораго имѣются прорывы въ видѣ окошекъ или каналовъ“; проводить эту форму подъ рубрику полиморфіи нельзя, такъ какъ она возникаетъ въ результатѣ митоза.

Пространство внутри ядра, „Rugencoele“, выполнено „эндоплазмой“, которая при посредствѣ прободящихъ ядро каналовъ соединяется съ околоядерной „экзоплазмой“; у типичныхъ гигантскихъ клѣтокъ экзоплазма состоитъ изъ трехъ концентрическихъ слоевъ: внутренняго, средняго и наружнаго. Въ эндоплазмѣ помѣщается главная группа центральныхъ тѣлецъ, во внутреннемъ слоѣ экзоплазмы встрѣчаются иногда побочныя группы, меньшей величины; прежніе авторы (v. d. Stricht, Kostanecki) видѣли простую сферу въ единственномъ числѣ. Эндоплазма и внутрен-

ній слой экзоплазмы окрашиваются *слабо*, иногда они бываютъ однородными, иногда мелкозернистыми. Отъ главнаго микроцентра идутъ радиально нити митоза, заключающія въ себѣ зерна (Zellenmikrosomen), они продолжаютъ къ экзоплазму; на границѣ между внутреннимъ и среднимъ слоемъ экзоплазмы находится „пограничная перепонка 3-го порядка“, образуемая слоемъ крупныхъ микросомъ, сидящихъ на нитяхъ митоза. Средній слой экзоплазмы компактный и *сильно красится*; строеніе его неясно, но, вѣроятно, нити митоза продолжаютъ и въ него; между среднимъ и наружнымъ слоемъ — „пограничная перепонка 2-го порядка“. Наружный слой является свѣтлымъ, съ радиально пробѣгающими нитями или грубыми сѣтями, на его поверхности находится оболочка 1-го порядка. Наружный слой нерѣдко отваливается, оболочка 2-го порядка становится тогда клѣточной оболочкой; иногда уничтожается и средній слой. Это отпаденіе слоевъ M. Heidenhain считаетъ аналогичнымъ дѣленію клѣточного тѣла „mit Zellplatte“, такъ какъ слои отдѣляются по линіи микросомъ.

Физиологическое значеніе мегакариоцитовъ обуславливается отпаденіемъ клѣточныхъ слоевъ, которые, вѣроятно, оказываютъ влияніе на составъ кровяной плазмы. То же самое предполагалъ и Howell, но, по мнѣнію M. Heidenhain'a, нельзя считать мегакариоциты секреторными элементами, такъ какъ въ нихъ нѣтъ полярной дифференцировки: дѣло заключается въ особомъ обмѣнѣ веществъ съ прогрессивной и регрессивной фазой, при чемъ первая сопровождается приростомъ вещества, вторая — его распаденіемъ.

Гигантскія клѣтки развиваются изъ лейкоцитовъ, при чемъ на пути развитія испытываютъ мультиполярный митозъ; послѣдующее прямое дѣленіе тѣла является его дополненіемъ (complement v. d. Stricht'a). M. Heidenhain признаетъ возможность прямого дѣленія въ двухъ типичныхъ формахъ, установленныхъ v. d. Stricht'омъ: путемъ перешнурованія и образования клѣточной пластинки. Клѣтка, дѣлящаяся первымъ путемъ, вытягивается, при чемъ вытягивается и ея микроцентръ; затѣмъ она получаетъ форму бисквита и раздѣляется на двѣ части, равныя или неравныя.

При дѣленіи по второму способу клѣтка сохраняетъ свою форму, но съ одной стороны ея образуется щелеобразное углубленіе, распространяющееся на всю поверхность клѣтки; въ результатѣ получаются клѣточные пары, какъ описывалъ Werner, „spiegelbildlich“. Въ обоихъ процессахъ дѣленіе цитоплазмы предшествуетъ или, по крайней мѣрѣ, идетъ рука объ руку съ дѣленіемъ ядра. Такъ какъ дѣленіе путемъ перешнурованія наблюдается часто въ ненормальныхъ и отмирающихъ клѣткахъ, то жизнеспособность (Vitalität) этого процесса, кажется M. Heidenhain'у сомнительной; впрочемъ, прибавляетъ онъ, необходимы дальнѣйшія изслѣдованія, чтобы отличать нормальные ампыозы отъ дегенеративныхъ. Явленіе дегенераціи мегакариоцитовъ раздѣляется на 3 періода. Въ первомъ, тѣло, лишенное наружнаго слоя, теряетъ способность сопротив-

ляться давлению, отчего принимает причудливые формы; полиморфия ядра увеличивается, от него отделяются пузырьки, и содержимое его начинает усиленно закрашиваться (непрямое фрагментирование Arnold'a). Во втором периодѣ происходит уменьшение ядра, уменьшение цитоплазмы до полного исчезновения; такимъ путемъ могутъ образоваться гигантскія голыя ядра. Въ третьемъ периодѣ ядро распадается въ кучку базихроматиновыхъ зеренъ.

Н. Богдановъ (99) изслѣдовалъ гигантскія клѣтки костного мозга у собакъ въ нормальномъ состояніи и послѣ кровопусканій. Онъ отмѣчаетъ внутренней свѣтлый посязъ вокругъ ядра, но различіе между среднимъ и наружнымъ слоемъ, а также пограничныхъ перепонокъ найти не могъ. Отъ периферіи клѣтокъ иногда отходятъ протоплазменные отростки, проникающіе между сосѣдними клѣтками; иногда клѣтка кажется какъ бы отставшей и получаетъ „ворсистый видъ“.

Какъ въ нормальномъ мозгу, такъ и послѣ кровопусканія, Богдановъ не видѣлъ митозовъ гигантскихъ клѣтокъ. „Наоборотъ, сравнительно нерѣдко попадались фигуры ядеръ, позволившія думать о прямомъ дѣленіи; иногда въ одной клѣткѣ лежали два ядра приблизительно одинаковой величины, разграниченныя между собой лишь тонкимъ слоемъ протоплазмы или даже связанныя вмѣстѣ тонкой полоской ахроматиноваго вещества“. Изрѣдка попадались также гигантскія клѣтки съ близко находящимися ядрами и протоплазмой, разграниченной почти прямой линіей (на разрѣзѣ), какъ будто только что произошло перешнурованіе на двѣ части“ (р. 109). Въ дѣятельномъ костномъ мозгу эти картины наблюдаются чаще, такъ же какъ другая форма дѣленія, соответствующая *прямой* фрагментации Arnold'a и Denys. „Процессъ состоитъ въ отшнурованіи отъ главнаго ядра мелкихъ побочныхъ ядеръ приблизительно одинаковой величины. Затѣмъ вокругъ этихъ ядеръ обособляется слой протоплазмы, и получаются новыя клѣтки, лежація внутри гигантскихъ“ (ib.). Эти клѣтки являются, по мнѣнію Богданова, молодыми формами какъ эритробластовъ, такъ и лейкобластовъ, или же ихъ исходной формой.

Въ послѣднее время Retzius (01) описываетъ въ мегакариоцитахъ костного мозга кролика образованія, имѣющія видъ полостей, круглыхъ и овальныхъ, или червеобразныхъ каналцевъ, которые пронизываютъ тѣло клѣтки въ различныхъ направленіяхъ и открываются на поверхности. Retzius указываетъ на ихъ сходство съ внутриклѣточными ходами железистыхъ клѣтокъ и каналцами, найденными Holmgren'омъ, въ нервныхъ клѣткахъ. Присоединяясь къ мнѣнію Heidenhain'a о секреторной дѣятельности мегакариоцитовъ, онъ считаетъ описанная образованія секреторными путями. Обнаружить ихъ методомъ Golgi не удалось.

Такимъ образомъ, до самаго послѣдняго времени въ наукѣ продолжаютъ держаться, различныя, другъ друга исключаютъ, взгляды на значеніе мегакариоцитовъ. Согласно одному, мегакариоциты являются формами аберрантными, дегенеративными и не имѣющими никакой функціи

(Flemming, Löwit, Sanfelice, Kostanecki); по другому, прямо противоположному, мегакариоциты принимаютъ активное участіе въ процессѣ кровотворенія. И здѣсь мнѣнія изслѣдователей расходятся: одна группа считаетъ гигантскія клѣтки родоначальниками эритро-или лейкобластовъ (Foa, Salvioli, Arnold, Denys, Kuborn, Whiting, Богдановъ), другая приписываетъ имъ образованіе нѣкоторыхъ составныхъ частей плазмы (Howell, M. Heidenhain, Retzius); особнякомъ стоитъ мнѣніе van der Stricht'a; гигантскія клѣтки уничтожаютъ путемъ фагоцитоза ядра эритробластовъ.

Также не достигнуто полного единенія и по вопросу о происхожденіи мегакариоцитовъ: громадное большинство производитъ ихъ отъ лейкобластовъ; Kölliker и Kuborn отъ эндотелия капилляровъ; van der Stricht причисляетъ ихъ къ стойкимъ клѣткамъ соединительной ткани, и къ этому мнѣнію присоединяется Ebner (въ послѣднемъ изданіи Kölliker's Gewebelehre).

Гораздо большее согласіе замѣчается въ интересующемъ насъ вопросѣ о дѣленіи мегакариоцитовъ. Ученіе Arnold'a о непрямомъ фрагментированіи встрѣтило такой единодушный отпоръ, подверглось такой всеобщей, уничтожающей критикѣ, что должно считатьъ окончательно похоропленнымъ. Denys и Demarbaix доказали существованіе мультиполярнаго каріокинеза; послѣдующія работы van der Stricht'a, van Bambeke и Kostanecki'а единогласно показали, что дѣленія клѣточного тѣла послѣ множественнаго митоза ядра не происходятъ. Прямое дѣленіе, какъ нормальный способъ размноженія гигантскихъ клѣтокъ, въ видѣ ли почкованія съ послѣдующимъ эндогеннымъ дѣленіемъ, или въ видѣ обычнаго прямого дѣленія на двѣ части, признается почти всѣми авторами, изучавшими мегакариоциты. Foa и Salvioli, Arnold, Denys, Kuborn описываютъ почкованіе; Werner, Howell, van der Stricht, van Bambeke, Kostanecki, M. Heidenhain признаютъ обыкновенное прямое дѣленіе, Богдановъ — оба вида размноженія. Одиноко стоитъ мнѣніе Demarbaix, отрицающаго всякое прямое дѣленіе въ гигантскихъ клѣткахъ; у позднѣйшихъ авторовъ оно не встрѣтило сочувствія.

Собственныя наблюденія.

Селезенка бѣлой мыши. Печень зародышей бѣлыхъ мышей на позднихъ стадіяхъ развитія. (Фиксація жидкостью Hertmann'a и сулемой съ укусуной).

Селезенка мышей всѣхъ возрастовъ принимаетъ участіе въ процессѣ кровотворенія, возмѣщая, вѣроятно, незначительный объемъ краснаго костнаго мозга; въ связи съ этимъ въ каждой селезенкѣ можно найти гигантскія клѣтки совершенно того же типа, что и мегакариоциты костнаго мозга. Поперечный разрѣзъ селезенки имѣетъ форму треугольника; Мальпигіевы тѣла на немъ расположены въ нѣкоторомъ разстояніи отъ края сплошной лентой, а непосредственно подъ оболочкой и въ срединѣ срѣза находится селезеночная мякоть. Въ этихъ мѣстахъ и слѣ-

дуетъ искать мегакариоцитовъ, такъ какъ они никогда не заходятъ вглубь лимфатическихъ фолликуловъ, а лежатъ или на ихъ окраинѣ, или въ центрѣ мякоти. На каждомъ поперечномъ разрѣзѣ удается найти отъ 8 до 15 мегакариоцитовъ.

Зародыши мышей, находившіеся въ моемъ распоряженіи, были почти совершенно сформированы, но кроветворная дѣятельность печени была въ полномъ ходу. Срѣзы при слабомъ увеличеніи казались усыпанными компактными, сильно красящимися ядрами эритробластовъ, среди которыхъ были разсыяны тамъ и сямъ гигантскія кѣтки; въ отношеніи числа послѣднихъ замѣчалось различіе, смотря по мѣсту, изъ какого былъ взятъ кусочекъ.

Строеніе мегакариоцитовъ селезенки и зародышевой печени совершенно одинаково, поэтому въ дальнѣйшемъ я буду говорить о мегакариоцитахъ вообще, указывая, гдѣ это будетъ необходимо, мѣсто ихъ нахождения.

Развивающіеся мегакариоциты. Мегакариоцитъ, достигшій такихъ размѣровъ, что его можно съ увѣренностью отличить отъ окружающихъ эритро- или лейкобластовъ, имѣетъ округлую форму и ясно очерченный контуръ. Тѣло его красится довольно хорошо кислыми красками, но въ нѣжный тонъ: свѣтлозеленый или свѣтлорозовый; тонкое строеніе тѣла выступаетъ неясно: чаще оно кажется волокнистостѣпчатымъ, иногда слабо зернистымъ. Ядро большое, съ большими настоящими ядрышками и хроматиновой сѣткой; оно рѣдко имѣетъ правильную форму, обыкновенно и въ этомъ возрастѣ является полиморфнымъ, напр., въ видѣ подковы, съ концами, заходящими другъ на друга, или имѣетъ болѣе сложную дольчатую форму, съ узкимъ каналомъ посреди долекъ.

Рѣшить вопросъ о томъ, какія кѣтки даютъ начало гигантскимъ, очень трудно. Можно сказать только съ большою степенью вѣроятности, что со столбиками кѣтками соединительной ткани и съ эндотелиемъ сосудовъ онѣ не имѣютъ ничего общаго. Если бы такая связь существовала, она должна была выразиться на раннихъ стадіяхъ въ чемъ либо: въ формѣ, положеніи, въ соединеніи съ другими кѣтками помощью мостиковъ, или въ характерѣ ядра. Но самое внимательное наблюденіе не позволяетъ открыть ничего въ пользу такого предположенія: мегакариоциты все время своего существованія являются „свободными“ кѣтками. Развиваются ли мегакариоциты изъ лейкобластовъ, какъ предполагаютъ обыкновенно, или эритробластовъ, или изъ ихъ общей родоначальной формы, какъ третій самостоятельный видъ, — этотъ вопросъ въ настоящее время долженъ остаться открытымъ и требуетъ новыхъ фактическихъ данныхъ для своего разрѣшенія.

Взрослые мегакариоциты по характеру кѣточного тѣла раздѣляются на нѣсколько видовъ, связанныхъ между собой постепенными переходами. Ядра у всѣхъ этихъ формъ построены болѣе или менее одинаково, поэтому я опишу ихъ сначала.

Можно сказать вѣстѣ съ Arnold'омъ, что *типичное ядро* мегакариоцита имѣетъ видъ корзины (Korb), или, слѣдуя М. Heidenhain'у, назвать его по-

лой сферой съ рѣшетчатыми стѣнками: оно состоитъ изъ долекъ большей или меньшей величины, расположенныхъ въ разныхъ плоскостяхъ и соединенныхъ между собой перемычками различной длины и толщины. Обыкновенно, между дольками образуется центральное пространство, заключающее въ себѣ участокъ цитоплазмы (Pugensoel); Arnold причисляетъ его къ ядру. Если отдѣльныя дольки соединены длинными перемычками, отодвинуты другъ отъ друга, то определить и зарисовать форму ядра легко: обыкновенно на одномъ изъ срѣзовъ мы получимъ довольно широкое кольцо, рассматривая предыдущіе и послѣдующіе срѣзы, нетрудно возстановить форму ядра въ тѣломъ. Но въ другихъ случаяхъ дольки сдвинуты другъ съ другомъ тѣсно, ядро производитъ впечатлѣніе кучи пузырьковъ или безформеннаго мѣшечка со складками, и только узкія прожилки протоплазмы между отдѣльными участками позволяютъ найти въ такомъ ядрѣ сходство съ основнымъ типомъ. Чѣмъ больше величина кѣтки, тѣмъ объемистѣе ядро и тѣмъ свободнѣе оно раскидывается.

Внутри ядра помѣщаются нѣсколько настоящихъ ядрышекъ, къ которымъ прикрѣпляются нити хроматиноваго остова. Въ общемъ, можно различать ядра свѣтлыя и темныя, какъ это дѣлали различные авторы по слѣдамъ Arnold'a: въ первыхъ хроматиновая сѣтъ шире раздвинута, и объемъ ядра больше; вторыя красятся гуще, обыкновенно, это ядра сжатыя или спавшіеся. Нельзя не отмѣтить въ этомъ отношеніи сходства ихъ съ ядрами лейкобластовъ и лейкоцитовъ лимфатическаго слоя печени; я указывалъ, какъ мѣняется тамъ общій видъ ядра въ связи съ измѣненіями ядернаго тонуса; вѣроятно, и въ гигантскихъ кѣткахъ мы имѣемъ сходныя колебанія. Разница въ окраскѣ нормальныхъ, покоящихся ядеръ мегакариоцитовъ, во всякомъ случаѣ, не очень велика: черезчуръ свѣтлыя или черезчуръ темныя ядра принадлежатъ кѣткамъ распадающимся и обуславливаются хроматолозомъ или пикнозомъ, двумя основными формами гибели ядра. Часть гомогенныхъ корзинчатыхъ ядеръ съ узкими перекаладинами, которыя Arnold описывалъ, какъ фазы непрямого фрагментирования, принадлежатъ, несомнѣнно, мультиполярному митозу: при мало-мальски недостаточной фиксаціи множественныя экваториальныя пластинки и дочерніе сливающіеся клубки производятъ прямо впечатлѣніе закрашенныхъ неровныхъ перекаладинъ.

По характеру *кѣточного тѣла* мегакариоцитовъ можно раздѣлить на нѣсколько видовъ: 1) мегакариоциты съ компактными тѣломъ, 2) двуслойные, 3) трехслойные, 4) гнибушіе. Такой порядкомъ соответствуетъ *последовательности* измѣненій ихъ внѣшняго вида; въ этомъ отношеніи мои наблюденія расходятся съ наблюденіями М. Heidenhain'a, выдвигающаго трехслойную форму въ первый рядъ, и стоятъ ближе къ возрѣніямъ v. d. Stricht'a.

1) Мегакариоциты съ компактнымъ тѣломъ отличаются отъ молодыхъ формъ главнымъ образомъ интенсивной окраской: тѣло ихъ принимаетъ яркорозовый цвѣтъ отъ эозина, насыщеннопогранный отъ кислаго

фуксина и темнозеленый от лихтриона. От осмевой кислоты оно замѣтно бурбѣтъ, и это обстоятельство, послѣ фиксаціи жидкостью Негманна, сообщает окраскѣ еще болѣе темный тонъ. Различить какую-нибудь слоистость въ этихъ клѣткахъ нельзя; протоплазма въ ругеносоеѣ имѣетъ такой же видъ, какъ и внѣ ядра. Клѣтки въ этой стадіи обыкновенно не очень велики, имѣютъ круглую форму съ рѣзко очерченными контурами. Никакихъ постороннихъ включеній въ тѣлѣ не замѣчается, и приписывать этому виду фагоцитарную способность нѣтъ основаній. Я считаю эти клѣтки сравнительно молодыми на основаніи ихъ формы, небольшихъ размѣровъ и отсутствію наружного слоя; встрѣчаются онѣ далеко не часто, главнымъ образомъ, въ зародышевой печени.

2) Двуслойные мегакарициты являются наиболѣе распространеннымъ видомъ. Они больше по величинѣ компактныхъ и имѣютъ различную форму, въ зависимости отъ давленія окружающихъ частей. Главная масса ихъ клѣточного тѣла является однородной и закрашивается темно, но периферическій слой на болѣе или меньшемъ протяженіи изменяется: диффузная окраска въ немъ исчезаетъ, онъ какъ бы разрѣзается и получаетъ волокнисто-сѣтчатое строеніе. Граница между нимъ и центральной массой выступаетъ въ видѣ довольно ровной и рѣзкой черты, которую М. Heidenhain описалъ, какъ „Grenzmembran 2-er Ordnung“; мнѣ кажется, что говорить здѣсь о настоящей перепонкѣ нельзя. Снаружи двуслойные мегакарициты покрыты ясной оболочкой, но только первое время: по мѣрѣ того, какъ разрѣженіе вещества по периферіи увеличивается, оболочка съ частью приставшей массы отваливается, и тогда контуры клѣтки становятся неровными. Такія клѣтки встрѣчаются очень часто; онѣ бывають покрыты съ поверхности волокнистыми выростами, иногда довольно правильной формы, на подобіе бахромы, чаще же неправильными, оборванными, висящими какъ лохмотья. Мегакарициты этой стадіи могутъ достигать значительной величины; чтобы получить для себя необходимое мѣсто, они должны оттѣснять сосѣднія клѣтки, и сами, конечно, испытываютъ давленіе съ ихъ стороны. Поэтому они рѣдко утрачиваютъ основную шарообразную форму; становятся вытянутыми, изгибаются и даже развѣтвляются; мелкія клѣтки, главнымъ образомъ эритробласты, лежащія кругомъ, вдавливаются въ ихъ тѣло, иногда на значительную глубину.

3) Трехслойные мегакарициты развиваются изъ предыдущей формы путемъ разрѣженія и разволоченія тѣла въ непосредственномъ соствѣ съ ядромъ; и здѣсь разрѣженная часть можетъ рѣзко отдѣляться отъ компактнаго слоя, симулируя перепонку („1-er Ordnung“ М. Heidenhain'a). Сначала вокругъ ядра появляется узенькая свѣтлая каемка; она постепенно расширяется на счетъ компактнаго слоя, и мы получаемъ типичнаго трехслойнаго мегакарицита, какъ его изображаетъ на своихъ рисункахъ М. Heidenhain. Смотря по относительному развитію всѣхъ трехъ слоевъ, клѣточное тѣло получаетъ самый разнообразный видъ.

4) Мегакарициты рано или поздно погибають: иногда уничтожается тѣло, и остаются одни ядра („голыя ядра“ авторовъ), иногда ядро подвергается хроматолізу раньше окончательнаго разрушенія тѣла. Въ томъ и въ другомъ случаѣ первая стадія дегенераціи характеризуется тѣмъ, что компактный слой исчезаетъ совсѣмъ, и тѣло становится рѣдкимъ, какъ кружево. По своей свѣтлой окраскѣ и отсутствію слоевъ такой мегакарицитъ имѣетъ нѣкоторое сходство съ молодыми формами, но неровный, какъ бы обгрызенный, контуръ и грубая вакуолизація предохраняють отъ смѣшиванія. Повидимому, медленная смерть мегакарицита, съ постепеннымъ хроматолізомъ ядра, происходитъ тогда, когда его не особенно тѣснятъ сосѣднія клѣтки; въ противномъ случаѣ тѣло его раздавливается и разрывается выдвигавшимися со всѣхъ сторонъ эритро- и лейкобластами, такъ что остаются одни голая ядра, ожидающія своей гибели.

Въ компактныхъ участкахъ тѣла мнѣ удалось наблюдать нѣсколько разъ образованія, описанныя Retzius'омъ подъ именемъ секреторныхъ капилляровъ. Въ большинствѣ клѣтокъ можно обнаружить свѣтлыя пространства различной величины и формы, мелкія вакуоли, ищущія цѣпочками, и т. д., но всѣ эти образованія выступаютъ очень неясно. Находящіяся „wurmformige oder darmschlingenartige Kanälchen“ встрѣчаются сравнительно въ немногихъ клѣткахъ послѣ фиксаціи жидкостью Негманна; они выступаютъ очень рѣзко въ видѣ свѣтлыхъ извивающихся трубочекъ на сильно закрашенномъ фонѣ компактной цитоплазмы. Связывать ихъ съ секреторной дѣятельностью мегакарицита врядъ ли возможно, такъ какъ она до сихъ поръ не доказана; изслѣдованія Holmgren'a, показавшія обширное распространеніе этихъ образованій (трофоспонгія), позволяютъ предполагать въ нихъ приспособленія, играющія роль въ жизни клѣтки, какъ таковой, независимо отъ ея секреторной функціи. Симулировать настоящіе каналцы могутъ трещины и разрывы, встрѣчающіеся иногда въ тѣлѣ мегакарицитовъ; о нихъ будетъ еще рѣчь впереди.

Въ мегакарицитахъ были описаны три вида дѣленія: многополюсный каріокинезъ, фрагментация ядра съ эндогеннымъ образованіемъ клѣтокъ и прямое дѣленіе на двѣ части.

Многополюсный каріокинезъ, не сопровождающійся дѣленіемъ тѣла, мнѣ удалось видѣть, какъ въ зародышевой печени, такъ и въ селезенкѣ взрослыхъ. Онъ протекаетъ совершенно такъ же, какъ это было описано много разъ; превосходящія изслѣдованія Kostaneck'аго и van der Stricht'a дѣлають излишнимъ его изображение. Я долженъ указать только, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ остановка дѣленія происходитъ ранѣе расхожденія дочернихъ звѣздъ, и ядра начинаютъ свою реконструкцію въ стадіи экваторіальной пластинки или метакинеза. Вѣроятно, испитавъ дѣленіе, мегакарицитъ является окончательно сформированнымъ, и дальнѣйшая исторія его сводится къ измѣненіямъ въ величинѣ и строеніи клѣточного тѣла, описаннымъ ранѣе. Очень рѣдко мнѣ приходилось видѣть каріокинезъ въ клѣткахъ двуслойныхъ; въ болѣе старыхъ его, повидимому, не бываетъ совсѣмъ.

Под именем *фрагментации* описывается отделение от ядра небольших круглых частей, равных по размерам ядру лейко-или эритробласта. О существовании „непрямой фрагментации“ Arnold'a, как это видно из обзора литературы, теперь не может быть и речи; достаточно указать, что в учении Arnold'a существенную роль играет совершенно неверное представление о ядре как о сплошном шарѣ, раздвояющемся вследствие группировки хроматина по периферии, в отдельных узловых точках.

На возможность прямой фрагментации существуют указания многих авторов до самого последнего времени. И, действительно, изучая одну за одной десятки клеток, можно найти клетки с изолированно лежащими побочными ядрами (см., напр., рис. 34). Эти находки не очень часты: большинство картин объясняется просто срѣзыванием выступающих частей дочечатаго ядра, при чем мостики, соединяющий ядро с главной массой, остается на другом срѣзѣ; но за всемъ тѣмъ известное число побочных ядер, несомненно, существует. Они имеютъ обыкновенно правильную шарообразную форму; внутри находится рѣдкий хроматиновый остовъ, сводящийся иногда къ нѣсколькимъ окрашеннымъ зернышкамъ; такіа ядра производятъ впечатлѣніе прозрачныхъ пузырьковъ — вакуолей. Кажется, будто хроматинъ исчезаетъ, и побочна ядра постепенно дегенерируются, но малое содержание в нихъ хроматина можетъ находить объяснение, какъ мы увидимъ, и въ другомъ.

Возможность происхожденія побочных ядеръ путемъ отщипыванія отдельныхъ долекъ отъ главнаго, оспаривать трудно: при видѣ дочечатыхъ, лопастныхъ ядеръ, сложенныхъ иногда изъ кучки пузырьковъ, мысль о полномъ отдѣленіи нѣкоторыхъ изъ нихъ невольно приходитъ на умъ. Но, повидимому, дѣло въ большинствѣ случаевъ происходитъ иначе, и *образование ядерныхъ фрагментовъ находитъ объяснение въ позднихъ стадіяхъ каріокинеза*. Моментъ, въ который начинается реконструкция, застаётъ хроматиновые петли въ самомъ различномъ положеніи, что бываетъ всегда при abortивныхъ митозахъ: очень часто отдѣльныя хромосомы и группы ихъ отходятъ на большое расстояние отъ остальныхъ, вмѣсто правильной фигуры дочерней звѣзды образуются растянутыя ленты, остающіяся въ соприкосновеніи съ хроматиновой фигурой *vis à vis* и т. д. Подобныя картины могутъ наблюдаться и въ нормальныхъ митозахъ: онѣ представляютъ изъ себя простую неровность въ теченіи процесса, мѣстную задержку, и въ дальнѣйшемъ сглаживаются; здѣсь же наступающа реконструкция прерываетъ дѣленіе и фиксируетъ положеніе хромосомъ (рис. 32). Группы рядомъ лежащихъ петель соединяются тонкими перемычками, продвѣиваютъ дезинтеграцію и превращаются въ рядъ вытянутыхъ и соединенныхъ между собою пузырьковъ; хромосомы, лежація въ нѣкоторомъ отдаленіи, образуютъ отдѣльные пузырьки различной величины. Если въ дальнѣйшемъ теченіи реконструкціи эти отдѣльныя ядра разбухнутъ и прилягутъ къ другимъ, оболочка на мѣстѣ соприкосновенія исчезаетъ, и они входятъ въ составъ общей массы —

такъ происходитъ образованіе корзинчатаго ядра; но если между ними и сосѣдями останется пролинка протоплазмы, они останутся отдѣленными и въ стадіи покоя. На рисункѣ 32 изображено ядро молодого мегакариоцита въ моментъ реконструкціи послѣ множественнаго митоза; изслѣдованіе другихъ разрѣзовъ того же ядра показываетъ, что нижній большой фрагментъ лежитъ совершенно отдѣльно, также какъ маленкій осколокъ сверху. Подобныя картины можно наблюдать перѣдко, и онѣ даютъ, какъ мнѣ кажется, самое простое объясненіе побочнымъ ядрамъ мегакариоцитовъ. Смотря по количеству пошедшихъ на его образованіе хромосомъ, величина побочнаго ядра и его богатство хроматиномъ будетъ различно; ядро можетъ казаться свѣтлымъ даже вскорѣ послѣ возникновенія, впоследствии же, по мѣрѣ разбуханія, оно можетъ стать прозрачною вакуолей и, только обращая вниманіе на присутствіе оболочки и пристѣпнаго слоя хроматина, удается опредѣлить его настоящую природу (рис. 34).

Съ ученіемъ о фрагментации ядра тѣсно связано ученіе о происхожденіи кровяныхъ тѣлецъ на счетъ гигантскихъ клетокъ: вокругъ отдѣляющихся частей ядра происходитъ отграниченіе протоплазменнаго слоя, по выраженію Arnold'a, „bald endogen, bald randständig“. Это ученіе, высказанное Foa и Salvini, было впоследствии развито Arnold'омъ, Denys, Kubog'омъ, Богдановымъ; оно нашло противниковъ въ лицѣ Löwit'a, Demarbaix, Sanfelice, van der Stricht'a, Kostaneck'aro, M. Heidenhain'a. Рисунки, приводимые авторами въ подтвержденіе своихъ возрѣній, совершенно одинаковы: они сводятся къ изображенію въ тѣлѣ мегакариоцита различныхъ мелкихъ клетокъ; но въ то время какъ одни утверждаютъ, что эти клетки образовались на мѣстѣ, другіе считаютъ ихъ проникшими извнѣ, чаще всего захваченными путемъ фагоцитоза. Удалось наблюдать такіа картины и мнѣ; при своихъ изслѣдованіяхъ я обращалъ больше вниманія на мегакариоциты, которыхъ можно было заподозрѣть въ эндогенномъ дѣленіи или фагоцитозѣ, и старался путемъ изученія серіи срѣзовъ точно ориентироваться въ положеніи мелкихъ клетокъ. Результаты, къ которымъ я пришелъ, заключаются въ слѣдующемъ. Я совершенно согласенъ съ Богдановымъ, отрицающимъ фагоцитарную способность мегакариоцитовъ: фагоцитозъ связанъ съ перевариваніемъ, разрушеніемъ воспринятыхъ элементовъ, въ чемъ мы можемъ убѣдиться на фагоцитахъ (гигантофагахъ) той же селезенки, тогда какъ въ мегакариоцитахъ нельзя отмѣтить ничего подобнаго. Но я и вообще не могъ убѣдиться въ фактѣ нахождения мелкихъ элементовъ *внутри* тѣла гигантскихъ клетокъ; какъ я уже указывалъ, эритробласты вплотную охватываютъ ихъ и, послѣ отпаденія оболочки, могутъ двинуться довольно глубоко въ наружный слой, но дальше этого дѣла не идетъ. Если принять во вниманіе *неправильности формы* мегакариоцитовъ, будетъ вполне понятно, что *клетки, лежація въ удлубленіяхъ по периферіи, на тангенціальныхъ срѣзахъ будутъ казаться лежащими внутри мегакариоцита*; убѣдиться въ этомъ можно только, простѣжн-

вая рядь срѣзовъ одной и той же кѣтки. Пока мегакариоцитъ сохраняетъ наружную оболочку, и периферическій слой не успѣлъ подергнуться распадению, кѣтки не могутъ въ него вдавливаться: въ такихъ мегакариоцитахъ не имѣется, обыкновенно, и намековъ на внутрикѣлочныя включенія. Поэтому и въ зародышевой печени, гдѣ мегакариоциты помѣщаются въ капиллярахъ и подвергаются меньшимъ insultамъ, приходится очень рѣдко встрѣчать подозрительныя картины. Другой, болѣе рѣдкій случай, симулирующей эндогенное размноженіе, заключается въ массовомъ скопленіи лейкоцитовъ у тѣла погибающихъ гигантскихъ кѣтокъ: протоплазма можетъ исчезать совсѣмъ, и, кажется, будто мегакариоцитъ превратился въ мѣшокъ, набитый лейкоцитами. Denys, описавшій эти случаи какъ эндогенное размноженіе, въ другой работѣ самъ призналъ свою ошибку.

Съ другой стороны, ядерные фрагменты или побочныя ядра, которыхъ мнѣ удалось наблюдать, никогда не обнаруживали измѣненій, указывающихъ на ихъ превращеніе въ богатые хроматиномъ ядра эритро-или лейкобластовъ; скорѣе наоборотъ, они свѣтлѣли. Такимъ образомъ, и съ этой стороны никакихъ данныхъ въ пользу эндогеннаго размноженія не имѣется.

Прямое дѣленіе. Приступая къ изложенію этого вопроса, ради котораго, собственно, и было предпринято изслѣдованіе гигантскихъ кѣтокъ, я долженъ съ самаго начала заявить, что *прямого дѣленія мегакариоцитовъ, какъ явленія, служащаго для ихъ размноженія, по моимъ наблюденіямъ, не существуетъ.*

Такое же возрѣніе, высказанное въ 1889 году Demarbaix, не нашло себѣ сочувственнаго отклика: всѣ авторы, работавшіе послѣ него надъ гигантскими кѣтками, доказываютъ существованіе прямого дѣленія; следовательно, вопросъ не такъ легокъ и требуетъ подробнаго мотивированнаго разъясненія.

Факты, которыми я располагаю для сужденія, совершенно одинаковы съ тѣмъ, что видѣли и описали Werner, van der Stricht, Kostanecski, M. Heidenhain, Богдановъ: достаточно сравнить приводимые ниже рисунки съ рисунками упомянутыхъ авторовъ. Такимъ образомъ, и здѣсь дѣло сводится къ различному толкованію явленій.

Основные положенія авторовъ, писавшихъ о прямомъ дѣленіи мегакариоцитовъ, могутъ быть резюмированы слѣдующимъ образомъ:

1. Существуютъ два типа дѣленія: путемъ перешнурованія и путемъ образованія кѣлочной пластинки.
2. Дѣленіе кѣлочнаго тѣла во многихъ случаяхъ начинается раньше дѣленія ядра.
3. Мегакариоциты, лежащіе попарно и тѣсно прижатые другъ къ другу, произвошли въ результатъ прямого дѣленія. (Одно изъ главныхъ доказательствъ существованія процесса).
4. Мегакариоцитъ можетъ дѣлиться сразу на нѣсколько частей.
5. На прямое дѣленіе можно смотрѣть, какъ на дополненіе мультиполярнаго неполнаго каріокинеза („complement“).

Эти положенія будутъ разобраны мною по порядку.

Ад. 1 и 2. Я изобразилъ на рис. 33 и 34 болѣе типичные случаи дѣленія путемъ перешнурованія, которые мнѣ удалось наблюдать; на рис. 35 и 36—дѣленіе путемъ „образованія кѣлочной пластинки“. На нихъ можно познакомиться съ общимъ характеромъ процесса и убѣдиться, что дѣленіе протоплазмы дѣйствительно упереджаетъ дѣленіе ядра, въ противоположность обычному прямому дѣленію, или, по крайней мѣрѣ, идти рука объ руку. Я старался выбрать болѣе рѣзкіе случаи, обыкновенно измѣненія выражены слабѣе. Нѣтъ ничего легче, какъ подобрать

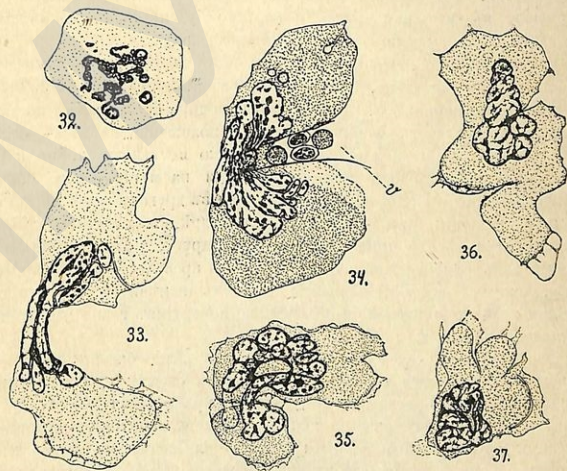


Рис. 32—37. Мегакариоциты изъ селезенки бѣлой мыши. Ж. Нерм.; сафр. лихтр. Zeiss
Ap. 2 mm.

постепенные переходы отъ нихъ къ совершенно нормальнымъ кѣткамъ; но найти стадіи, подвинувшіяся дальше, ядра, соединенныя тонкими мостиками, которыхъ могли бы доказать, что дѣленіе дѣйствительно идетъ до конца, не удалось ни мнѣ, да и ни одному изъ авторовъ, работавшихъ надъ этимъ вопросомъ. Здѣсь въ наблюденіяхъ имѣется перерывъ, заполняемый мысленнымъ продолженіемъ процесса, и дальнѣйшимъ фактомъ являются уже „кѣлочныя пары“. Трудно предположить, — послѣ того, какъ мы достаточно познакомились со свойствами ядра, — чтобы послѣднія стадіи процесса дѣленія могли протекать такъ быстро, что ихъ нельзя было обнаружить, разъ дѣленіе происходитъ какъ постоянное и нормальное явленіе. Я считаю поэтому вправѣ, на основаніи своихъ наблюденій и

совокупности литературных данных, считать полное разделение мегакариоцитов недоказанным.

Случаи, описанные как деление посредством перешнурованія (рис. 33 и 34), объясняются чисто механической деформацией клетки, ее *передавливанием*. Это делается совершенно ясным, если обращать внимание не только на крайнія формы, способныя правильностью своих очертаний предположить процесс *suí generis* (только такія формы обыкновенно и рисуются), но изучать гигантскія клетки одну за другой, отмѣчая каждый разъ ихъ форму и соотношеніе съ окружающей средой. Мы найдемъ тогда, что мегакариоциты въ печени чаще испытываютъ одни деформации, въ селезенкѣ другія, и перѣдко будемъ въ состояніи точно опредѣлить, чѣмъ вызвано данное уклоненіе формы.

Въ зародышевой печени деформации встрѣчаются, въ общемъ, рѣже и носятъ особый характеръ, благодаря положенію мегакариоцитовъ внутри сосудовъ. Такъ, напримѣръ, перѣдко мегакариоцитъ вытягивается по длинѣ капилляра и получаетъ форму цилиндра; положеніе на мѣстѣ слиянія двухъ капилляровъ заставляеть его не только вытягиваться, но и сплаться, причемъ клеточное тѣло вдавливается на мѣстѣ сгиба, образуя складку. Если деформация тѣла въ томъ или въ другомъ видѣ достигаетъ известной величины, она отражается и на ядрѣ, перекладыны котораго сдавливаются и тѣснѣе прилегають другъ къ другу; такимъ путемъ ядро, имѣющее видъ сферической корзинки, можетъ превратиться въ цилиндрическую, причемъ соответственнымъ образомъ измѣнится и ругеносоел; цилиндръ вслѣдствіе изгибания утончается посерединѣ и получаетъ форму переметной сумы и т. д.

Деформации въ селезенкѣ болѣе часты и разнообразны: тѣло мегакариоцита вдавливается и мнется какъ кусокъ студия; при этомъ среди различныхъ формъ получаются и формы, симулирующія деленіе. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ совершенно ясно выступаетъ зависимость деформации отъ сосуда, проходящаго вблизи (рис. 34) или перекладыны селезеночнаго остова. Иногда наличность такихъ образований констатировать трудно, и выемка на тѣлѣ производится давленіемъ кучки эритробластовъ (рис. 33; эритробласты, лежащіе въ углубленіи справа, не нарисованы).

Слѣдуетъ имѣть въ виду, что деформации наблюдаются преимущественно на клеткахъ большихъ, дву- или трехслойныхъ, съ расплавающимся периферическимъ слоемъ; молодые мегакариоциты съ крѣпкимъ тѣломъ и оболочкой сохраняють обыкновенно свою округлую форму. Такимъ образомъ, существуютъ обстоятельства, благоприятствующія деформации и со стороны самихъ мегакариоцитовъ. Что касается причинъ, вызывающихъ деформацию, онѣ могутъ быть раздѣлены на двѣ группы. Во-первыхъ, это медленныя измѣненія окружающей среды, выражающіяся инымъ распредѣленіемъ мелкихъ клетокъ: возникновеніе новыхъ островковъ размноженія, уходъ созрѣвшихъ элементовъ. Во-вторыхъ, быстрые механическіе инсульты: отъ колебаній въ кровенаполненіи сосудовъ, значительныхъ во всѣхъ кроветворныхъ органахъ, отъ сокращенія мышць

стромы; манипуляцій, которымъ подвергается органъ при вскрытіи и обработкѣ, также могутъ внести свою долю участія.

Дѣленіе путемъ перешнурованія, или, какъ иногда называютъ, „вытягиванія“, встрѣчаются по описанію авторовъ рѣже дѣленія „путемъ образованія клеточной пластинки“. Этотъ видъ былъ описанъ Werner'омъ (рисунки котораго совершенно соответствуютъ нашимъ рис. 35 и 36) и разъясненъ van der Stricht'омъ и M. Heidenhain'омъ. Насколько мнѣ удалось наблюдать подобныя картины, я не могу признать въ нихъ никакого отношенія къ размноженію клетки.

Начать съ того, что образование клеточной пластинки, хорошо известное по каріокинезу растительныхъ клетокъ и по изображеніямъ авторовъ, описавшихъ этотъ процессъ въ животныхъ клеткахъ (Carnoy, Denys), происходитъ совсѣмъ иначе. Дѣло заключается въ появленіи ряда зеренъ, расположенныхъ поперекъ ахроматиновой фигуры, слияніи ихъ, дѣйствительномъ или кажущемся, въ пластинку, расщепленіи пластинки и расщепленіи въ этомъ мѣстѣ клеточнаго тѣла надвое. Ахроматиновая фигура является необходимой составной частью всего образованія; ея ростъ вширь предшествуетъ росту клеточной пластинки, и самыя зерна, дающія пластинку, возникаютъ, повидимому, въ ея волокнахъ. Но ничего мало-мальски похожего на это правильное и изящное явленіе нельзя открыть въ мегакариоцитахъ; ссылка на недостатокъ фиксации должна быть отклонена, такъ какъ ахроматиновая фигура въ первыхъ стадіяхъ мультиполярнаго митоза выступаетъ очень ясно, а въ растительныхъ клеткахъ жидкость Негмапп'а обнаруживаетъ клеточныя пластинки лучше всякой другой.

Все, что можно видѣть въ тѣлѣ мегакариоцитовъ, сводится къ образованію *трещинъ* и *надрывовъ*, проникающихъ иногда до самаго ядра. Иногда подобное „spaltartige Einsenkung“ (употребляя терминъ M. Heidenhain'a) образуется съ одной стороны (рис. 36), но иногда протоплазма надрывается кругомъ, обнажая ядро на большомъ протяженіи (рис. 35). Поверхности надрыва, обращенныя другъ къ другу являются часто неровными, зубчатыми, указывая, что здѣсь происходитъ именно разрывъ, а не целоеобразное углубленіе или складка. Но существовать одно обстоятельство, уничтожающее всякую таинственность явленія, это—появленіе подобныхъ щелей въ любомъ направленіи и отдѣленіе отъ массы клеточнаго тѣла безъядерныхъ частей. На рис. 35 кромѣ главной трещины, пересѣкающей ядро, существуетъ неглубокой надрывъ съ развороченными краями (справа); на рис. 36 отъ деформированной клетки разрывомъ отдѣляется четырехугольный отростокъ, наконецъ, на рис. 37 двумя сходящимися щелями отрѣзывается отъ клетки безъядерный кусокъ; въ этой же клеткѣ видна трещина, идущая параллельно краю, походя на несколько на внутриклеточный каналъ. Слѣдуетъ обратить вниманіе на степень развитія мегакариоцитовъ: они всѣ относятся къ формамъ съ дифференцированнымъ наружнымъ слоемъ, во многихъ мѣстахъ уже сорвавшимся и замаскированнымъ прилежащими эритро-

бласти; молодые мегакариocyты съ ясной оболочкой такихъ картинъ не даютъ.

При обсужденіи причинъ, вызывающихъ эти своеобразныя трещины, на первомъ мѣстѣ слѣдуетъ поставить особую хрупкость протоплазмы, свойственную мегакариocyтамъ на известной стадіи развитія (гибель?). Что она дѣйствительно существуетъ, указываютъ прямыя наблюденія Werner'a надъ расщипанными живыми кѣтками: онъ прямо указываетъ на „mehrfach zu constatirende erhebliche Fragilität des Protoplasmas“ (p. 357). Поскольку трещины, симулирующія дѣленія, вызываются механическими инсультами при жизни, и какую роль играютъ манипуляціи, которымъ подвергается объектъ при обработкѣ, — рѣшить трудно; до это имѣеть второстепенную важность въ сравненіи съ вопросомъ о наличности „прямого дѣленія“. А на него можетъ быть данъ совершенно опредѣленный отрицательный отвѣтъ.

Ad 3. Существованіе гигантскихъ кѣтокъ, прижатыхъ другъ къ другу, такъ называемыхъ „кѣточныхъ паръ“, приводится постоянно въ доказательство прямого дѣленія. Значеніе этого аргумента было выяснено уже Demarbaix. „Il n'est pas étonnant—писалъ онъ—que quelques unes se trouvent côte à côte par un pur effet du hasard; dans les moelles riches en myeloplaxes, comme celle du cobaye, il n'est pas rare d'en rencontrer 3, 4 et même 5 situées les unes à côté des autres. A l'on le droit d'en conclure, qu'elles se sont divisées par étranglement“ (p. 45). Я могу добавитъ еще, что въ парахъ могутъ находиться мегакариocyты на разныхъ стадіяхъ развитія, отличающіеся другъ отъ друга по величинѣ и свойству кѣточного тѣла. Раза два я видѣлъ молодого мегакариocyта съ мультиполярнымъ митозомъ, прижатого къ тѣлу болѣе взрослому товарищу; признавать въ такихъ случаяхъ общее происхожденіе немислимо. Но въ нѣкоторыхъ случаяхъ, все-таки, возможно допустить происхожденіе обихъ кѣтокъ путемъ дѣленія: мнѣ удалось нѣсколько разъ наблюдать пары совсѣмъ молодыхъ и одинаковыхъ по внѣшнему виду мегакариocyтовъ, и я думаю, что они произошли отъ общей зародышевой кѣтки, но только путемъ обыкновеннаго каріокинеза, такъ какъ въ молодыхъ кѣткахъ не бываетъ никакихъ намековъ на прямое дѣленіе. Сходныя кѣточные пары, несомнѣнно возникшія путемъ каріокинеза, возможно довольно часто наблюдать въ подкожной кѣтчаткѣ личинокъ асолотля; ихъ также можно характеризовать „spiegelbildlich“, какъ и соответствующія пары мегакариocyтовъ.

Ad 4. Описаніе прямого дѣленія мегакариocyтовъ на нѣсколько частей сразу мы находимъ у van der Stricht'a. Дѣленіе происходитъ иногда обычнымъ путемъ, т.-е. сначала дѣлится ядро, затѣмъ кѣточное тѣло распадается на соответственное число частей. Разсматривая рисунки v. d. Stricht'a (91, pl. II, 74, 75), я не могу поборотъ возникающихъ сомнѣній: мнѣ кажется, что этотъ авторъ имѣлъ дѣло съ кѣточными скопленіями, на которыя указывалъ Demarbaix и которыя, хотя рѣдко, встрѣчаются и въ селезенкѣ мыши. V. d. Stricht пользовался при своихъ

изслѣдованіяхъ одной ядерной краской (сафраниномъ), не докрасивая послѣдъ ничѣмъ, поэтому на бальзамныхъ препаратахъ границы между отдѣльными кѣтками могли выйти неясными. Вообще, присутствіе въ мегакариocyтахъ даже двухъ вполнѣ раздѣленныхъ и равныхъ по величинѣ ядеръ принадлежитъ къ рѣдкостямъ: я могъ найти только одну гигантскую кѣтку, двуядерность которой не подлежала сомнѣнію; вѣроятно, она возникла въ моментъ реконструкціи мультиполярнаго митоза.

Ad 5. Послѣ всего сказаннаго врядъ ли требуется разсмотрѣнія гипотеза, предложенная van der Stricht'омъ и van Bambeke и поддержанная Kostaneck'имъ и M. Heidenhain'омъ, по которой прямое дѣленіе дополняетъ абортивный митозъ. Мы имѣемъ въ литературѣ хорошо изслѣдованные случаи каріокинеза, при которомъ дѣленіе кѣточного тѣла запаздываетъ: классическимъ образцомъ является зародышевый мѣшокъ Fritillariae. Несмотря на то, что ядра успѣли уже перейти въ покоеющее состояніе, лучистыя фигуры возникаютъ вновь, и при ихъ ближайшемъ участіи образуются кѣточные перегородки. Но я указывалъ уже, что внѣ каріокинеза хроматиновой фигуры въ мегакариocyтахъ не наблюдается, ее не видаль также ни одинъ изъ авторовъ, поддерживавшихъ гипотезу „дополненія“.

Между тѣмъ это чисто спекулятивное предположеніе оказывало большое вліяніе, заставляя видѣть въ случайныхъ деформацияхъ и надрывахъ настоящее прямое дѣленіе. M. Heidenhain былъ очень близокъ къ тому, чтобы опредѣлитъ истинную природу такъ называемаго прямого дѣленія: онъ указываетъ на позорительную „жизненность“ этого процесса и говоритъ о возможности чисто дегенеративнаго распада кѣтокъ. По его мнѣнію, необходимо установить въ будущемъ границу между настоящимъ и дегенеративнымъ амитозомъ; самъ онъ очевидно не могъ провести ее съ достаточной степенно ясности. На ненормальномъ характерѣ прямого дѣленія останавливается и Kostanecki, и лишь желаніе довести до конца абортивный митозъ заставляло его признать „eine verspätete, der Kernteilung in willkürlichen Zeitabständen nachfolgende und sie gewissermassen vervollständigende Zellteilung“.

Наставать на какомъ-либо способѣ размноженія взрослыхъ мегакариocyтовъ, мнѣ кажется, нѣтъ никакихъ оснований, разъ мы знаемъ, что они возникаютъ изъ молодыхъ, недифференцированныхъ кѣтокъ въездѣ, гдѣ только идетъ образованіе красныхъ кровяныхъ тѣлецъ.

5. Регенерація эпителия.

Литература.

Въ 1896 году появилась коротенькая замѣтка „Sur la signification physiologique de la division cellulaire directe“, подписанная двумя выдающимися учеными Balbiani и Henneguy. Въ ней сообщалось о

регенеративномъ прямомъ дѣленіи въ эпителии хвоста головастика, происходящемъ въ первые часы по нанесеніи раны. Сообщение привлекло общее вниманіе и цитировалось громадное число разъ; его приводятъ и теперь всегда, когда доказываютъ регенеративный характеръ амфитоза. Balbiani и Henneguе не указывали своихъ предшественниковъ, между тѣмъ въ литературѣ 80-хъ годовъ мы встрѣтимъ такія же точно воззрѣнія, развитыя по тому же поводу, т.-е. регенерации эпителия амфибій послѣ нанесенія раны. Въ свое время эти данныя были опровергнуты, и о нихъ забыли. Поэтому я считаю не лишнимъ, прежде чѣмъ излагать наблюденія французскихъ авторовъ, привести нѣкоторыя литературныя справки.

Первая точная работа о регенерации эпителия, произведенная на рубежѣ современнаго періода цитологии, принадлежитъ Майзелю (78). Онъ производилъ изслѣдованія надъ языкомъ и роговикою лягушки и описываетъ, что каріокинезъ наблюдается немного отступя отъ края раны и не ранѣе 24-хъ часовъ послѣ пораненія. На самомъ краю раны образуются большія протоплазменные массы: гигантскія многоядерныя кѣтки, въ которыхъ происходитъ „свободное образованіе“ ядеръ. Описывая на краю эпителия особыя формы ядеръ: „какъ бы раздѣвныя на 2—3 или большее число частей“, „съ перехватомъ въ одномъ или нѣсколькихъ мѣстахъ“, „ядра съ „почкообразными выпячиваніями“, „бисбиновидныя формы“. Майзелъ замѣчаетъ: „упомянутыя формы приводятъ въ доказательство дѣленія ядеръ; тѣмъ не менѣе ихъ можно бы съ равнымъ основаніемъ объяснить сляніемъ ядеръ“; о „несомнѣнномъ дѣленіи“ онъ говоритъ дальше.

Въ 1885 году Fraisse опубликовалъ монографію о регенерации органовъ и тканей, начатую имъ еще въ 79 году. Регенерацию эпителия онъ изучалъ, отрѣзывая хвосты у аксолотля и личинокъ тритона. У аксолотля рана затягивается эпителиемъ очень быстро; первые полчаса никакой пролиферации замѣтно, затѣмъ эпителий начинаетъ распространяться надъ раной. Ни каріокинеза, ни другихъ способовъ дѣленія Fraisse не могъ найти, хотя въ отдаленіи отъ раны были видны фигуры дѣленія. У личинокъ тритона по краямъ раны и надъ раной образуется зернистая бластема насчетъ мигрирующихъ бѣлыхъ тѣлецъ, въ ней происходитъ „свободное образованіе“ ядеръ; наряду съ этимъ Fraisse принимаетъ и существованіе прямого дѣленія (не описывая и не изображая его): „Daraus bilde ich mir nun die Ansicht, dass bei Larven neben den einfachen Kerntheilung auch ein freie Kernbildung... vorkommt“. Въ заключеніи работы, написанномъ много позже этихъ изслѣдованій, Fraisse обнаруживаетъ нѣкоторое колебаніе по вопросу о свободномъ образованіи ядеръ, но тѣмъ рѣшительнѣе говоритъ о прямомъ дѣленіи: „Ich muss... neben der indirekten Kerntheilung... auch noch, und zwar bei der Neubildung der Gewebe, den viel einfacheren Vorgang der direkten Einschüpfung oder Sprossung und Knospung nicht nur für die Leukocyten in Anspruch nehmen, sondern für die gesammte Gewebelemente,

welche hier in Frage kommen“ (р. 141). Кромѣ отсутствія каріокинеза на краяхъ раны никакихъ положительныхъ доказательствъ существованія этого процесса въ работѣ Fraisse не заключается.

Ранѣе, чѣмъ было написано заключеніе, Fraisse (83), присоединяясь къ взгляду Brass'a на значеніе хроматина („nicht absolut nothwendiges Nährmaterial“), пытался теоретически обосновать прямое дѣленіе. При регенерации эпителия у аксолотля ядра являются свѣтлыми, однородными, на ряду съ чѣмъ замѣчается полное отсутствіе каріокинеза. Объясняется это тѣмъ, что кѣтки не успѣваютъ принять въ себя достаточное количество питательнаго материала, онѣ голодаютъ, поэтому въ нихъ не образуется ни хроматиновыхъ зеренъ, ни волоконъ. Для такихъ случаевъ необходимо принять болѣе простой типъ дѣленія, чѣмъ тотъ, который пропагандируетъ Flemming.

Въ завязавшейся по этому поводу полемикѣ Flemming (84) обнаружилъ несостоятельность взглядовъ Fraisse. Онъ производилъ опыты надъ голодающимъ личинкомъ саламандры и не могъ констатировать ни разу сколько-нибудь замѣтнаго уменьшенія хроматина.

Опыты Fraisse надъ регенерацией тканей въ хвостѣ амфибій были повторены Barfurth'омъ (91) уже при помощи современныхъ методовъ изслѣдованія. Конечно, онъ не могъ видѣть свободного образованія ядеръ, да этотъ процессъ былъ дискредитированъ изслѣдованіями Flemming'a еще къ 85-му году, времени выхода работы Fraisse. Barfurth не подтвердилъ также участія прямого дѣленія; митозы появляются только на второй день, а закрытіе раны, происходящее уже въ первые часы, обуславливается сдвиганіемъ красивыхъ участковъ эпителия. „Die durch den Schnitt hergestellte Unterbrechungsfläche (Roux) bewirkt durch Aufhebung des Seitendrucks zunächst eine wohl nur passive Verschiebung der Epidermiszellen. Es scheint aber, dass der „steig einseitige Druck“ die Zellen bald zu einer Art activer Umordnung veranlasst“ (р. 419). Кѣтки выдѣляются изъ связи съ другими, становятся „embryonal beweglich (amöboid)“ и медленно наползаютъ на рану. Доказательствомъ этого процесса служить отсутствіе на ранѣ дифференцированныхъ Лейдиговскихъ кѣтокъ, совершенно не способныхъ двигаться.

Въ началѣ 90-хъ годовъ вопросъ о регенерации кожного эпителия казался рѣшеннымъ, и о прямомъ дѣленіи не говорили до появленія упомянутой работы Balbiani и Henneguе (96).

Французскіе авторы примѣняли слѣдующій методъ: они приводили въ соприкосновеніе во влажной камерѣ „deux fragments de queues de têtards“ или „l'extrémité d'une queue avec la partie postérieure d'un têtard préalable-ment anesthésié, dont on a sectionné une partie de la nageoire caudale“. Черезъ часъ или полтора отрѣзки оказывались соединенными настолько прочно, что не раздѣлялись послѣ помѣщенія головастика въ воду. Изслѣдуя линію шва въ живомъ видѣ, послѣ фиксаци и окраски, и на срѣзахъ они не находили ни одной фигуры каріокинеза. „La multiplication des cellules est cependant très active en ce point, car elle se

traduit non seulement par la disparition de la fente qui sépare les deux moitiés de la greffe, mais encore par la production des bourgeons épithéliaux... Ces bourgeons se forment par une série d'amitoses successives et rapides" (p. 270). Повидимому, авторы не видели самого процесса прямого дѣления, по крайней мѣрѣ, они его не описывают; они говорятъ только: „La rapidité avec laquelle se fait la réunion de deux parties greffées au moyen des cellules épithéliales permettait de penser que ces cellules devaient se diviser amitotiquement“. Продолжительность нормального каріокнеза не меньше 3 часовъ, здѣсь же въ теченіе часа происходило значительное число дѣлений. Отсюда Balbiani и Hennequy выводятъ заключение: наряду съ амитозами, наблюдающимися въ старыхъ клеткахъ и приводящими къ распаденію ядра, слѣдуетъ признать пролиферативный физиологическій амитозъ, идущій болѣе быстро, чѣмъ каріокнезъ и допняющий его въ случаѣ нужды. Сравнивая работу французскихъ авторовъ съ вышедшей десятью годами раньше работой Fraisse, нельзя не отмѣтить ихъ полного сходства, какъ въ фактахъ, такъ и въ аргументаціи.

Въ томъ же году появилась работа Galeotti (96) о прямомъ дѣленіи въ эпителии саламандры (известная мнѣ по реферату Meves'a, Ergb. VI). Galeotti изслѣдовалъ кусочки эпидермиса при нормальной регенераціи и рѣдко находилъ въ нихъ амитозы; если регенерація шла при t° 35—36°, наряду съ многочисленными митозами встрѣчались и многочисленные амитозы; при дѣйстви слабыхъ фарадическихъ токовъ амитозы появлялись очень много. Описание процесса дѣления я приведу словами Meves'a: „Die in der Medianebene des Kerns gelegenen Chromatinbrocken treten durch einen gewundenen chromatischen Strang mit einander in Verbindung. In Wirklichkeit handelt es sich um eine Platte die mit Erhebungen, und Vertiefungen versehen ist. Die Platte erfährt nun eine Längsspaltung, wobei auch die Chromatinmassen halbiert werden" (p. 362). Раздѣлившіяся ядра отдѣляются другъ отъ друга, и края ихъ скругляются. Подобное же дѣленіе Galeotti наблюдалъ въ карциномѣ; онъ считаетъ его похожимъ на митозъ въ томъ отношеніи, что хроматинъ распределяется поровну между дочерними ядрами; при этомъ дѣлятся только среднія хроматиновые глыбки, остальные переходятъ безъ измѣненія.

Вотъ данныя, которыя мнѣ удалось собрать о прямомъ дѣленіи при регенераціи эпителиа амфибіи. Если прямое дѣленіе дѣйствительно происходитъ, то только въ первые часы по нанесеніи раны и вблизи ея края; каріокнезъ, по единогласному свидѣтельству всѣхъ, встрѣчается въ первое время вдали отъ раны, а на поверхности ея не раньше какъ со второго дня. Чтобы лично убѣдиться въ измѣненіяхъ, которыя наступаютъ въ эпителии амфибіи при регенераціи, я предпринялъ рядъ опытовъ по планамъ Balbiani и Hennequy, Fraisse и Galeotti.

Собственныя наблюденія.

А. Головастики. Желая въ точности воспроизвести обстановку опытовъ Balbiani и Hennequy, я отрѣзалъ острой бритвой кончики хво-

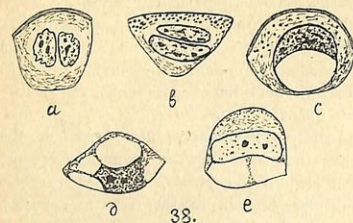
ста у головастиковъ 1,5—2 см., помѣщаль ихъ во влажную камеру и прижималъ возможно тѣснѣе отрѣзанную часть, чтобы она могла прирости. Для этого необходимо предварительно анестезировать головастика, иначе сближеніе не можетъ быть достигнуто. Я пользовался для этой цѣли эфиромъ, такъ какъ хлораль-гидратъ слишкомъ быстро убивалъ маленькихъ личинокъ, даже въ слабыхъ дозахъ; уничтожить амитозъ эфира не можетъ, наоборотъ, по опытамъ Haecker'a, онъ вызываетъ его, слѣдовательно, эфиризація не могла повредить дѣлу. По сообщенію Balbiani и Hennequy спяніе наступаетъ уже черезъ 1—1½ часа, въ это время и необходимо изслѣдовать шовъ. Изъ большаго числа ампутированныхъ головастиковъ мнѣ удалось получить спяніе только въ двухъ случаяхъ, черезъ полтора часа по нанесеніи раны. Раньше соединеніе не наступало, а если и наступало, то очень слабое, которое немедленно нарушалось при перемѣщеніи головастика въ воду; въ одномъ случаѣ неполного отдѣленія хвоста спяніе, повидимому, наступило черезъ 1 ч. 10 м. Затѣмъ слѣдовала немеленная фиксація жидкостью Негманна или Flemming'a, хвостъ отдѣлялся выше шва, и приготавливались полныя سری парафиновыхъ срѣзовъ перпендикулярно къ линии шва и поверхности хвоста.

Наряду съ этимъ я произвелъ рядъ обыкновенныхъ опытовъ регенераціи эпителиа, т.-е. отрѣзывалъ хвостъ, не заботясь объ отрѣзанной части, и фиксировалъ головастика черезъ 1 ч., 1 ч. 40 м., 3 ч., 5 ч., 19 ч., 24 ч. Во всѣхъ случаяхъ были сдѣланы سری срѣзовъ.

Опытъ съ приращиваніемъ хвоста (черезъ 1 ч. 30 м.). Изслѣдованіе серии показываетъ, что соединеніе отрѣзковъ произошло только мѣстами, на остальномъ протяженіи они остались отдѣленными. Повидимому, главная роль въ удерживаніи отрѣзанной части принадлежитъ *кровенному стутку*, лежащему между краями разрыва около хорды, т.-е. въ наиболѣе широкой части. Въ нѣкоторыхъ мѣстахъ эпителий выдается за края раны и спаивается съ противоположнымъ эпителиемъ отрѣзка (рис. 39). Очевидно, эти выступы и представляютъ изъ себя „bourgeons épithéliaux“, образующіеся, какъ думаютъ французскіе авторы, „par une série d'amitoses successives et rapides“. Въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ соединеніе не произошло, края раны представляются суженными, и эпителиальный покровъ той и другой стороны сближается.

Во многихъ клеткахъ, граничащихъ съ краемъ раны, замѣчаются измѣненія (рис. 38 с, d, e): тѣло разбухаетъ, скругляется, становится прозрачнымъ, иногда въ немъ развиваются вакуоли; ядро иногда также разбухаетъ, но въ большинствѣ случаевъ сживается, деформируется подъ давленіемъ вакуолей и начинаетъ сильно краситься. Эти измѣненія напоминаютъ „водяночное перерожденіе“ патологовъ и, конечно, не имѣютъ никакой связи съ процессомъ размноженія. На послѣднее было обращено особое вниманіе: я систематически переислѣдовалъ всѣ срѣзы одного экземпляра, отмѣчая митозы и картины, которыя можно было толковать какъ прямое дѣленіе.

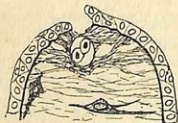
Вблизи края разреза отмечено 9 митозов: 1) звезда в случившейся клетке, 2) клубок в 13-й клетке (от края), 3) клубок в 3 кл., 4) клубок в 8 кл., 5) клубок рядом с отвалившимся эпителием, 6) клубок в 13 кл., 7) звезда в опадающей клетке, на краю, 8) клубок в 16 кл., 9) клубок в 9 кл. Большинство фигур находится в стадии клубка, следовательно, деление началось не раньше нанесения раны, и это может навести на мысль о связи каркинеза с бывшим инсультом. Но с другой стороны, нет никаких оснований приписывать ему какое-либо участие в первом заживлении раны, для этого число фигур деления слишком невелико.



38.



39.



40.

Рис. 38. Клетки кожного эпителия головастика 1,5 см. по близости от хвоста поранен. Ж. Нем.; сафр. лихтр. Reich. 18 в.

Рис. 39. Соединение отрезанного хвоста с телом у головастика 1,5 см. через полтора часа после ампутации. Ж. Flem.; желтый гематоксилин. Слаб. увеличение.

Рис. 40. Сдвигание эпителия над краем раны у головастика 1,5 см. через 1 ч. 40 м. после поранения. Ж. Flem.; сафр. лихтр. Слаб. увеличение.

будем исследовать разрезы нормального эпидермиса головастика, то найдем ядра с перехватами и такие же двуядерные клетки в самых различных местах. Одна из таких клеток, помечавшаяся далеко от раны, изображена на рис. 38b. Происхождение складок и двуядерных клеток головастика таково же, как и в эпителии асолотля, и не представляет из себя чего-либо необыкновенного.

Такие же результаты дало исследование двух других серий (1 ч. 30 м. и 1 ч. 10 м.): и митозов и амитозов было также мало. Та-

ким образом, в спайки отрезанных частей и в образовании „bougeons epitheliaux“ за первые полтора часа размножение эпителиальных клеток не играет никакой роли.

Опыты с отрыванием хвоста. Край раны округляется, и эпителиальный покров очень быстро надвигается на рану. Узкая мѣста, напр., части хвостового плавника, закрываются уже через час; через 3 часа закрывается и хорда. Крайние клетки эпителия измѣняются иногда больше, иногда меньше, что зависит, повидимому, от чистоты разреза. Каркинеза очень мало, не больше чѣмъ в любом сѣчении нормального эпидермиса; вѣроятно, дѣлятся тѣ клетки, которымъ слѣдовало дѣлиться въ силу ихъ внутреннихъ причинъ. Ядра со складками и перехватами, а также двуядерные клетки встрѣчаются въ очень небольшомъ количествѣ, не превышающемъ норму.

Надвигание эпидермиса, какъ и образование эпителиальных отпрысковъ въ предыдущихъ опытахъ, происходитъ чисто пассивно, на что указывал Barfurth и многие другіе авторы. Какъ только разрезъ обнажаетъ подлежащую соединительную ткань, богатую жидкостью, она начинаетъ спадаться въ силу упругости волоконъ, протянутыхъ перпендикулярно къ поверхности тѣла. Рис. 40, взятый отъ головастика черезъ 1 ч. 40 м. послѣ нанесения раны, очень ясно показываетъ это. Въ срединѣ раны помѣщается капилляръ, служащій узловой точкой для ряда волоконъ; сократившись, они образовали около него густое скопление. Концы волоконъ влетаютъ въ membrana basalis, состоящую у амфибій изъ соединительнотканыхъ пластинокъ, и при своемъ сокращеніи сворачиваютъ ее, а вмѣстѣ съ ней и эпителий; въ этомъ заключается главная причина, заставляющая эпителий закрывать рану въ первые часы. Въ состояніи ли эпителиальные клетки двигаются амебодно, играетъ ли здѣсь роль цитотропизмъ, всѣ эти вопросы требуютъ прижизненнаго исследованія. По наблюдениямъ Майзеля эпителиальные клетки на краю раны измѣняютъ свою форму, но въ очень небольшихъ размѣрахъ, чѣмъ рѣзко отличаются отъ блуждающихъ тѣлецъ.

Исследования надъ регенераціей безпозвоночныхъ (напр., планарій) показали, что передвиженіе клеточныхъ элементовъ играетъ въ этомъ процессѣ большую роль; деленіе клетокъ во многихъ случаяхъ отходитъ на второй планъ (см. сводку всего материала у Driesch'a, 03).

Указывая, что первое закрытіе раны идетъ насчетъ измѣненія въ положеніи сосѣднихъ клетокъ, безъ участія ихъ деленія, Driesch прибавляетъ: „mag das eine Regulation durch Zellbewegung nennen, wenn es beliebt, auf alle Fälle sind Aenderungen der Lage der Theile, wie beim Wachsen, dem Process wesentlich. Ob nur die Elasticität der Gewebe, oder noch etwas Anderes, mehr Aktives an ihm Theil hat, kann kaum zur Zeit entschieden werden“ (p. 72).

В. Личинки тритона (около 3,5 см.). У четырехъ личинокъ тритона былъ отрезанъ конецъ хвоста; личинки фиксированы сулемой

съ искусной: № 1 через $1\frac{1}{2}$ ч., № 2 через 3 ч., № 3 через 6 ч и № 4 через 20 часов послѣ операций.

№ 1. Въ области хвостового плавника эпителий вполне закрывает рану; въ узкихъ мѣстахъ противлежащие слои эпителия даже налегаютъ другъ на друга своей базальной поверхностью, образуя выдающийся киль. Подлежащая соединительная ткань съжжена, волокна ея образуютъ густой войлокъ. Надъ позвоночникомъ и спиннымъ мозгомъ эпителиальной покрышки нѣтъ: эпителий слегка загибается на краяхъ, а разрѣзъ позвоночника остается открытымъ. Спинной мозгъ даже выдается надъ уровнемъ раны; въ этомъ мѣстѣ какъ будто произошло оттягиваніе эпителия.

Измѣненію подверглось сравнительно небольшое число клѣтокъ у самаго края; отхожденія эпителия пластинами и слущиванія не замѣтно; рана совершенно чиста. Я произвелъ здѣсь также счетъ каріокинетическихъ фигуръ: на 121 срѣзѣ 8 микронной толщины найдено вблизи раны 14 фигуръ.

1) Клубокъ на самомъ краю, 2) звѣзда 5 клѣтокъ отъ края, 3) діастеръ 4 кл. отъ края, 4) клубокъ 5 кл., 5) idem, 6) клубокъ 4 кл., 7) клубокъ 7 кл., 8 и 9) клубокъ и звѣзда 10 кл., 10) клубокъ 5 кл., 11) клубокъ 10 кл., 12) звѣзда 9 кл., 13) начало клубка 4 кл., 14) клубокъ 7 кл.

Невольно бросается въ глаза, что и здѣсь большинство фигуръ находится на раннихъ стадіяхъ клубка, часть въ стадіи звѣзды, и только одна фигура въ стадіи анафазы; всѣ фигуры за исключеніемъ, можетъ быть, діастера, несомнѣнно, возникли послѣ пораненія. Съ другой стороны, обиліе каріокинеза въ остальномъ эпидермисѣ и сравнительно малое количество (14 на 121 срѣзѣ!) на краяхъ раны, заставляетъ очень осторожно оцѣнивать значеніе каріокинеза послѣ пораненія. *Ядра со складками или слдами переструктурованія почти совершенно отсутствуютъ, двуядерныхъ клѣтокъ не отмѣчено ни одной.* Вообще полиморфныя ядра въ каждомъ эпителии тритона я видѣлъ рѣдко.

№ 2 (черезъ 3 часа). Надъ хвостовымъ плавникомъ эпителий сблизился на большомъ протяженіи, прилегаа другъ къ другу базальной поверхностью; соединительная ткань съжжлась. Соответственно позвоночнику и спинному мозгу закрытіе не полное. Краевыя клѣтки кое-гдѣ погибаютъ; ядра ихъ становятся гомогенными, сморщиваются и закрашиваются сафраниномъ (при комбинаціи съ гематоксилиномъ). Въ нѣкоторыхъ мѣстахъ эпителий слущивается пластинами, очевидно, происходить очищеніе раны. По близости появляются лейкоциты, часть которыхъ проникаетъ въ эпителий. Каріокинеза очень мало, не больше чѣмъ въ № 1: *наметковъ на прямое дѣленіе нѣтъ.*

№ 3 (черезъ 6 часовъ). Въ хвостовомъ плавникѣ эпителий плотно закрываетъ рану; подъ нимъ образуется скопленіе жидкости, слегка выпячивающее его. Надъ позвоночникомъ столбомъ эпителиальной покрышки не полная: изъ раны торчитъ кусочекъ хряща. Края раны инфильтрованы лейкоцитами; *каріокинеза въ эпителии, закрывающемъ рану, нѣтъ*, по близости немного; *прямого дѣленія нѣтъ.*

№ 4 (черезъ 20 часовъ). Эпителий затягиваетъ всю поверхность раны; надъ хвостовымъ плавникомъ образуется бугорокъ (отъ складыванія эпителия); эпителиальная пробочка входитъ и въ углубленіе перерѣзаннаго позвоночника. *Въ эпителии, покрывающемъ рану, всѣ фигуры каріокинеза, хотя не въ особенно большомъ числѣ.*

Эти опыты показываютъ, что быстрое закрываніе раны эпителиемъ происходитъ только тамъ, гдѣ подлежащая ткань способствуетъ этому. Когда сбѣненіе произведено не вполне чисто, и наружу выступаетъ кусокъ хряща или спинного мозга, они закрываются не скоро: митозы, находящіяся у края раны, могутъ лишь медленно и постепенно выдвигать на нихъ крайнія клѣтки. Никакихъ слѣдовъ амитоза нѣтъ, и предполагать его существованіе нѣтъ никакихъ основаній.

С. Личинки аксолотля. Я изслѣдовалъ трехъ личинокъ аксолотля 4—4,5 см., у которыхъ регенерация эпителия хвоста происходила при $1^{\circ} 35^{\circ}$, какъ это совѣтовалъ дѣлать Galeotti. № 1-й фиксированъ черезъ 3 часа хромоуксусной смѣсью Flemming'a, № 2-й черезъ 6 часовъ обычной жидкостью Flemming'a, № 3-й черезъ 24 часа жидкостью Negmann'a. Какъ всегда притогивались парафиновыя серіи.

№ 1 (черезъ 3 часа). Надъ хвостовымъ плавникомъ полное закрытіе раны; ясно выступаетъ стягиваніе эпителия соединительнотканными волокнами. Въ одномъ мѣстѣ подъ спаявшимся эпителиемъ пространство, выполненное жидкостью; оно образовалось вслѣдствіе сокращенія тканей, особенно распадающихся мышечныхъ волоконъ, наступившаго уже послѣ слиянія эпителиальнаго покрова. Въ области хорды эпителий выдвинулся и складкой ложится въ углубленіе, образовавшееся вслѣдствіе спаденія хорды. Кое-гдѣ гибель эпителиальныхъ клѣтокъ, слущиваніе ихъ и гомогенизація ядеръ. Каріокинеза почти нѣтъ.

№ 2 (черезъ 6 часовъ). Конецъ хвостового плавника получилъ правильную закругленную форму; только ступеніе волоконъ соединительной ткани указываетъ на бывшую здѣсь рану. Вглубь хорды вядается эпителиальная пробка. Въ нѣкоторыхъ мѣстахъ гибель клѣтокъ, инфильтрація эпителия и подлежащей ткани лейкоцитами; каріокинеза почти нѣтъ.

№ 3 (черезъ 24 часа). Полное закрытіе; большое количество каріокинеза по всей поверхности раны.

Что касается прямого дѣленія, то картинъ, указывающихъ на него, встрѣчается не больше и не меньше, чѣмъ въ любомъ мѣстѣ эпителия. Въ этомъ отношеніи существуетъ, какъ я указывалъ, различіе и между нормальными личинками: у однихъ въ моментъ фиксаціи полиморфныхъ ядеръ много, у другихъ гораздо меньше. Полнаго раздѣленія мнѣ не пришлось видѣть ни разу на краяхъ раны, да и вообще констатировать его на разрѣзахъ вслѣдствіе величныя ядеръ трудно.

Galeotti описалъ, какъ нѣчто необыкновенное, обычную полиморфію и прямое дѣленіе въ клѣткахъ эпителия саламандры (представляющей въ этомъ отношеніи большое сходство съ аксолотлемъ). Неудивительно, что онъ обратилъ на этотъ процессъ особое вниманіе, такъ какъ при тща-

тельномъ изслѣдованіи заранѣ намѣченныхъ мѣсть препарата всякая мелочь бросается въ глаза. Онъ говоритъ о хроматиновой пластинкѣ посерединѣ ядра, о ея расщепленіи, т.-е. рисуетъ извѣстную картину складки, выдава при этомъ въ ту же ошибку, что и vom Rath, т.-е., принимая прозрачную складку за перегородку. Meves совершенно не упоминаетъ, описывалъ ли Galeotti дѣленіе клѣточного тѣла; *въ этомъ* именно и должно заключаться *главное доказательство регенеративнаго амитоза*, а оно для эпителия не было представлено ни однимъ изъ авторовъ. Я не думаю, чтобы логическія умозаключенія, даже самыя тонкія, могли имѣть значеніе тамъ, гдѣ требуется простое констатированіе факта.

Я прибавлю нѣсколько замѣчаній по поводу значенія прямого дѣленія при регенерации многослойнаго эпителия у млекопитающихъ.

L. Loeb (98), изучая регенерацию эпителия на ухахъ морскихъ свинокъ, отмѣчаетъ, что этотъ процессъ идетъ при участіи митоза и *амитоза*.

Разсуждая о регенерации многослойнаго эпителия у *морскихъ свинокъ*, слѣдуетъ помнить, что и въ нормальномъ эпителии у нихъ часто встрѣчаются двуядерныя клѣтки. Вопросъ о нихъ былъ поднятъ еще въ 1886 году: Сѣверинъ (въ лабораторіи Flemming'a) нашелъ въ эпителии языка трехъ морскихъ свинокъ значительный процентъ двуядерности; ядра были одинаковы по величинѣ, и число ихъ никогда не превышало двухъ. Въ согласіи съ Flemming'омъ, онъ объясняетъ ихъ происхожденіе каріокинезомъ, не доходящимъ до конца.

Среди патологовъ регенеративное значеніе амитоза энергично пропагандируетъ Marchand. Это отражается и на работахъ, выходящихъ изъ его лабораторіи. Такъ Leusden (97) доказывалъ, что регенерация маточнаго эпителия послѣ родовъ идетъ насчетъ гигантскихъ серотинальныхъ клѣтокъ, тогда какъ всѣ остальные авторы, работавшіе по этому вопросу, приписываютъ ее митозамъ оставшихся основанийъ железъ; Stoeckel описывалъ прямое дѣленіе яичевыхъ клѣтокъ, о чемъ рѣчь была уже раньше. Самъ Marchand въ большомъ трудѣ о заживленіи ранъ, вышедшемъ въ 1901 году, заявляетъ: „Da nach Entdeckung der indirekten Kerntheilung die direkte Theilung einigermaassen in Miskredit gekommen war und von vielen ihre Bedeutung für die Regeneration überhaupt in Zweifel gezogen wurde, hat man diesem Vorgang in der Epidermis der Narbenrandes wohl auch nicht die genügende Aufmerksamkeit geschenkt. Dennoch kann man sich ohne Schwierigkeit von dem Vorhandensein aller Stadien von Kernen mit direkter Theilung in der Nähe des freien Randes überzeugen... *Damit ist wohl auch eine Haupt-schwierigkeit beseitigt, welche sich dem Verständniss des fortschreitenden Wachstums des Epidermis entgegengesetzt*“ (р. 161). Фраза, подчеркнутая мной, показываетъ, что и здѣсь прямое дѣленіе нужно главнымъ образомъ для *пониманія* процесса, какъ оно нужно было Fraisse и Balbiani съ Hennegy.

Marchand приводитъ данныя о закрытіи раны на языкѣ морской свинки, гдѣ эпителий начинаетъ сдвигаться черезъ 3½ часа послѣ пораненія, когда еще нѣтъ митозовъ. Памятуя то, что въ языкѣ морской свинки при нормальныхъ условіяхъ встрѣчаются двуядерныя клѣтки, слѣдуетъ очень осторожно относиться къ констатированію здѣсь прямого дѣленія. Что касается гранулирующихъ ранъ и рубцовъ, въ эпителии которыхъ Marchand описываетъ и изображаетъ прямое дѣленіе („eingeschürte oder doppelte Nucleolen, Kerne mit beginnender Scheidewand bis zur vollständigen Abschnürung und Verdoppelung“), то, не имѣя личного знакомства съ этимъ объектомъ, я долженъ воздержаться отъ рѣшительнаго сужденія. Судя по описанію, тамъ встрѣчается полиморфія съ образованіемъ складокъ, а можетъ быть и полное дѣленіе ядра; дѣленіе тѣла остается совершенно недоказаннымъ. При медленномъ заживленіи гранулирующихъ ранъ клѣтки подвергаются гораздо большому раздраженію, чѣмъ при первичномъ натяженіи; можетъ быть, условія ихъ обмѣна принимаютъ такую форму, что ядра получаютъ наклонность къ полиморфіи и образованію складокъ.

Во всякомъ случаѣ доказательство регенеративнаго амитоза, сопровождающагося дѣленіемъ клѣточного тѣла, не приведено и для эпителия млекопитающихъ.

6. Къ вопросу о переходѣ каріокинеза въ прямое дѣленіе.

Литература.

Первая работа въ этомъ направленіи, возбуждавшая большой интересъ, принадлежитъ Герасимову (92). Встрѣчая безъядерныя клѣтки спирогиры наряду съ двуядерными, Герасимовъ поставилъ себя задачей прослѣдить возникновеніе безъядерныхъ клѣтокъ и воспроизвести ихъ искусственно. Ему удалось достигнуть этого, охлаждая дѣлящуюся клѣтку спирогиры (въ стадіи „Kernspindel“) до —4° въ теченіе 5—10 минутъ. Черезъ нѣсколько часовъ клѣтки оказывались раздѣланными, при чемъ въ одной изъ дочернихъ клѣтокъ получалось два ядра, въ другой ни одного. Дальнѣйшіе опыты показали, что охлажденіе на раннихъ стадіяхъ каріокинеза прекращаетъ дѣленіе, на послѣднихъ вызываетъ неполное образованіе перегородки, а на промежуточныхъ вызываетъ безъядерность, такъ какъ ядерная фигура сдвигается и попадаетъ въ полость одной изъ дочернихъ клѣтокъ. Но прекращеніи охлажденія образованіе перегородки идетъ своимъ чередомъ, а сдвинувшаяся ядерная фигура можетъ продолжать дѣлиться уже *путемъ перешнурованія*. Въ окончательномъ итогѣ получаются: или два ядра, тѣсно прижатые другъ къ другу, или большое сложное ядро, т.-е. раздѣленное на дольки, или обыкновенное боль-

шое ядро — последнее в томъ случаѣ, если дѣленіе прервалось рано. Формы сложныхъ ядеръ напоминаютъ фигуры прямого дѣленія, описанныя Schmitz'омъ, Treub'омъ и др. „Folglich kann man, indem man durch Entziehen der Wärme der Zelle ein gewisses Quantum Energie abnimmt, eine indirekte Kerntheilung in ein direkte umwandeln“ (р. 114). Между прямымъ и непрямымъ дѣленіемъ существуютъ переходы; прямое дѣленіе требуетъ меньшаго запаса энергіи, чѣмъ сложный каріокинезъ.

Сходные результаты, въ смыслѣ перехода каріокинеза въ прямое дѣленіе, получилъ Nathansohn (00), дѣйствию на клѣтки спирогиры эфиромъ. Послѣ 3—4 часового дѣйствія 1% эфира оказалось, что начавшійся ранѣе каріокинезъ безпрепятственно доходилъ до конца, но вновь возникающія дѣленія протекали иначе: скопленія плазмы вокругъ ядра не наблюдались, ядро разбухло, начинало дѣлиться ядромъ, а затѣмъ на ядрѣ появлялся кольцевой перехватъ, дѣлвшій его на-двое. Однимъ словомъ, происходило типичное прямое дѣленіе. Раздѣлившись, части ядра отодвигались другъ отъ друга, и тогда начиналось образование клѣточной пластинки. Весь процессъ продолжается 25—30 минутъ, т.-е. идетъ гораздо быстрѣе каріокинеза; его можно прослѣдить in vivo, но для изученія подробностей лучше пользоваться объектами, фиксированными жидкостью Flemming'a. Наряду съ прямымъ дѣленіемъ встрѣчались неправильные митозы: съ сохраненіемъ ядерной оболочки, съ поперечнымъ расположеніемъ веретена; представляли ли они переходныя формы, осталось невъясненнымъ. Физиологическое значеніе описаннаго амитоза доказывается: во-первыхъ, возможностью длительныхъ культуръ спирогиры въ $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ % эфирѣ, при чемъ первые 4—5 дней продолжается быстрый ростъ; во-вторыхъ, возможностью выдѣлять одну изъ клѣтокъ, возникшихъ въ результатъ амитоза, и культивировать ее въ водѣ; она и ея потомки дѣлятся обычнымъ путемъ митоза.

Опыты Nathansohn'a съ корешками высшихъ растений не дали результата. Въ водоскахъ Tradescantiae 2—2½% эфиръ вызывалъ иногда прямое дѣленіе (оно можетъ тамъ встрѣчаться и въ нормѣ). „Es ergibt zunächst in unzweideutigster Weise, — говоритъ въ заключеніе Nathansohn — dass mitotische und amitotische Kerntheilung Phänomene sind, welche sich je nach den äusseren Bedingungen an ein und demselben Kerne abspielen können, was übrigens bereits aus den Versuchen Gerassimoffs zu entnehmen war“ (р. 72).

Häcker (00), ознакомившись съ работой Nathansohn'a, произвелъ рядъ опытовъ съ дѣйствіемъ эфира на оплодотворенныя яйца циклоповъ (C. brevicornis). Онъ помѣщалъ самку, яйца которой находились въ „Copulationsstadium“, въ 4,5—5% растворъ эфира на 2—3½ часа; по прошествіи этого времени одинъ яйцевой мѣшокъ фиксировался, а самка съ другимъ мѣшкомъ переносилась въ чистую воду и фиксировалась на другой день. Яйца оказывались, обыкновенно, въ стадіи гаустралы, т.-е. продолжали развиваться нормально. Послѣ двухчасового дѣйствія эфира (4—8 blastomerovъ), главныя измѣненія наблюдались въ стадіи

дочернихъ звѣздъ и клубковъ: каждая хромосома превращалась въ маленькое пузырьковидное ядро; прилегая другъ къ другу, онѣ образовывали кучку въ видѣ морулы и частью сливались. При 2½—3 часовомъ дѣйствіи (8—16 blastomerovъ) образование пузырьковъ изъ хромосомъ начиналось раньше, когда хромосомы соприкасались еще своими концами. Вслѣдствіе этого получались картины вытянутыхъ въ формѣ гантелея ядеръ, которыя, не будъ извѣстно ихъ исторіи, навѣрно могли быть съестъ „амитогическими“; Häcker называетъ ихъ „amitosenähnliche“. Такъ какъ дальнѣйшее развитіе контрольныхъ яицъ шло совершенно правильно, по типу митоза, то можно было сдѣлать выводъ, что у циклопа „im Gefolge von amitosenähnlichen, durch Aetherwirkung hervorgerufenen Vorgänge, typische mitotische Kernteilungen wieder auftreten können“ (р. 16). Послѣ 3½ часового дѣйствія 5% эфира митозъ, повидному, замѣнялся простымъ перешнурованіемъ въ стадіи профаза; дальнѣйшее развитіе въ этихъ случаяхъ прекращалось. Эфиръ въ познѣйшихъ стадіяхъ (16—32 blastomera) производитъ фигуры, напоминающія амитозъ лейкоцитовъ. При всѣхъ описанныхъ измѣненіяхъ ядра *ахромагиновая фигура оставалась нормальной*.

Шимкевичъ (00, 01), наблюдая развитіе яицъ Loligo въ растворахъ кофеина, бромистаго натра и сѣрнохлористаго марганца (въ морской водѣ), отмѣтилъ переходъ нѣкоторыхъ клѣтокъ, обычно дѣлящихся каріокинетически, къ прямому дѣленію. „Иногда хроматинъ ядра образуетъ одно или два вытянутыхъ по продольной оси клѣтки неправильной формы скопленія, которыя дѣлятся при дѣленіи клѣтки и при томъ далеко не всегда равномерно по отношенію къ дочернимъ клѣткамъ; иногда же ядро дѣлится на 2 равныя или неравныя части, сохраняя обычную сѣчатую гесп. ячеистую структуру, т.-е. переходитъ къ типичному прямому дѣленію и почкованію“ (01 р. 1 отд. от.). Переходъ къ прямому дѣленію замѣчается, когда клѣтки мезодермы, вслѣдствіе энергичнаго размноженія, образуютъ скопленіе на полюсѣ яйца, также когда краевыя клѣтки энтодермы разрастаются отъ усиленнаго питанія.

При инъекціи въ брюшко куриного яйца различныхъ веществъ Шимкевичъ наблюдалъ превращеніе зародышеваго диска въ „синцитій или плазмодій съ ядрами и заглоченными желточными шариками“; если вводилъ никотинъ, хромосомы дѣлящихся ядеръ укорочены и получаютъ форму шариковъ съ болѣе свѣтлымъ содержимымъ; подъ влияніемъ хлористаго литія ядра переходятъ къ прямому дѣленію. Сопоставляя свои наблюденія съ дѣльямъ рядомъ литературныхъ данныхъ по искусственному вызванію амитоза, Шимкевичъ устанавливаетъ между всѣми ими связь. „Вообще можно думать, что при наступленіи неблагоприятныхъ условий, напр. при охлажденіи, при дѣйствіи анестезирующихъ веществъ, при измѣненіи химическаго состава среды — клѣтка реагируетъ поднятіемъ обмѣна веществъ, и это послѣднее уже вызываетъ переходъ ядеръ къ прямому дѣленію“ (р. 3). „Заростаніе рапы и регенераціи — тоже процессы, сопровождающіеся повышеніемъ обмѣна веществъ въ тканяхъ“.

Richard Werner (02) посвятил большую работу аномалиям клеточного дѣления, возникшимъ при замораживаніи различныхъ тканей морской свинки, кролика и человѣка эфирнымъ spray. Наряду съ ассиметричными и многополюсными митозами онъ наблюдалъ и прямое дѣление. Несоответствіе между числомъ новообразовавшихся клетокъ и числомъ митозовъ въ различныхъ тканяхъ (главнымъ образомъ въ эпидермисѣ) было настолько велико, что „львиная доля участія“ въ производствѣ клетокъ должна быть приписана амитозу. Последний протекаетъ слѣдующимъ образомъ: хроматинъ распределяется въ видѣ мелкихъ зеренъ, ядрышко вытягивается и дѣлится, затѣмъ на ядрѣ образуются вдавленія и борозды, идущія перпендикулярно къ оси дѣленія ядрышка; въ это же время намѣчается дѣление клеточнаго тѣла; когда окончится дѣленіе ядра, начинается реституція хроматина, переходъ его въ болѣе крупныя глыбки. Дѣленіе клеточнаго тѣла сводится также къ появленію на тѣлѣ углубленій; иногда оно можетъ и отсутствовать. Амитозъ наблюдается чаще всего въ замороженномъ эпидермисѣ ушей *морскихъ свинокъ* и въ эпителии внутреннихъ органовъ; рѣже въ соединительной ткани.

Werner приравниваетъ наблюдавшіеся имъ случаи къ формамъ, описаннымъ Нисомъ въ периластѣ селакій и начинаетъ проводить аналогію между отдѣльными фазами прямого дѣленія и каріокинеза, заканчивающуюся утверженіемъ: „wir müssen also die Amitose als eine in Folge einer gewissen Schädigung der Zelle veränderte Mitose betrachten“.

Я не буду приводить подробности разсужденій Werner'a о сходствѣ видѣннаго имъ прямого дѣленія съ каріокинезомъ: они изобилуютъ такими грубыми натяжками, что положительно не представляютъ интереса. Забѣчу только, что формы, описанныя въ периластѣ селакій, самъ Нис не считалъ амитозомъ, о чемъ заявлялъ два раза (Arch. An. Phys 97 и Verh. an. Ges 00).

Въ концѣ 1902 года появилась подробная работа Wasielewsk'аго о возникновеніи прямого дѣленія послѣ дѣйствія хлораль-гидрата; она послужила исходной точкой многимъ собственнымъ изслѣдованіямъ, а потому я изложу ее подробноѣе.

Опыты Nathanson'a павели Wasielewsk'аго на мысль, не сводится ли возникновеніе прямого дѣленія къ наркозу, а въ такомъ случаѣ и другіе наркотики должны оказывать сходное дѣйствіе. Онъ сталъ пробовать вліяніе разведенныхъ растворовъ хлораль-гидрата (0,1—1%) на проростающіе корешки бобовъ (*Vicia Faba*) и получилъ желаемый результатъ: часть клетокъ стала дѣлиться прямымъ путемъ. Пробуя различныя концентраціи, удалось установить наиболѣе цѣлесообразный способъ воздѣйствія: корешокъ подвергается часовому дѣйствію 0,33—0,75% хлораль-гидрата, часть промывается въ водѣ и затѣмъ долженъ быть помѣщенъ приблизительно на сутки во влажный воздухъ или въ опилки, послѣ чего слѣдуетъ фиксація.

Процессъ прямого дѣленія подробно описывается авторомъ. Сначала дѣлится на двѣ части ядрышко; этотъ процессъ составляетъ половину

всего дѣла: „ist mit der soeben geschilderten Theilung der Nucleolus schon die halbe Amitose vollzogen“ (p. 400). Правда, такое дѣленіе встрѣчается и въ клеткахъ нормальныхъ корешковъ, но въ меньшемъ количествѣ: процентъ двойныхъ ядрышекъ, въ нормѣ равный 12,7, послѣ 0,5% хлораль-гидрата доходитъ до 25,9. Вслѣдъ за дѣленіемъ ядрышка ядро вытягивается и перешнуровывается приблизительно перпендикулярно къ длинной оси; никакого измѣненія ядернаго остова при этомъ не происходитъ. Всюминая различные случаи дѣленія, Wasielewski находитъ возможнымъ установить два вида амитоза: „Diaspase“, съ вытягиваніемъ ядра и Hantelfigur, и „Diatmese“, съ образованіемъ складокъ; въ первой формѣ дѣятельная роль принадлежитъ ядерному остову, во второй *ядерной оболочкѣ*, а содержимое ядра, за исключеніемъ ядрышка, остается пассивнымъ. Дѣленіе въ корешкахъ бобовъ относится къ второй категоріи.

За раздѣленіемъ ядра черезъ известное время слѣдуетъ дѣленіе клетки путемъ образованія перегородки. Конечно, здѣсь не можетъ быть и рѣчи о появленіи „клеточной пластинки“, связанной съ ароматиневой фигурой; перегородка закладывается въ видѣ тонкой перепонки, постепеннодвигающейся между ядрами. Въ доказательство Wasielewski приводитъ рядъ рисунковъ, схватывающихъ перегородку въ различныхъ стадіяхъ развитія. Такой необычный способъ дѣленія является, вѣроятно, возвратомъ къ типу очень отдаленныхъ предковъ; онъ проявляется въ клеткахъ бобовъ подъ вліяніемъ усиленія недавно приобретенныхъ свойствъ.

Клетка, раздѣлившаяся прямымъ путемъ, не теряетъ способности къ каріокинезу. Косвеннымъ доказательствомъ этого служитъ обиліе каріокинеза по минованіи дѣйствія хлораль-гидрата и вообще правильное дальнѣйшее развитіе; прямымъ—существованіе двухъ каріокинетическихъ фигуръ въ одной клеткѣ, когда ядро раздѣлилось, а клеточная перегородка почему-либо не образовалась.

Въ заключеніе описываются нѣкоторыя неправильности процесса: появленіе громадныхъ ядеръ съ отшнурованіемъ отъ нихъ мелкихъ, ядра неправильной формы, дѣленіе на двѣ неравныя части, неправильная постановка клеточной перегородки, отдѣляющей безъядерную часть клетки и т. д. Интересной находкой является вытянутое ядро въ стадіи спиремы, готовящейся, очевидно, раздѣлиться прямымъ путемъ—„Nemimitose“. Резюмируя свои изслѣдованія, Wasielewski приходитъ къ выводу: „Amitose und Mitose nicht als fundamental verschiedene Prozesse, sondern als Glieder einer phylogenetischer Entwicklungsreihe anzusprechen sind“ (p. 417).

Собственные наблюденія*).

Дѣйствіе хлораль-гидрата на корешки обыкновенныхъ бобовъ (*Vicia Faba*). (Фиксація: жидкость Негманна; окраска: сафранинъ-лихтгрюнъ).

* Изложенные ниже опыты были произведены мною весной и лѣтомъ прошлаго 1903 года; къ сентябрю былъ написанъ текстъ этой главы, и сдѣланы рисунки, которые я тогда же показывалъ профессору И. Ф. Отену. Весной вышлагаго года я увидалъ по-

При производствѣ опытовъ я пользовался методомъ, выработаннымъ Wasielewskimъ. Обыкновенные бобы проращивались въ древесныхъ опилкахъ, смоченныхъ водой: на 3-й или 4-й день выросталъ корешокъ въ нѣсколько мм. длиной. Тогда бобы помѣщались въ растворъ хлораль-гидрата и выдерживались въ немъ извѣстное время. Послѣ основательной промывки въ водѣ корешки или немедленно подвергались фиксации, или снова помѣщались на нѣкоторое время въ влажную опилки.

Я применялъ 0,3%, 0,75%, 1% и 2% растворы хлораль-гидрата въ обыкновенной водѣ; продолжительность дѣйствія этихъ растворовъ равнялась *часу*; фиксация производилась: немедленно, черезъ 1, 3, 5, 22—24 часа. Я пробовалъ также подвергать корешки болѣе продолжительному дѣйствію слабыхъ растворовъ: въ одномъ опытѣ корешокъ выдерживался 2½ часа въ 0,75% растворѣ, въ другомъ—только что вышедшіе корешки проращивались двое сутокъ въ 0,25%.

Часовое пребываніе корешка въ слабыхъ, до 0,75%, растворахъ, повидимому, нисколько не вредитъ его росту и дальнѣйшему развитію; при микроскопическомъ изслѣдованіи кѣтки представляются совершенно нормальными. Хлораль-гидратъ 1% и еще въ большей степени 2% уже производятъ замѣтныя измѣненія: черезъ 24 часа на поверхности корешка появляются бугры, какъ бы покрытыя корой, участки. Подъ микроскопомъ периферическіе слои кѣтокъ представляются измѣненными: кѣтки съжаты, плазмоллизваны; протоплазма интенсивно и сплошь окрашивается лихтриномъ; ядра имѣютъ видъ ярко-красныхъ комочковъ, однородныхъ или мелкозернистыхъ, очевидно, они приходятъ въ состояніе шкнза. Отъ дѣйствія 2% раствора страдаютъ большее число кѣтокъ, 7—9 крайнихъ рядовъ. Измѣненія центральныхъ кѣтокъ корешка обыкновенно невелики, они сводятся къ плазмолизу отдѣльныхъ кѣтокъ и усиленной вакуолизации пристѣночной плазмы.

Наиболѣе интересныя измѣненія происходятъ съ ядрами: они отличаются болѣе разнообразіемъ, въ зависимости, главнымъ образомъ, отъ времени, протекшаго между дѣйствіемъ хлораль-гидрата и фиксацией. Мнѣ удалось наблюдать не только всѣ формы, описанныя Wasielewskimъ и подведенныя имъ подъ рубрику амитоза, но и большое количество другихъ неправильностей; эти послѣднія, ускользнувшія отъ вниманія Wasielewsk'аго, имѣютъ, между тѣмъ, громадное значеніе для пониманія сути дѣла и даютъ совершенно иное освѣщеніе описаннымъ имъ картинамъ.

Слѣдуетъ замѣтить, что даже при дѣйствіи сильныхъ растворовъ хлораль-гидрата далеко не всѣ кѣтки подвергаются измѣненіямъ. Боль-

шинство ядеръ и каріокинетическихъ фигуръ сохраняютъ, повидимому, совершенно нормальный видъ; нужно тщательно просматривать препаратъ, кѣтку за кѣткой, чтобы найти ненормальности. Онѣ разсыяны въ различныхъ мѣстахъ препарата, повидимому, безъ всякой правильности: изъ трехъ рядомъ лежащихъ кѣтокъ средняя можетъ быть измѣнена, тогда какъ крайнія дѣлятся нормальнымъ каріокинезомъ. Невольно приходитъ на мысль, что причиной такого неравномѣрнаго дѣйствія является индивидуальность кѣтокъ, ихъ состояніе въ моментъ дѣйствія яда. Къ такимъ предположеніямъ приходятъ всѣ изслѣдователи, изучавшіе дѣйствіе ядовъ на жизнь кѣтки и процессъ ее дѣленія (ср. опыты бр. Hertwig и Ziegler'a надъ яичами морскихъ ежей).

Исходнымъ пунктомъ при описаніи могутъ служить объекты, подвергнутые часовому дѣйствію хлораль-гидрата и фиксированные черезъ сутки; въ нихъ находятся всѣ уклоненія отъ нормы, описанныя Wasielewskimъ. Среди кѣтокъ съ нормальнымъ ядромъ встрѣчаются: *двуядерныя кѣтки, многоядерныя кѣтки, болшія ядра со складками, ядра, состоящаія какъ бы изъ отдѣльныхъ долекъ и лопастей, кѣтки со слобами неполной перегородки*. Wasielewski сопоставляетъ ядра со складками, двуядерныя кѣтки и кѣтки съ неполной перегородкой и считаетъ ихъ послѣдовательными стадіями прямого дѣленія, по его терминологіи, діатеза. Основываясь на тщательномъ изученіи объектовъ, фиксированныхъ черезъ 3—5 часовъ послѣ дѣйствія хлораль-гидрата, я не могу согласиться съ этимъ толкованіемъ и попытаюсь изложить возникновеніе всѣхъ этихъ образованій въ томъ видѣ, какъ оно мнѣ представляется.

1. *Двуядерныя кѣтки* (рис. 41 на таблицѣ) представляютъ изъ себя постоянную находку на препаратахъ, фиксированныхъ черезъ сутки послѣ дѣйствія хлорала; чѣмъ сильнѣе концентрація, тѣмъ больше ихъ числомъ. Обыкновенно, двуядерныя кѣтки отличаются отъ сосѣднихъ большей величиной, но это нельзя считать правиломъ. Оба ядра имѣютъ приблизительно одну величину; они могутъ быть прижаты другъ къ другу тѣсно, такъ что граница между ними является въ видѣ прямой линіи, но могутъ отстоять другъ отъ друга на значительное расстояние, даже помѣщаться въ различныхъ углахъ кѣтки. Внутри ядеръ помѣщается 1 или 2 ядрышка: ядерный остовъ имѣетъ совершенно нормальный видъ болѣе или менѣе широкопетлистой сѣтки, съ зернами, вкрапленными по длинѣ нитей и въ мѣстахъ ихъ пересѣченія. Тѣло такихъ кѣтокъ ничѣмъ не отличается отъ сосѣднихъ; онѣ могутъ имѣть мелковакуолизированную плазму послѣ дѣйствія сильныхъ дозъ хлорала, или, наоборотъ, выглядѣть совершенно нормально.

Обрастая къ препаратамъ, фиксированнымъ черезъ 3 или 5 часовъ послѣ дѣйствія 0,75—2% хлорала, мы также можемъ найти двуядерныя кѣтки, хотя въ значительно меньшемъ количествѣ. Но въ это время встрѣчаются формы, дающія ключъ къ ихъ происхожденію: *кѣтки съ двумя ядрами, носящими явные слобы каріокинеза; особенно*

меръ Jahrbücher f. wis. Botanik, въ которомъ помѣщена статья Nemes'a, содержащая подробную работу Wasielewsk'аго; Nemesъ приводитъ къ тѣмъ же результатамъ, что и я. *Однако, должно приоткрыть извѣстнаго чешскаго ботаника Nemes'a въ этомъ вопросѣ, я полагаю, тѣмъ не менѣе, текстъ безъ измѣненій, прибавивъ въ концѣ замѣчаніе по поводу одного пункта, въ которомъ я не согласенъ съ Nemes'омъ. Думаю, что въ такомъ важномъ вопросѣ, какъ экспериментальный амитозъ, не будетъ лишнимъ подтвердить два раза одно и то же.*

много их имѣется на препаратахъ, фиксированныхъ черезъ 3 часа послѣ 2% хлорала (см. рис. 42—45). На рис. 42 и 43 оба ядра находятся въ стадіи, непосредственно слѣдующей за стадіей дочернихъ звѣздъ; въ это время хроматиновые петли сбиваются въ компактную фигуру, хорошо известную всѣмъ, изучавшимъ растительный каріокинезъ. На рис. 44 реконструкция въ ходу: петли обнаруживаютъ свой составъ изъ хроматиновыхъ бляшекъ, и между ними начинаютъ протягиваться тонкіе мостики (ср. Карповъ 04). Рис. 45 изображаетъ послѣднюю стадію реконструкціи. Ни на одной изъ кѣтокъ нѣтъ ни малѣйшихъ слѣдовъ *астроматиновой фигуры и кѣточной пластинки*, тогда какъ при нормальномъ теченіи кѣточные пластинки должны быть заложены уже въ стадіи, соответственной рис. 42 и 43 (сравни рис. 60).

Ясно, что мы имѣемъ здѣсь дѣло съ каріокинезомъ, не дошедшимъ до конца, абортивнымъ. За дѣленіемъ хроматина, дѣленія кѣточного тѣла не происходитъ, веретено исчезаетъ, и кѣточная пластинка не закладывается. Такимъ образомъ, возникновеніе двуядерности объясняется совсѣмъ инымъ путемъ, чѣмъ это предпологалъ Waselewski, гораздо проще. Дальнѣйшія находки еще болѣе уясняютъ вопросъ.

2. *Двуядерныя кѣтки съ неполными кѣточными перегородками.* Образцомъ ихъ можетъ служить рис. 46. Иногда перегородка развита сильнѣе, иногда она существуетъ только посредниъ между ядрами, сходя на нѣтъ къ обоимъ концамъ. Подобныя картины Waselewski считаетъ начальной стадіей раздѣленія кѣточного тѣла, слѣдующаго за прямымъ дѣленіемъ ядра. Дѣйствительно, нетрудно подобрать постепенный рядъ переходовъ отъ небольшого выроста боковой стѣнки, до перегородки, выполняющей весь поперечникъ кѣтки, но цѣлый рядъ данныхъ, также изъ первыхъ часовъ послѣ дѣйствія хлорала, говоритъ рѣшительно противъ приведеннаго толкованія. Наряду съ неполными перегородками, отдѣляющими покоящіяся ядра, встрѣчается неправильная закладка кѣточной пластинки въ послѣднихъ стадіяхъ каріокинеза. Или величина кѣточной пластинки меньше той, какая должна быть въ данной фазѣ, что выступаетъ особенно ясно при сравненіи съ нормальнымъ каріокинезомъ, или волокнистая фигура начинаетъ распадаться раньше, чѣмъ сформированіе пластинки заканчивается. Встрѣчаются, далѣе, неполныя кѣточные пластинки съ неровными очертаніями, разбухшими, какъ бы размытыя. На рис. 47 изображена слѣва неполная кѣточная пластинка: волокна веретена распадаются, внизу распадены зашло уже далеко, и полуверетено превратилось въ веристую вакуолизированную массу; въ кѣткѣ сирана не только веретено подверглось распаду, но распадается, повидимому, и заложенная пластинка. Если бы дѣло шло правильно, мы имѣли бы въ этомъ случаѣ пластинку, доходящую почти до краевъ; средняя часть веретена могла бы уже исчезнуть, но тѣмъ рѣче выступали бы крайнія волокна, на счетъ которыхъ идетъ ростъ пластинки. На рис. 48 мѣсто веретена занимаетъ неяснозернистая масса, поперекъ которой идетъ широкая пластинка съ неясными контурами. Эти фигуры

заимствованы изъ серіи, подвергнутой немедленному фиксированію послѣ 2½ часового дѣйствія 0,75% хлорала. Сопоставляя эти данныя съ явленіями, описанными въ предшествовавшей рубрикѣ, можно считать установленнымъ, что *подъ влияніемъ хлоралъ-гидрата астроматиновое веретено обнаруживаетъ склонность исчезать раньше, чѣмъ слѣдуетъ, не выполнивъ своей задачи, т.-е. не заложивъ нормальной кѣточной пластинки.* Однѣ кѣтки поражаются сильнѣе, и веретено исчезаетъ безъ слѣда, въ другихъ образуется неполная или уродливая перегородка; хлоралъ-гидратъ болѣе высокими концентраціями оказываетъ болѣе быстрое и сильное дѣйствіе.

3. *Кѣтки съ тремя и болѣе ядрами.* Кѣтки съ тремя и болѣе ядрами встрѣчаются рѣже чѣмъ двуядерныя. На рис. 41 изображена трехъядерная кѣтка среди двухъ двуядерныхъ. Ядра бываютъ различной величины, обыкновенно одно значительно меньше другихъ. Кѣтки съ 4 и болѣе ядрами встрѣчаются рѣже, но они составляютъ большую рѣдкость, хотя надо замѣтить, что бываетъ трудно опредѣлить число ядеръ, когда кѣтка не помѣщается цѣликомъ въ срѣзъ; реконструкція кѣтки по сосѣднимъ срѣзамъ встрѣчается болѣе трудной и мало уясняетъ дѣло.

Попадаются, далѣе, кѣтки съ нѣсколькими ядрами и неполной перегородкой. Въ одномъ наблюдавшемся мною случаѣ перегородка, расположенная по діагонали, даже не доходила до краевъ; съ одной стороны ея помѣчалось рядомъ два ядра, одно немного больше другого, по другую сторону перегородки, vis à vis съ ними, находилось одно большое ядро, а въ углу, на далекомъ разстояніи, еще маленькое и круглое.

Происхожденіе многоядерныхъ кѣтокъ объясняется безъ труда *многополюснымъ каріокинезомъ, не доходящимъ до конца.* Существованіе нормальныхъ многополюсныхъ фигуръ послѣ дѣйствія даже слабыхъ 0,75% растворомъ хлорала было констатировано мною нѣсколько разъ. Одна изъ такихъ фигуръ изображена на рис. 49: здѣсь дѣло дошло даже до образованія кѣточной пластинки (одно изъ ядеръ срѣзано, и отъ него осталась одна хромосома). Въ другихъ случаяхъ начавшіяся нормально каріокинезъ обрывается: дочернія петли успѣли уже разойтись, ядра начинаютъ реконструкцію на тѣхъ мѣстахъ, куда попали, но веретено, а съ нимъ и возможность кѣточной пластинки, исчезаетъ. Подобный случай имѣется на рис. 50: между двумя меньшими ядрами двигается болѣе густо окрашенный треугольный участокъ плазмы, вѣроятно, остатокъ веретена съ кѣточной пластинкой. Возникновеніе многополюснаго каріокинеза послѣ дѣйствія хлорала было описано братьями Hertwig (84), работавшими надъ яйцами морскихъ ежей; очевидно, оно представляетъ одинъ изъ постоянныхъ эффектовъ хлорала.

4. *Ядра со складками и дольчатия.* Черезъ 24 часа послѣ дѣйствія хлорала въ ряду нормальныхъ по величинѣ кѣтокъ встрѣчаются кѣтки выдающихся размѣровъ; въ нихъ содержатся, обыкновенно, гигантскія ядра. Обыкновенно круглыя или овальныя, ядра эти имѣютъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ болѣе или менѣе глубокія складки, дѣляющія ихъ

на две половины. Края складок могут быть сближены, — и тогда ядро кажется полуразрѣзанным, — или нѣсколько развернуто (рис. 51). Ядерный остовъ представляется вполне нормальнымъ, также какъ и ядрышки, число которыхъ можетъ доходить до четырехъ. Подобныя картины Wasielewski считаетъ стадіей дитмеза.

Встрѣчаются также ядра, разрѣзанныя на нѣсколько долекъ, покрытыя вычурностями большей или меньшей величины, вообще, самой неправильной и причудливой формы (рис. 52); обыкновенно и они отличаются своей величиной. Wasielewski объясняетъ нѣкоторыя изъ этихъ формъ прямымъ дѣйствіемъ хлорала. Можетъ-быть это и справедливо по отношению къ отдѣльнымъ полиморфнымъ ядрамъ средней величины; — какъ я уже указывалъ, прямое дѣйствіе хлорала вызываетъ уплотненіе ядра, не сопровождающееся деформацией, — но происхождение гигантскихъ складчатыхъ и дольчатыхъ ядеръ иное. Я долго недоумѣвалъ, какія причины могли повліять на ядро такимъ деформирующимъ образомъ, но систематическій пересмотръ препаратовъ далъ возможность схватить ихъ, такъ сказать, *in statu nascendi*. Формы эти обязаны своимъ происхожденіемъ также неправильностямъ каріокинеза, какъ и соответственныя ядра въ печени нормальныхъ мышей.

Какъ двуполюсный, такъ и многополюсный каріокинезъ могутъ протекать абортивно, доказательства чему были уже представлены; я указывалъ также, въ какой различной степени могутъ страдать рядомъ лежащія клѣтки: въ одной пластинка закладывается наполовину, въ другой веретено распадается цѣлкомъ. Нѣтъ ничего удивительнаго, что вредное дѣйствіе хлорала можетъ идти дальше и насильственно подавлять каріокинезъ на болѣе раннихъ стадіяхъ, вызывая новыя, необычныя фигуры. Рис. 53 изображаетъ ядро въ стадіи реконструкціи изъ двухъ половинокъ, соединенныхъ тонкимъ мостикомъ. Подобная фигура произошла, вѣроятно, изъ двуполюснаго каріокинеза: дочернія ядра уже разошлись, но остались въ соединеніи помощію одной хромосомы, задержавшейся въ своемъ движеніи; на этомъ дѣленіе оборвалось, веретено исчезло, а ядра, оставшись въ томъ же положеніи, начали реконструкцію. Остается хроматину придти въ покоющее состояніе, и мы получимъ ядро вродѣ изображеннаго на рис. 51. Рис. 54 и 55 представляютъ ядра, начавшія реконструкцію еще раньше, — прежде чѣмъ петли успѣли двинуться къ полюсамъ. Можетъ быть, здѣсь начинался многополюсный каріокинезъ, но онъ прекратился еще въ метафазѣ, и въ результатѣ получилась неправильная ядерная фигура съ хромосомами, рассыпающимися на бляшки. Перейдя въ покоющее состояніе, такія фигуры могутъ дать начало дольчатымъ, раздѣленнымъ ядрамъ.

Большой интересъ представляютъ ядра, изогнутыя въ видѣ подковы, съ неполной клѣточной перегородкой, упирющейся въ глубину складки (рис. 56). Они производятъ впечатлѣніе прямого дѣленія съ ранней закладкой клѣточной перегородки; такъ и объясняетъ ихъ Wasielewski. На самомъ дѣлѣ, здѣсь происходитъ каріокинезъ, дошедшій почти до

конца, но только дочернія ядра остались въ соединеніи посредствомъ хроматиновыхъ петель, застрявшихъ на пути. Рисунокъ 57 изображаетъ стацію, предшествующую рис. 56-му, когда ядра находятся еще въ состояніи реконструкціи: хроматиновые петли еще плотно прилегаютъ другъ къ другу, и между ними кое-гдѣ выступаютъ поперечныя соединенія. Многополюсный каріокинезъ также можетъ дать начало подобнымъ изогнутымъ ядрамъ съ неполной перегородкой; въ этихъ случаяхъ одно изъ дочернихъ ядеръ остается въ соединеніи съ двумя соседними, и перегородка упирается именно въ это ядро. Такимъ образомъ я объясняю фиг. 58; особенною ея является наличность веретена только между двумя большими ядрами. Эту фигуру можно, впрочемъ, толковать и какъ двуполюсный каріокинезъ съ задержкой большого числа петель на полдорѣгѣ.

Нашъ обзоръ былъ бы неполонъ, если бы мы не коснулись дальнейшей судьбы двуядерныхъ клѣтокъ, гигантскихъ и складчатыхъ ядеръ. Въ этомъ отношеніи одна изъ серій (1% хлораль-тиградъ, фикс. черезъ 24 часа) доставила мнѣ очень интересныя данныя. Каждое изъ ядеръ двуядерной клѣтки въ состояніи дѣлиться само по себѣ, образовывать свою каріокинетическую фигуру съ независимымъ веретеномъ (рис. 59). Это дѣленіе идетъ съ образованіемъ нормальной клѣточной пластинки (рис. 60), знакъ, что клѣтка окончательно освободилась отъ дѣйствія яда и пришла въ нормальное состояніе. Подобныя картины наблюдалъ и Wasielewski; конечно, послѣ всего сказаннаго онъ не можетъ имѣть значенія, приписываемаго имъ этимъ авторомъ, т.-е. доказывать физиологическій характеръ амитоza.

Гигантскія ядра, какую бы форму они ни имѣли, по истеченіи извѣстнаго времени также начинаютъ дѣлиться каріокинетически. Я наблюдалъ всѣ стадіи такого дѣленія, начиная съ клубковъ, въ ядрахъ овальныхъ, складчатыхъ, дольчатыхъ. Такимъ образомъ рис. 5 работы Wasielewsk'аго (клубокъ, распадающійся на сегменты, въ вытянутомъ ядрѣ съ перехватомъ) не представляетъ изъ себя чего-либо таинственнаго, какого-нибудь гемивитоza, а просто начальную стадію новаго каріокинеза въ ядрѣ, возникшемъ въ результатѣ абортивного каріокинеза. При каріокинезѣ гигантскихъ ядеръ обращаетъ на себя вниманіе ихъ богатство хроматиномъ: длина нитей клубка, количество хромосомъ, образующихъ экваторіальную пластинку и дочернія звѣзды, ясно указываютъ, что описанныя ядра содержатъ вдвое больше хроматина, чѣмъ обыкновенныя. Привожу для сравненія двѣ фигуры дочернихъ звѣздъ: фигура 61 несомнѣнно принадлежитъ гигантскому ядру, 62 — обыкновенному. Точный счетъ хромосомъ труденъ, да онъ и не имѣетъ значенія, такъ какъ мнѣ удалось показать, что и въ нормальномъ каріокинезѣ число ихъ значительно колеблется (64).

Я описалъ формы, которыя по сравнительной частотѣ ихъ наблюденія, можно считать типичными. Наряду съ этимъ пришлось находить другія, подчасъ причудливыя, уклоненія, дешифровать которыя

не всегда легко; чего-либо существенно нового они не вносят. Для приѣра привожу рис. 63.

Все предшествовавшее описаніе основано на объектах, подвергнутых кратковременному дѣйствию хлорала (1 и $2\frac{1}{2}$ часа). При этомъ каждая серія въ зависимости отъ концентрации и времени, протекающа до фиксированія, содержала какое-нибудь преобладающее уклоненіе. Другой характеръ носить препараты изъ корешковъ, подвергнутыхъ продолжительному (2 сутокъ) дѣйствию слабыхъ (0,25%) растворовъ. Корешокъ за это время вырастаетъ мало; поверхность его бурѣетъ и растрескивается. При микроскопическомъ изслѣдованіи формы клѣтокъ оказываются измѣнившимися, опѣ какъ-то округляются; яры клѣтокъ получаютъ четкообразный видъ, и между ними выступаютъ широкіе межклеточные промежутки. Уклоненій отъ нормы въ процессѣ дѣленія очень много, и они крайне разнообразны. На одномъ срѣзѣ можно найти рядомъ почти всѣ неправильности, описанныя мною: двуядерныя клѣтки, неполныя перегородки, долчатая ядра, многополюсный каріокинезъ, и, наряду со всѣмъ этимъ, нормальный каріокинезъ, правда, въ очень небольшомъ количествѣ.

Такимъ образомъ, при дѣйствіи на корешки бобовъ хлораль-гидрата въ дозахъ, не убивающихъ клѣтокъ, получается рядъ уклоненій въ процессѣ дѣленія, ведущихъ къ образованію двуядерныхъ и многоядерныхъ клѣтокъ, клѣтокъ съ большими складчатыми и долчатыми ядрами, двуядерныхъ и одноядерныхъ клѣтокъ съ неполной перегородкой и т. д. Всѣ эти уклоненія сводятся къ недоходящему до конца дву- и многополюсному каріокинезу и имѣютъ чисто внѣшнее сходство съ прямымъ дѣленіемъ.

Главное различіе въ толкованіи картинъ между мной и Nemes'омъ заключается въ томъ, что означенный авторъ говоритъ о слияніи дочернихъ ядеръ въ одно большое ядро, называя этотъ процессъ „*asexuelle Kernverschmelzung*“. Я не вижу здѣсь слиянія, а просто реконструкцію ядра, наступающую въ то время, когда дочернія ядра не успѣли разойтись. Разъ въ моментъ реконструкціи хромосомы будутъ настолько далеко другъ отъ друга, что каждая кучка ихъ будетъ одѣваться особой оболочкой, она явится въ видѣ отдѣльнаго ядра; и слиянія между отдѣльными ядрами, раздѣленными прожилкой цитоплазмы, происходить уже не можетъ. Доказательствомъ служить печенъ млекопитающихъ, гдѣ abortивный каріокинезъ протекаетъ въ большихъ размѣрахъ, и гдѣ встрѣчаются массы двуядерныхъ клѣтокъ, ядра которыхъ никогда не сливаются. Имѣющіяся тамъ въ небольшомъ числѣ большія (двойныя) ядра и ядра съ перехватами возникаютъ несомнѣнно прямо, какъ таковыя, въ результатѣ ранняго прекращенія дѣленія. Послѣ хлораль-гидрата въ корешкахъ бобовъ большія ядра и ядра съ перехватами встрѣчаются также далеко не такъ часто, какъ двуядерныя клѣтки, и приѣбать для ихъ объясненія къ послѣдующему слиянію нѣтъ необходимости.

Далѣе Nemes не замѣтилъ мультиполярнаго каріокинеза, который, несомнѣнно, появляется послѣ дѣйствія хлораль-гидрата. Онъ объясняетъ многоядерность расхожденіемъ хроматиновыхъ петель въ разныя стороны и ихъ реконструкціей отдѣльными группами. По его воззрѣніямъ, высказаннымъ раньше, движеніе хромосомъ при каріокинезѣ происходитъ активно; подъ влияніемъ хлораль-гидрата этотъ процессъ совершается неправильно. Въ послѣдней моей работѣ (04) я показалъ несомнѣтельность этого воззрѣнія: ахроматиновые волокна у *Vicia Faba*, какъ и въ животныхъ клѣткахъ, прикрѣпляются по всей длинѣ хромосомы, и ея движеніе связано съ присутствіемъ этихъ волоконъ.

* * *

Я пытался вызвать abortивныя или неправильныя формы дѣленія, дѣйствуя на корешки бобовъ алкогалемъ и эфиромъ, но не получилъ замѣтныхъ результатовъ. 5 часовое дѣйствіе 1%, 2%, 3%, 4% алкогала не оказывало вліянія на качество процесса, только число дѣлений уменьшалось при повышеніи концентрации. Проращиваніе корня въ 1% алкогалѣ въ теченіе сутокъ вызывало сильное измѣненіе клѣтокъ, плазмолизъ и пикнозъ, но отдѣльныя каріокинетическія фигуры были совершенно нормальны и двуядерности не получалось. 5% эфиръ (концентрація, приѣвившаяся Nacker'омъ) не вызывалъ никакихъ ненормальностей кромѣ гипертрофіи ахроматиновой фигуры: веретено становилось длиннѣе и уже; можно было прослѣдить первыя стадіи ея образованія (04). 8% эфиръ убивалъ клѣтки; корешки совершенно чернѣли.

Цѣлый рядъ опытовъ съ дѣйствіемъ хлораль-гидрата, алкогала и эфира на личинокъ аксолотля (2—4 см.) не привелъ ни къ какимъ результатамъ. (Изслѣдовался кожный эпителий, въ нѣкоторыхъ случаяхъ приготавливались серіи).

Принимая во вниманіе опыты О. и R. Hertwig'овъ (87), которымъ удалось вызвать остановку дѣленія и мультиполярный митозъ въ яйцахъ морскихъ ежей, дѣйствуя слабыми дозами хлораль-гидрата, я началъ свои опыты также со слабыхъ дозъ: 0,1—0,25,—0,5%. Затѣмъ, постепенно повышая, дошелъ до 0,75 и 1%. Послѣ полутора часового дѣйствія 1% хлораль-гидрата аксолотли часами лежали брюхомъ къверху и съ трудомъ оправлялись, но никакого эффекта на процессъ дѣленія не получалось.

Продолжительное дѣйствіе слабыхъ дозъ хлораль-гидрата (въ теченіе 8 дней 70 часовое дѣйствіе 01% раствора, съ перерывами) не привело ни къ чему. Въ цѣломъ рядѣ серій былъ отмѣченъ одинъ случай мультиполярнаго каріокинеза.

Въ опытахъ Ziegler'a (03) 1—2% алкогалемъ препятствовало правильному развитію яицъ морскихъ ежей, вызывая остановку дѣленія клѣточного тѣла и мультиполярный митозъ. Мои опыты надъ личинками аксолотля съ 0,5—2% алкогалемъ, даже при продолжительномъ дѣй-

ствін (нѣсколько дней съ перерывами) не привели ни къ какимъ результатамъ. Также безслѣдно проходило дѣйствіе 0,2—2% эфира.

Вѣроятная причина отрицательныхъ результатовъ заключается въ томъ, что для *клетокъ аксолотля* примѣнявшаяся концентрація является слишкомъ слабой; между тѣмъ пользоваться крѣпкими растворами нельзя, такъ какъ, дѣйствуя на нервную систему, они влекутъ за собой смерть животного.

Замѣчанія по поводу случаевъ экспериментальнаго амитоза.

Полученные мною результаты при сопоставленіи съ имѣющимися въ литературѣ данными позволяютъ сдѣлать нѣкоторыя общія замѣчанія. Существуетъ *два основныхъ типа уклоненій* отъ нормальнаго каріокинеза подъ вліяніемъ внѣшнихъ воздѣйствій; каждый изъ нихъ даетъ свои „амитозоидобныя“ картины. Измѣненія пераго рода вызываются хлораль-гидратомъ, вѣроятно также алкоголемъ (Ziegler) и охлажденіемъ; ко второму относятся измѣненія отъ дѣйствія эфира, какъ они выступаютъ въ наилучше обследованномъ съ цитологической стороны случаѣ Häcker'a.

Въ хлораль-гидратномъ типѣ сущность состоитъ въ исчезаніи, какъ бы раствореніи ахроматиновой фигуры, причемъ метаморфозъ хроматина сохраняетъ свою нормальную послѣдовательность. Картины, симулирующія амитозъ, возникаютъ вслѣдствіе того, что клеточное тѣло не дѣлится, а иногда и реконструкция ядеръ совершается не на должномъ мѣстѣ.

Въ эфирномъ типѣ наоборотъ: ахроматинная фигура остается незатронутой, даже гипертрофируется, но компактная нитевидная хромосома превращается въ пузырьки, т.-е. нарушается обычный ходъ метаморфоза хроматина. Сліяніе пузырчатыхъ хромосомъ даетъ картины перешнурованія ядра, причемъ дѣленіе клетки доходитъ до конца.

Говорить о превращеніи каріокинеза въ прямое дѣленіе нельзя ни въ томъ, ни въ другомъ случаѣ. „Амитозоидобныя“ фигуры, возникающія отъ хлораль-гидрата, не продолжаютъ дѣленія, а остаются застывшими въ томъ видѣ, въ какомъ возникли, слѣдовательно, *процесса* прямого дѣленія здѣсь не происходитъ. Послѣ эфира получается одно внѣшнее сходство съ амитозомъ, а сущность каріокинеза остается не нарушенной, оъ является, такъ сказать, въ другой одеждѣ. Мы можемъ считать характерными свойствами каріокинетическаго процесса дѣленія: 1) появленіе въ тѣлѣ клеткѣ двухъ центровъ, вмѣсто одного, 2) удвоеніе морфологическихъ элементовъ хроматина, 3) распределеніе этихъ частей по дочернимъ клеткамъ, изъ которыхъ каждая получаетъ свой центръ и половину хроматиновыхъ элементовъ, двойники которыхъ остаются въ другой клеткѣ. Все это остается неизмѣненнымъ послѣ дѣйствія эфира; мѣняется только форма хроматиновыхъ элементовъ: вмѣсто компактныхъ нитей—пузырьки.

Мы имѣемъ цѣлый рядъ случаевъ *нормальнаго каріокинеза съ пузырьковидными хромосомами* (Belloni: blastometry аксолотля; Hennegu: blastometry костистыхъ), крайнія формы котораго, соответствующія эффекту отъ сильныхъ дозъ эфира, были описаны какъ прямое дѣленіе (Reinhardt, Рудневъ). Всѣ эти явленія принадлежатъ къ одному порядку, это „amitosenähnliche Vorgänge, *псевдоамитозы*, которыхъ никакъ нельзя ставить въ одинъ рядъ съ амитозами фидликулярныхъ клеткъ и лейкоцитовъ, не поступающъ при этомъ основными принципами научной классификаціи явленій. Если мы хотимъ называть эти четыре-пять случаевъ амитозами, тогда для сотни остальныхъ случаевъ, обычно именуемыхъ амитозомъ или прямымъ дѣленіемъ; надо выдумать иное названіе.

Въ большинствѣ случаевъ „экспериментальнаго псевдоамитоза“, приведенныхъ мною въ обзорѣ литературы, тонкая цитологическая сторона мало развита, и требуются дальнѣйшія изслѣдованія, чтобы можно было определенно высказаться о наблюденіяхъ Герасимова, Nathansohn'a, Шимкевича и Werner'a. Особенно это относится къ опытамъ съ спиритрой: несмотря на большое количество работъ, ходъ нормальнаго каріокинеза спиритрой до сихъ поръ не можетъ считаться вполне яснымъ въ томъ, что касается ядрышка и оболочки. Судя по описанію и рисункамъ Герасимова, возможно предпологать, что прямое дѣленіе вслѣдствіе охлаждения относится къ псевдоамитозу хлораль-гидратнаго типа. Такое же подозрѣніе возможно и относительно прямого дѣленія въ яйцахъ Loligo (Шимкевичъ), именно тѣхъ случаевъ, гдѣ при дѣленіи ячеистый остовъ ядра не измѣняется; съ другой стороны, пузырьковидныя хромосомы blastodermy цыпленка отъ никотина наводятъ на мысль объ эфирномъ типѣ. Что касается амитозовъ Werner'a, то я склоненъ считать ихъ просто полиморфией, не имѣющей никакого отношенія къ размноженію клетки; впрочемъ, въ виду того, что онъ наблюдалъ различныя неправильности каріокинеза, возможно предпологать и abortивныя формы ихъ вслѣдствіе охлаждения.

Будущія изслѣдованія должны рѣшить, возникаютъ ли подъ вліяніемъ внѣшнихъ вредныхъ воздѣйствій какія-либо нныя уклоненія въ процессъ дѣленія кромѣ типовъ, установленныхъ Häcker'омъ, Nemes'омъ и явно, и ихъ возможной комбинаціи.

7. Приложение.

Случай прямого дѣленія въ мочевоомъ пузырьѣ саламандры, описанный Flemming'омъ (89).

Этотъ случай является единственнымъ въ своемъ родѣ, такъ какъ обыкновенно въ мочевоомъ пузырьѣ саламандры и другихъ амфибій прямого дѣленія не бываетъ. Означенный мочевоый пузырь былъ фиксированъ посредствомъ инъекціи 0,5% хромовой кислоты, и изъ него приготовлены плоскостные препараты, окрашенные сафраниномъ.

Клѣтки однослойнаго эпителиа пузыря въ разтянутомъ состояніи имѣютъ видъ тонкихъ пластинокъ и заключаютъ въ себѣ плоскія ядра круглой или овальной формы. Въ описываемомъ пузырьѣ встрѣчались ядра съ отверстиями различной величины (durchlocherte Kerne), расположенными или посерединѣ, или эксцентрично. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ замѣчались большія отверстия овальной формы, расположенныя попереку длинника ядра, причемъ съ обѣихъ сторонъ отверстія оставались лишь тонкіе мостики ядернаго вещества. Такия ядра представляли изъ себя одну изъ стадій раздѣленія: когда разрывался мостикъ съ одной стороны, ядро принимало форму подковы; при уничтоженіи обѣихъ мостиковъ, ядро распадалось на двѣ части. Въ рѣдкихъ случаяхъ вромѣ двухъ боковыхъ мостиковъ наблюдались еще тонкіе тяжи ядернаго вещества, протягивавшіеся черезъ отверстие; иногда боковые мостики перекрещивались и ядерное вещество давало фигуру въ видѣ цифры 8. Во всѣхъ этихъ случаяхъ масса ядра дѣлилась на двѣ совершенно равныя части, хотя форма обѣихъ частей и являлась различной. Въ меньшемъ числѣ встрѣчались дѣленіе ядеръ на двѣ равныя части путемъ вытягиванія и перешнурованія; также рѣдко можно было видѣть раздѣленіе ядра на несколько неравныхъ частей; отдѣльными ядра имѣли въ этихъ случаяхъ лишь небольшую величину.

Flemming указываетъ, что во всѣхъ этихъ картинахъ „jede Spur von einer wahren, oder irgendwie unvollkommenen oder verstümmelten Mitose gänzlich fehlt“ (p. 441); наряду съ амитозомъ встрѣчались и фигуры настоящихъ митозовъ.

Что касается внутренняго строенія ядеръ, дѣлящихся прямымъ путемъ, то въ немъ замѣчались нѣкоторыя особенности: ядра окрашивались болѣе сильно и диффузно, вмѣсто немногихъ ямъ, какъ въ ядрахъ „zahlreiche starkchromatische Brocken und Stränge von unregelmässiger Form, so dass diese Kerne im Vergleich mit ruhenden scheckig aussehen“ (p. 442).

За дѣленіемъ ядра слѣдовало, повидному, въ нѣкоторыхъ случаяхъ дѣленіе клѣточного тѣла. На это указывали: блѣдныя полоски, идущія попереку клѣточного тѣла между половинками ядра, соединенными еще однимъ мостикомъ; зернистыя полоски, идущія черезъ отверстие въ ядрѣ; наконецъ, попарно расположенныя небольшія клѣтки съ ядрами, повидному, недавно раздѣлившимися. Дѣленіе клѣточного тѣла въ данномъ случаѣ происходило вѣроятно съ образованіемъ клѣточной пластинки. Высказывая это предположеніе съ большими оговорками, Flemming указываетъ, что во многихъ случаяхъ дѣленія тѣла не происходитъ, и клѣтки остаются двудерными.

Описанное явленіе наблюдалось только въ одномъ пузырьѣ изъ двухъ дюжинъ исследованныхъ. „Jedenfalls steht der hier beschriebene Fall einen abnormen Ausnahmestand dar, der wahrscheinlich auf irgend eine pathologische, vielleicht katarrhalische Veränderung zurückzuführen sein wird“ (p. 448).

Превосходное, обстоятельное описаніе Flemming'a, поясненное отчетливыми рисунками, за точность которыхъ можно поручиться, зная ихъ автора, даетъ рѣдкую возможность обсуждать этотъ случай, такъ сказать, заочно.

И при всемъ моемъ уваженіи къ знаменитому цитологу, я не могу согласиться съ толкованіемъ, которое онъ даетъ своимъ находкамъ. Несмотря на самое категорическое заявленіе Flemming'a, „das dabei jede Spur von einer wahren, oder irgendwie unvollkommenen oder verstümmelten Mitose gänzlich fehlt“, я считаю, что изображенныя имъ картины легче всего могутъ быть объяснены именно вариантами абортивнаго митоза, которые въ 1889 году не были достаточно извѣстны. Доказательствомъ приведеннаго положенія служатъ: во 1) внутренняа измѣненія въ ядрахъ, 2) внѣшняя форма ядеръ, 3) отсутствіе картинъ, характерныхъ для амитоза эпителиальныхъ клѣтокъ.

Ad 1. Измѣненія ядра состоятъ въ повышеніи закрашиваемости, появленіи многочисленныхъ хроматиновыхъ глыбокъ и тяжей (zahlreiche starkchromatische Brocken und Stränge); при этомъ правильное распредѣленіе хроматиновыхъ зеренъ (bestimmte Anordnung der Chromatinkörper) отсутствуетъ. На рисункахъ таблицы XXVII всѣ ядра имѣютъ совершенно одинаковое внутреннее строеніе, какъ тѣ, которыя Flemmingъ считаетъ началомъ дѣленія, такъ и ядра, воишь раздѣлившіяся, — очевидно, говоритъ о какой-нибудь правильности распредѣленія въ теченіи процесса нѣтъ никакихъ основаній, и Flemmingъ совершенно правъ. И тѣмъ не менѣе, измѣненія могутъ быть отнесены къ одному изъ моментовъ митоза: къ послѣднимъ стадіямъ анафаза, когда заканчивается реконструкція хроматиноваго остова ядра. Въ это время встрѣчаются ядра, закрашивающіяся темнѣе обыкновеннаго: часть хромосомъ уже подверглась полной дезагрегаціи; другія только что распадаются на риды глыбокъ. Нѣкоторые недостатки правильности и схематичности на рисункахъ Flemming'a объясняется не воишь безупречной фиксаціей (0,5% хромовой кислоты), которая не можетъ конкурировать со схѣмами, содержащими уксусную и осміевую кислоты. Но лучшимъ доказательствомъ справедливости нашего взгляда служитъ свидѣтельство самого Flemming'a; на рисунѣ 12 той же таблицы подъ буквой с онъ нарисовалъ „Kernpaar welches aus Mitose entstanden scheint“ (такъ какъ ядра въ клѣткахъ имѣютъ характерную почковидную форму); внутреннее строеніе этихъ ядеръ совершенно таково же, какъ и въ ядрахъ, дѣлящихся, по его мнѣнію, амитотически. Читатель легко можетъ проверить это, найдя соответственные рисунки.

Ad 2. Всѣ тѣ формы, которыя Flemmingъ располагаетъ въ послѣдовательные ряды и считаетъ процессомъ прямого дѣленія, зафиксированными въ моментъ его хода, совершенно свободно могутъ быть истолкованы какъ обычныя каріокinesis, преранный за нѣкоторое время до фиксаціи. Реконструкція началась сразу во многихъ клѣткахъ, и ко времени фиксаціи ядра готовы были перейти въ покоящееся состояніе. На рис. 6b l. с. ядра успѣли уже разойтись, но клѣточное тѣло не раздѣлилось; этотъ рисунокъ соответствуетъ моему рисунку 28 е изъ печени мыши, даже на одной сторонѣ тѣла имѣется небольшое вдавленіе. Рис. 5, 6 а, 16 l. с. соответствуютъ рис. 53, 56, 57 хораль-гидратныхъ корешковъ и возникли, вѣроятно, такимъ же образомъ. Рис. 4, 10, 11 l. с. — ядра съ большими отверстиями, вѣрнѣе два ядра, соединенныхъ по краямъ тонкими тяжами, получились вслѣдствіе того, что хромосомы съ двухъ сторонъ дочернихъ ядеръ не могли раздѣлиться и задержались, въ то время какъ главная масса ихъ дѣлилась съ полюсамъ. Рис. 7 и 8 l. с. соответствуютъ перешнурованному ядру печени (рис. 27 b); рис. 1 и 2 l. с. реконструкція на болѣе раннихъ стадіяхъ, соответственно рис. 28 g изъ печени. О половинахъ дѣлящагося ядра Flemmingъ пишетъ: „zwar sind diese Theile wohl in keinem Falle symmetrisch ähnlich gestaltet, meistens einander recht ungleich in der Umrisform, aber der Masse nach erscheinen sie nach bestmöglicher Schätzung gleich gross“ (p. 440) — новое подтвержденіе абортивнаго митоза, симулирующаго амитозъ, на что мнѣ приходилось указывать не разъ.

Крайне интересную форму Flemmingъ изображаетъ на рисунѣ 13; ядро, вещество котораго имѣетъ видъ кольца, перекрученнаго въ видѣ цифры 8; объясненіе гласитъ: „8 förmiger Kern, eine Seitenbrücke ist über die andere geschlungen“. Повидному, Flemmingъ и толковалъ его возникновеніе, какъ перекручиваніе кольца; но если мы будемъ вдумываться, возможенъ ли такой процессъ вообще, безъ грубого поврежденія или скручиванія клѣточного тѣла, то врядъ ли это объясненіе покажется вѣроятнымъ. Ничего аналогичнаго мнѣ не приходилось ни встрѣчать въ литературѣ, ни видѣть. Между тѣмъ, во время передвиженія дочернихъ хромосомъ къ полюсамъ, встрѣчаются самыя причуд-

ливые случаи перекрещивания, запаздывания и сдвигания петель, в связи с вращением дочерних ядерных масс; преждевременная реконструкция хроматина, зафиксировав одно из таких причудливых положений, и дала рядный случай, изображенный на рис. 13 л. с. Иное объяснение вряд ли возможно.

Деление ядра на несколько неравных масс, рис. 14 и 15 л. с., представляет или комбинацию abortивного дуплолюсного карюкинеза с разбрасыванием петель (*à chromosomes dispersés*) или abortивный многополюсный карюкинез; подобные случаи наблюдались в корешках бобов после действия хлораль-гидрата.

Нельзя утверждать с полной уверенностью, что блédные зернистые полоски, протягивающиеся поперек клетка между половинками ядер (рис. 6 а и 16 л. с.; сравни с рис. 56 и 57 настоящей работы) рудиментарная „клеточная пластинка“; с другой стороны, и отрицать их отношение к делению тьла трудно: очень характерно их положение. Типичной Zellplatte в эпителии амфибий никто не наблюдает; но неправильно также представлять его деление как простое перешнурование упругих колец, следуя схеме М. Heidenhain'a: изменения в экваториальном слое клеточного тьла несомненно предшествуют и облегчают его механическое разделение. Мы знаем, что при abortивном митозе ослабляются или исчезают лучистые фигуры, связанные каким-то образом с механикой деления, но возможно предположить, что экваториальная измененная зона намбчается, хотя и слабее обыкновенной, в вид блédной зернистой полоски. Я высказываю это просто как соображение, болде или мене правдоподобное; во всяком случае, оно не мене вьроятно, чьм признание настоящей клеточной пластинки, столько раз фигурировавшей в описании амитозов.

Весь процесс, происшедший в мочевом пузыре саламандры и послуживший материалом для статьи Flemming'a, можно возстановить приблизительно следующим образом. Эпителий пузыря подвергся какому-то раздражению, природы которого в точности определить нельзя: паразиты механическим путем не могут вызвать такого явления (по Flemming'у они вызывают митозы); при воспалении, как сообщает Flemming, он также не наблюдал подобных картин; вьроятно все же, на эпителий действовали какие-нибудь токсические вещества, случайно попавшие в организм и выдвлившиеся в мочу, мене вьроятно влияли температурные колебания. Раздражение подействовало на карюкинез, разрушило или ослабило ахроматиную фигуру, и клетка стала переходить в покоящееся состояние, каждая с той стадией, на которой была захвачена. Раздражение было единичным и преходящим; произошло оно незадолго до фиксации, самое большее накануне, и затьм миновало, о чем свидетельствуют нормальные митозы, происходившие в момент фиксации. Кь этому времени пораженные ядра успели продвигать почти всю реконструкцию и дали ряд странных фигур, симулирующих прямое деление.

Положения.

1. Подробное исследование 13 случаев, описываемых обыкновенно как прямое деление, и критический разбор некоторых других, тьсно связанных с ними, показали, что под именем прямого деления описывают различные процессы. В одной части случаев действительно имется прямое деление, в другой его симулирует abortивный карюкинез, в третьей — нть никаких признаков деления, и амитоз является лишь физиологическим постулатом, недостаточно обоснованным.

2. Прямое деление в исследованных мною случаях проявляется в двойкой форме. Во-первых, как деление путем образования складок ядерной оболочки, которое можно считать дальнейшей ступенью полиморфии ядра; во-вторых, как деление путем *вытягивания* ядра, сопровождаемого иногда передавливанием средней части.

3. В каждом эпителии личинок хвостатых амфибий, в эпителии мочевого пузыря млекопитающих, в эпителии желудочнокишечного канала позвоночных наблюдается прямое деление путем образования складок. Ядрышко в этом процессе не играет никакой роли; деления клеточного тьла не происходят.

4. Причины образования складок, и полиморфии вообще, следует искать в физических свойствах ядра и в осмотическом обмене, который происходит между ядром и клеточным тьлом при посредстве ядерной оболочки, представляющей из себя осадочную, полупроницаемую пленку. Вследствие несовершенной упругости ядерной оболочки, ее сдвигания с клеточным тьлом и некоторой вязкости содержимого, ядро не может возстановить прежнюю форму при изменении объема, и на поверхности его образуются углубления и складки. Узкая щелевидная складка представляет из себя устойчивую форму и сохраняется легче других.

5. Условиями, способствующими углублению складок и полному разделению ядра, являются: 1) особый характер обмена веществ; 2) время, достаточное для того, чтобы небольшие изменения суммировались; 3) механические инсульты, которым подвергаются клетки. Для разделения ядра необходимо, чтобы ядерная оболочка в глубинь складки пришла

въ соприкосновение съ оболочкой противоположной стороны; въ этомъ мѣстѣ происходитъ ихъ слияніе и расасываніе.

6. Въ сѣмянникахъ безвопчочныхъ и позвоночныхъ прямое дѣленіе наблюдается главнымъ образомъ въ фолликулярныхъ (Сертолиевыхъ) клѣткахъ, рѣже въ сперматогоніяхъ; въ яичникахъ—въ клѣткахъ питательныхъ и эпителии яйцевой капсулы; прямое дѣленіе яйцевыхъ клѣтокъ не доказано. Во всѣхъ наблюдавшихся случаяхъ прямое дѣленіе происходитъ путемъ образования складокъ и не сопровождается дѣленіемъ клѣточного тѣла.

7. Въ лейкобластахъ, наряду съ круглыми и овальными ядрами, встрѣчаются кольцевыя ядра, возникающія въ результатѣ каріокинеза; эта форма является, такимъ образомъ, первичной. Какъ на круглыхъ, такъ и на кольцевыхъ ядрахъ наблюдается полиморфія съ образованіемъ складокъ, моющая въ нѣкоторыхъ случаяхъ привести къ полному раздѣленію ядра. Дольчатая и раздѣлившаяся ядра дѣлятся путемъ каріокинеза какъ одно цѣлое. При переходѣ лейкобластовъ въ лейкоциты совершаются измѣненія въ характерѣ ядернаго остова и, на ряду съ этимъ, сильное пониженіе внутрядернаго давленія; полиморфныя и кольцевыя ядра превращаются тогда въ дольчатые, четковидныя, какъ бы плазмолизованныя формы.

8. Ядра клѣтокъ позвоночныхъ въ состояніи переносить сильное растяженіе безъ разрыва, что указываетъ на значительную упругость ядерной оболочки; тѣмъ не менѣе, въ нѣкоторыхъ случаяхъ возможно прижизненное механическое раздѣленіе ядра при вытяженіи, не переходящемъ за предѣлы упругости (пигментныя клѣтки, легочный эпителий). Въ этихъ случаяхъ вмѣстѣ съ вытяженіемъ наблюдается сдавливаніе средняго узкаго мостика, приводящее въ соприкосновение противоположащія части ядерной оболочки.

9. Прямое дѣленіе лейкоцитовъ амфибій представляетъ единственный случай, гдѣ, наряду съ дѣленіемъ ядра, наблюдается и раздѣленіе клѣточного тѣла. Оно происходитъ въ препаратѣ и представляетъ изъ себя чисто механической процессъ, обусловленный сдвиганіемъ тѣла лейкоцита съ предметнымъ стекломъ, которое затрудняетъ его движеніе и вызываетъ растяженіе тѣла. Несмотря на громадныя размѣры вытяженія, разрывъ средняго участка тѣла, вытупивающаго въ тонкую нить, наблюдается не всегда; вѣроятно, ему предшествуетъ ослабленіе живедѣятельности клѣтки.

10. Прямое дѣленіе въ печеночныхъ клѣткахъ млекопитающихъ не существуетъ. Двудерность объясняется каріокинезомъ, не доходящимъ до конца вслѣдствіе преждевременнаго исчезанія ахроматиновой фигуры. Остановка дѣленія и наступленіе реконструкціи на среднихъ стадіяхъ процесса производятъ громадныя ядра съ перехватами, симулирующія прямое дѣленіе.

11. Существованіе прямого дѣленія въ среднечишечной железѣ ракообразныхъ и кишечникѣ круглыхъ червей должно считаться недо-

казаннымъ. Двудерность и въ данныхъ случаяхъ происходитъ, вѣроятно, въ результатѣ abortивнаго каріокинеза; на это указываетъ отсутствіе переходныхъ формъ прямого дѣленія и совершенно равная величина обонихъ ядеръ.

12. Прямое дѣленіе въ мегакариocyтахъ не существуетъ. Случаи, описанные какъ фрагментация, объясняются превращеніемъ въ отдѣльныя ядра хромосомъ, отлетѣвшихъ въ сторону при abortивномъ мультиполярномъ каріокинезѣ. Дѣленія полиморфнаго ядра на двѣ части не замѣчается. Прямое дѣленіе тѣла, описанное авторами, симулируется механическими деформациями (дѣленіе путемъ перешнурованія) или нарывами (дѣленіе посредствомъ образованія клѣточной пластинки).

13. Первые часы послѣ нанесенія раны въ кожномъ эпителии не происходитъ никакихъ процессовъ дѣленія; каріокинезъ появляется въ большомъ количествѣ часовъ черезъ 20; прямого дѣленія не происходитъ совсѣмъ. Закрытіе раны совершается чисто механическимъ сдвиганіемъ эпителиальнаго покрова вслѣдствіе съживанія подлежащей соединительной ткани и наблюдается только тамъ, гдѣ она имѣется въ достаточномъ количествѣ.

14. Подъ влияніемъ хлоралъ-гидрата въ корешкахъ бобовъ не наблюдается появленія прямого дѣленія. Большія ядра со складками, дольчатая ядра, дву- и многоядерныя клѣтки, двудерныя клѣтки съ неполной клѣточной перегородкой и прочія формы возникаютъ въ результатѣ abortивнаго дву- и многополюснаго каріокинеза.

15. Случай прямого дѣленія въ мочевоомъ пузырьѣ саламандры, описанный Flemming'омъ, можетъ быть объясненъ проще всего abortивнымъ каріокинезомъ.

16. Фолликулярныя клѣтки въ сѣмянникахъ рѣчного рака производяты тотъ же самый циклъ развитія, что и аналогичные элементы въ сѣмянникахъ млекопитающихъ: въ известныи періодъ онѣ превращаются въ типичныя „cellule ramificate“ Sertoli, охватываютъ своими выростами сперматиды и доставляютъ имъ питательный матеріалъ; послѣ созрѣванія спермій онѣ превращаются въ цилиндрической эпителии. Ни фолликулярныя, ни Сертолиевы клѣтки не образуютъ синцитія.

17. Последовательность формъ сперматогоній въ сѣмянникахъ рака та же, что и у млекопитающихъ (spermatogonies à poaux pousseieurs—à poaux scutelleux). Созрѣваніе половыхъ элементовъ сопровождается псевдоредукціей и тетеротипичнымъ дѣленіемъ. Въ сперматоцитахъ и сперматидахъ имѣются особая волокнистыя образованія въ видѣ скорлупы, клубковъ и колецъ.

18. Питательныя клѣтки въ яичникахъ Puthosoris имѣютъ длинные волокнистыя отростки, подходящіе къ яйцевымъ клѣткамъ. Совокупность ихъ образуетъ „Dotterstrang“, или центральное плазматическое

пространство концевой камеры; распадаются отдельные клетки для целей питания в нем не происходит.

19. Эпителий средней кишки у *Rhabdonema* служит складочным местом жира в организм. Образование жировых капел содержится при посредстве зерен, аналогичных жиροобразующим зернам *Altmann's*.

20. Мегакариоциты бѣлой мыши проходят опредѣленный цикл развития, отдельные стадіи котораго характеризуются измѣненіемъ свойствъ клеточнаго тѣла и появленіемъ в немъ слонности. Мегакариоциты не обладают фагоцитарной способностью и не принимаютъ никакого участія въ образованіи бѣлыхъ или красныхъ тѣлецъ.

Литература.

Цифры, поставленныя въ скобкахъ, обозначаютъ годъ появленія работы. Сочиненія, отмѣченныя *, вслѣдствіе невозможности ихъ достать, датированы по другимъ источникамъ.

Сокращения въ названіи журналовъ: A. m. An.—Archiv für mikroskopische Anatomie; A. An. Ph.—Archiv für Anatomie und Physiologie; A. Biol.—Archives de Biologie; An. Anz.—Anatomischer Anzeiger; Biol. Cbl.—Biologisches Centralblatt; Cel.—la Cellule; C. R.—Comptes rendus de l'academie des sciences, Paris; C. R. Soc. Biol.—Comptes rendus de la société de Biologie; Ergb.—Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte; Jen. Z.—Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften; Sitz. Ak. Wien—Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften, math-physik. Classe III Abt. Wien; V. an. Ges.—Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft (Цифра обозначаетъ собраніе). Virch. A.—Archiv für pathologische Anatomie, herausg. von R. Virchow; Z. w. Z.—Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie; Z. Anz.—Zoologischer Anzeiger. Цифры, поставленныя послѣ названія журнала, обозначаютъ томъ.

- Aders (03). Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese bei den Coelenteraten. Z. w. Z. 74.
- Apolant (96). Ueber die sympatischen Ganglienzellen der Nager. A. m. An. 47.
- Араловъ (98). Къ вопросу о двуядерности печеночныхъ клетокъ. Дис. С.-П.-Б.
- Arnold (83). Beobachtungen über Kerne und Kernteilungen in den Zellen des Knochenmarks. Virch. A. 93.
- (84). Weitere Beobachtungen über die Teilungsvorgänge in den Knochenmarkzellen. Virch. A. 97.
- (87). Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen. A. m. An. 30.
- (88). Weitere Mittheilungen über Zelltheilungsvorgänge in der Milz. A. m. An. 31.
- Auerbach (96). Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara*. Jen. Z. 30.
- Balbani et Hennequy (96). Sur la signification physiologique de la division cellulaire directe. C. R. 123.
- van Bambeke (87). Des deformations artificielles du noyau. A. Biol. 7.
- van Bambeke et van der Stricht (91). Caryomitose et division directe des cellules à noyau bourgeonnant. V. an Ges. 5.
- Bardeleben (92). Ueber Spermatogenese bei Säugetieren, besonders beim Menschen. V. an Ges. 6.
- (96). Die Entstehung der Samenkörper. An. Anz. 11.
- (97). Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menchen. A. An. Ph. An. Abt. Suppl.

- Barfurth (91). Zur Regeneration der Gewebe. A. m. An. 37.
- Bellonci (86). Sui nuclei polimorfi delle cellule sessuali degli Anfibi. Mem. d. Acad. Bologna. Ser. 4, 7.
- Beltzow (84). Zur Regeneration des Epithels der Harnblase. Virch. A. 97.
- *van Beneden (76). Recherches sur les Dicyémidés. Bruxelles.
- (80). Recherches sur l'embryogenie des mammifères. A. Biol. 1. (Предварительное сообщение объ этой работѣ относится къ 75 году, Bul. de l'acad. Belgique, Ser. 2 T. 60).
- *van Beneden et Julin (84). La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bul. de l'acad. Belgique.
- *Bizzozero (69). Sul midollo della ossa. Morgagni. (см. Arch. ital. Biol. 4).
- Bizzozero et Torre (83). De l'origine des corpuscules sanguins rouges. Arch. ital. Biol. 4.
- Bizzozero und Vassale (87). Ueber die Erzeugung und physiologische Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugethieren. Virch. A. 110.
- Blochmann (85). Ueber direkte Kernteilung in den Embryonalhüllen der Skorpionen. Morpholog. Jahrb. 10.
- Богдановъ, Н. М. (99). О происхожденіи и значеніи зооцифильной зернистости. Дис. Москва.
- Bolles Lee (88). La spermatogénèse chez les Nemertiens. Recueil Zool. Suisse. 4.
- Bouin P. (99). A propos du noyau de la cellule de Sertoli. Bibliogr. anat. 7.
- Bouin P. et M. (00). A propos du follicule de Graaf des mammifères. C. R. Soc. Biol. 52.
- Bouin P. et Ancel (03). Recherches sur les cellules interstitielles du testiculé des mammifères. Arch. Zool. experim. An. 31.
- Bouin M. (00). Histogenèse de la glande génitale femelle chez *Rana temporaria*. A. Biol. 17.
- Branca (00). Note sur le noyau de l'endothélium péritoneal. C. R. Soc. Biol. 52.
- Bromann (00). Ueber die Histiogenese der Riesenspermien bei *Bombinator igneus*. V. an. Ges. 14.
- Brown (85). On spermatogenesis in the Rat. Quart. Journ. micr. sc. 25.
- *de Bruyne (99). Contribution à l'étude physiologique de l'amitose. Livre jubilaire de van Bambeke. Bruxelles.
- von Brunn. Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von *Paludina vivipara*. A. m. An. 23.
- Carazzi (96). Contributo all istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. Mit. zool. Stat. Neapel. 12.
- Carnoy (85). La cytodierèse chez les Arthropodes. Cel. 1.
- *Cattaneo (89). Sulla morfologia delle cellule amebeide dei moluschi ed artropodi. Bollet. scient. Pavia.
- Chatin (98). Contribution à l'étude de la division cellulaire directe etc. C. R. 126.
- Cholodkovsky (94). Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insekten. Z. Anz. 17.
- *Chun (90). Ueber die Bedeutung der direkten Kerntheilung. Sitz. physik. oekon. Ges. Königsberg.
- Claus (86). Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung von Branchipus und Artemia. Arb. zool. Inst. Wien. 6.
- (91). Die Halocypriden des atlantischen Oceans und Mittelmeeres. Wien.
- (92). Beiträge zur Kenntniss der Süßwasser Ostracoden. Arb. zool. Inst. Wien. 10.
- *Claypole, Edith (93). An investigation of the Blood of *Necturus* and *Cryptobranchus*. Proc. Amer. micr. soc. 15. Washington.
- *Conklin (97). The relation of nuclei and cytoplasm in the intestinal Cells of land Isopods. Contr. zool. Lab. Univ. Pennsylvania.
- Cuénot (92). Etudes physiologiques sur les Gasteropodes pulmonés. A. Biol. 12.
- (94). Etudes physiologiques sur les Crustacés décapodes. A. Biol. 13.
- (95). Etudes physiologiques sur les Orthoptères. A. Biol. 14.
- (98). Etudes physiologiques sur les Oligochètes. A. Biol. 15.
- Czermak (93). Einige Ergebnisse über die Entwickelung. Zusammensetzung und Function der Lymphknoten. A. m. An. 42.
- Czerny (90). Ueber Rückbildungsvorgänge an der Leber. A. m. An. 35.
- Davidoff (87). Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe. A. m. An. 29.
- Dekhuizen (91). Ueber Mitosen in frei im Bindegewebe gelegenen Leukocyten. An. Anz. 6.
- Dekhuizen u. Vermaat (03). Ueber das Epithel der Oberfläche des Magens. V. An. Ges. 17.
- Demarbaix (89). Division et dégénérescence des cellules géantes de la moelle des os. Cel. 5.
- Denys (86). La cytodierèse des cellules géantes et des petites cellules incolores de la moelle des os. Cel. 2.
- (89). Quelques remarques à propos du dernier travail d'Arnold sur la fragmentation indirecte. Cel. 5.
- Dogiel (90). Zur Frage über das Epithel der Harnblase. A. m. An. 35.
- Drasch (92). Ueber die Giftdrüsen des Salamanders. V. an. Ges. 6.
- Driesch (03). Die Organischen Regulationen. Leipzig.
- Duval (89-90). La Placenta des rongeurs. Journ. d'Anat. Phys. 25. 26.
- Eberth (76). Ueber Kern und Zelltheilung. Virch. A. 67.
- Eberth u. Kurt Müller (92). Untersuchungen über das Pancreas. Z. w. Z. 53 Suppl.
- Eggeling (02). Ueber die Deckzellen im Epithel von Ureter und Harnblase. An. Anz. 20.
- Эйсмандъ, (03). Отчетъ о заграничной командировкѣ 1902 года. Варшава.
- Faussek (87). Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Z. w. Z. 45.
- Flemming (79). Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungerscheinungen I. A. m. An. 16.
- (79a). Ueber das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung und über die Bedeutung mehrkerniger Zellen. Virch. A. 77.
- (80). Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. II. A. m. An. 18.
- (82). Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig.
- (84). Studien über Regeneration der Gewebe. A. m. An. 24.
- (84a). Bemerkungen zu P. Fraise's Aufsatz. Z. Anz. 7.
- (85). Ueber Bildung von Richtungsfiguren in Säugehereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. Arch. An. Ph. An. Abt.
- (89). Amitotische Kerntheilung im Blasenepithel des Salamanders. A. m. An. 34.
- (91). Ueber Theilung und Kernformen der Leukocyten und über deren Attractionssphären. A. m. An. 37.
- (91a). Ueber Zelltheilung. V. an. Ges. 5.
- (91b). Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. A. m. An. 37.
- (93). Entwicklung und Stand der Kenntnisse über Amitose. Ergb. 2: 1892.
- (94). Zelle. Ergb. 3: 1893.
- (95). Antwort an Herrn Prof. Paladino. An. Anz. 10.
- (95a). Schlussbemerkung. An. Anz. 10.
- *Foa e Salviofi (79). Sulla origine dei globuli rossi del sangue. Arch. sc. med. 4.

- Foa (83). Contribution à l'étude de la physiopathologie de la rate. Arch. ital. Biol. 4.
- Fraisse (83). Brass and Epithelregeneration. Z. Anz. 6.
- (85). Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren. Cassel u. Berlin.
- Frenzel (84). Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. Mit. zool. Stat. Neapel. 5.
- (85). Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen über Epithelregeneration. A. m. An. 25.
- (86). Einiges über Mitteldarm der Insecten, sowie über Epithelregeneration. A. m. An. 26.
- (91). Zur Bedeutung der amitotischen Kernteilung. Biol. Cbl. 11.
- (91a). Die nucleoläre Kernhalbierung, eine besondere Form der amitotischen Kernteilung. Biol. Cbl. 11.
- (92). Die nucleoläre Kernhalbierung. A. m. An. 39.
- (93). Die Mitteldarmdrüse des Flusskrebses und die amitotische Zellteilung. A. m. An. 41.
- *Frohmann (94). Ueber das Leberadenom. Dis. Königsberg.
- *Galeotti (96). Alcune osservazione sulla divisione diretta negli epiteli. Monit. zool. Ital. 7.
- Гарднеръ (98) Къ вопросу о истогенезѣ и строеніи эластической ткани. Дис. Москва.
- Garnier (99). Sur quelques détails cytologiques concernant les éléments sereux des glandes salivaires. Bibl. anat. 7.
- van Gehuchten (90). Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de Ptychoptera. Cel. 6.
- Gerassimoff (92). Ueber kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. Bul. soc. natur. Moscou. N. S. 6.
- Giardina (03). Intorno ai cangiamenti di forma e di posizione del nuclei cellulari. An. Anz. 22.
- Gilson (86). Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes. Cel. 2.
- Göppert (91). Kerntheilung durch indirekte Fragmentierung in den lymphatischen Randschicht der Salamanderleber. A. m. An. 37.
- Grobben (78). Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtorgane der Decapoden. Arb. zool. Inst. Wien. 1.
- Gross (01). Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. Z. w. Z. 69.
- Grünberg (03). Untersuchungen über die Keim- und Nähzzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Z. w. Z. 74.
- Häcker (00). Mitosen in Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. An. Anz. 17.
- Hamann (00). Monographie der Acanthocephalen. Jen. Z. 25.
- Hammar (94). Ueber die feineren Bau der Gelenke. II. A. m. An. 43.
- Hansemann (91). Ein Beitrag zur Entstehung und Kernvermehrung der Leukocyten. V. an. Ges. 5.
- Heidenhain. M. (90). Beiträge zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Kloake etc. A. m. An. 35.
- * — (92). Ueber Kern und Protoplasma.
- * — (93). Ueber die Hautdrüsen der Amphibien. Sitz. phys. med. Ges. Würzburg.
- (94). Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. A. m. An. 43.
- Henry (00). Etudes histologiques de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les vertébrés supérieures. Arch. d'anat. micr. 3.
- Hermann F. (89). Beiträge zur Histologie des Hodens. A. m. An. 34.
- Hermann F. (89a). Die postfoetale Histiogenese des Hodens des Maus bis zur Pubertät. A. m. An. 34.
- Herrmann G. (83). Sur la spermatogénèse des Crustacés podoptalmes spéc. des Décapodes. C. R. 97.
- Hertwig O. u. R. (87). Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang der tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jen. Z. 20.
- His (97). Ueber den Keimhof oder Periblast der Selachier. A. An. Phys. An. Abt.
- (00). Ueber die sogenannte Amitose. V. an. Ges. 14.
- Hoffmann R. W. (02). Ueber die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis. Z. W. Z. 72.
- Howell (91). Observations upon the occurrence, structure and division of the giant cells of the marrow. Journ. of Morph. 4.
- Hoyer (90). Ueber ein für das Studium der „direkten“ Kernteilung vorzüglich geeignetes Objekt. An. Anz. 5.
- *Johnson (92). Amitosis in the embryonal envelopes of the scorpion. Bul. of museum of comp. zool. Harvard. Coll. 5.
- Johow (81). Die Zellkerne von Chara foetida. Botan. Zeitung. 39.
- Карповъ Вл. (96). Къ вопросу о побочныхъ ядрахъ и амитозѣ. Русск. Арх. патол. 2.
- (98). О примомъ дѣленіи ядра въ тканевыхъ клеткахъ. 1-е сообщеніе. Изв. М. С. Хоз. Инст. 4.
- (99). idem. 2-е сообщеніе. Изв. М. С. Хоз. Инст. 5.
- (00). Движеніе амебы и попытку его объясненія. Изв. М. С. Хоз. Инст. 6.
- (04). Кариокнезъ въ верхушкахъ корней у Vicia Faba. Изв. М. С. Хоз. Инст. 10.
- Klein (70). Ueber Theilung farbloser Blutzellen. Cbl. med. Wis.
- (79). Observations on the glandular Epithelium and Division of Nuclei in the Skin of Newt. Quart. Journ. micr. sc. N. S. N. 75.
- Klemensiewicz (93). Ueber Entzündung und Eiterung. Festschr. f. Rollet. Jena.
- Knappe (86). Das Bidder'sche Organ. Morphol. Jahrb. 11.
- Knoll (93). Ueber die Blutkörperchen bei wirbellosen Thiere. Sitz. Ak. Wien. 102.
- (96). Ueber die Blutkörperchen bei wechselwarmen Wirbelthieren. Sitz. Ak. Wien. 105.
- Korschelt (86). Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insectenovariums. Z. w. Z. 43.
- * — (87). Zur Bildung der Eihüllen. Nova acta Leop. Car. Ak. 51.
- (89). Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns Zool. Jahrb. Abt. Anat. 4.
- (95). Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Z. w. Z. 60.
- Korschelt und Heider (02). Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Allg. Theil. 1 Lief. Jena.
- Kostanecki (92). Die embryonale Leber und ihrer Beziehung zur Blutbildung Anat. Hefte 3.
- (92a). Ueber Kernteilung bei Riesenzellen nach Beobachtungen an der embryonalen Säugethierleber. Anat. Hefte. 3.
- Krompecher (95). Ueber die Mitose mehrkerniger Zellen und die Beziehungen zwischen Mitose und Amitose. Virch. A. 142.
- Kuborn (90). Du développement des vaisseaux et du sang dans le foie de l'embryon. An. Anz. 5.
- Kückenthal (85). Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jen. Z. 18.
- Kultschitzky (87). Karyokinesis in farblosen Blutkörpern. Cbl. med. Wis.

- Кучукъ (02). Къ учению о дядерности. Арх. биол. наукъ. 9.
 — (04). Новия дания въ учению о дядерности. Арх. биол. наукъ. 10.
Launo (03). Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion. An. sc. natur. Zool. 18, Ser. 8.
Lavdowsky (76). Zur feineren Anatomie der Speicheldrüsen. A. m. An. 13.
 — (84). Mikroskopische Untersuchungen einiger Lebensvorgänge des Blutes. Virch. A. 96.
 — (94). Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den thierischen und pflanzlichen Zellen. Anat. Heft 13.
Лавдовскій и Овсянниковъ (87—88). Основанія къ изучению микроскопической анатоміи. 2 тома. СПБ.
***Legge** (87). Contribuzione allo Studio della Citodieresi. Estratto di Bollet. Acad. med. Roma.
Lenhossek (98). Untersuchungen über Spermatogenese. A. m. An. 51.
Leusden (97). Ueber die serotinalen Riesenzellen und ihre Beziehungen zur Regeneration epithelialen Elemente des Uterus. Z. f. Geburts. u. Gynaek. 36.
***Leydig** (85). Zelle und Gewebe. Bonn.
Loeb L. (98). Ueber Regeneration des Epithels. Arch. Entw. mech. 6.
Loewenthal (89). Die Spermatogenese bei Oxyuris Ambigua. Intern. Monatschr. An. Ph. 6.
 — (94). Zur Kenntniss der Glandula infraorbitalis einiger Säugethiere. An. Anz. 10.
 — (03). Beitrag zur Kenntniss der Struktur und der Theilung von Bindegewebszellen. A. m. An. 63.
 — (04). Beitrag zur Kenntniss der Körnerzellen des Nemauges. An. Anz. 25.
Лөвит (83). Über die Bildung rother und weisser Blutkörperchen. Sitz. Ak. Wien. 88.
 — (85). Ueber Neubildung und Zerfall weisser Blutkörperchen Sitz. Ak. Wien. 92.
 — (91). Ueber amitotische Kernteilung. Biol. Cbl. 11.
 — (92). Die Anordnung und Neubildung von Leukoblasten und Erythroblasten. A. m. An. 38.
Лукjanow (88). Notizen über das Darmepithel bei Ascaris mystax. A. m. An. 31.
Лукьяновъ (90). Основанія общей патологии влѣтки. Варшава.
 — (98). Материалы къ учению о сперматогенезѣ блѣой мышп. Арх. биол. наукъ. 6.
Майзель (78). О регенерации эпителия. Раб. лабор. мед. фак. варш. унв.
Maximow (98). Zur Kenntniss des feineren Baues der Kaninchenplacenta. A. m. An. 51.
Marchand (01). Der Process der Wundheilung mit Einschluss der Transplantation. Stuttgart.
Meves (91). Ueber amitotische Kernteilung in den Spermatogonien des Salamanders und Verhalten der Attractionssphäre. An. Anz. 6.
 — (94). Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. A. m. An. 44.
 — (95). Ueber die Zellen des Sesambeins in der Achillessehne des Frosches. A. m. An. 45.
 — (03). Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung. A. m. An. 61.
Michaelis (98). Beiträge zur Kenntniss der Milchsecretion. A. m. An. 51.
Mingazzini (89). Contributo alla conoscenza della fibre muscolare striate. An. Anz. 4.
 — (89). Ricerche sul canale digerente delle larve dei Lamellicorni fitofagi. Mit. zool. St. Neapel. 9.
Moore (94). Some points in the Spermatogenesis of Mammalia. Intern. Monatschr. 11.
Morpurgo (98). Ueber die postembryonale Entwicklung der quergestreiften Muskeln von weissen Ratten. An. Anz. 15.
Nathansohn (00). Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrb. wis. Botan. 35.
***Nauwerk** (90). Ueber Muskelregeneration nach Verletzungen. Iena.
 * — (93). Ueber Amitose. Deutsche med. Wochenschr.
 — (98). Amitotische Kernteilung der Leberzellen, Lymphbahnen und Icterus. An. Anz. 15.
Nemec (04). Die Einwirkung des Chloralhydrats auf Kern und Zelltheilung. Jahrb. wis. Bot. 39.
Nemiloff (03). Zur Frage der amitotischen Kernteilung bei Wirbeltieren. An. Anz. 23.
Nicoglu (93). Ueber die Hautdrüsen der Amphibien. Z. w. Z. 56.
Nicolas (94). Les „bourgeons germinatifs“ dans l'intestin de la larve de Salamandre. Bibl. anat.
Nissen (86). Ueber das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen bei der Absonderung. A. m. An. 26.
Nussbaum M. (80). Zur Differenzierung des Geschlechts im Thierreich. A. m. An. 18.
 — (84). Ueber die Veränderungen der Geschlechtszellen bis zur Eifurchung. A. m. An. 23.
 — (03). Die Kernformen bei der Spermatogenese der Batrachier. V. an. Ges. 17.
Oppel (00). Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Bd. 3. Iena.
Ottolenghi (01). Beitrag zur Histologie der functionirenden Milchdrüse. A. m. An. 58.
***Paladino** (93). Contribuzione alla conoscenza dell'amitosi nei mammiferi Rendic. Accad. sc. fis. math. Napoli.
 — (95). Per l'amitosi nei vertebrati. Una risposta al Flemming. An. Anz. 10.
 — (95 b). Una seconda risposta al Flemming. An. Anz. 10.
Peremeschko (79). Ueber die Theilung der thierischen Zellen. A. m. An. 16.
Plate (98). Ueber regenerative Amitose etc. in den Athemröhren von Janellen. A. m. An. 51.
Platner (89). Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungerscheinungen. III. A. m. An. 33.
Поляновъ (01). Биология влѣтки. Книга 1. СПБ.
Preusse (95). Ueber die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren. Z. w. Z. 59.
Rabi H. (93). Ueber das Vorkommen von Nebenkernen in den Gewebezellen der Salamanderlarven. A. m. An. 45.
 — (99). Mehrkernige Eier und mehreilige Follikel. A. m. An. 54.
Ranvier (75). Recherches sur les éléments du sang. Trav. Labor. d'Histol. Col. de France.
 — (76). Техническій учебникъ гистологии. 1 вып. Переводъ подъ ред. Тарханова. СПБ.
von Rath (90). Ueber eine eigenthümliche polycentrische Anordnung des Chromatins. Z. Anz. 13.
 — (91). Ueber die Bedeutung amitotischen Kernteilung im Hoden. Z. Anz. 14.
 — (94). Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. 1 u 2 Theil. Z. w. Z. 57.
 — (95). Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen von Anilocera mediter. im Speciellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. Z. w. Z. 60.

*Regaud (99). Sur la morphologie de la cellule de Sertoli. C. R. Assoc. Anat. Paris. (99 a). Contribution à l'étude de la cellule de Sertoli et de la spermatogénèse chez les mammifères. Bibl. anat. 7.
 — (00). Quelques détails sur la division amitotique des noyaux de Sertoli chez le rat. V. an. Ges. 14.
 — (00 a). La prétendue division directe des spermatides chez les mammifères. C. R. soc. Biol. 52.
 — (00 b). Evolutions teratologiques des cellules séminales chez les mammifères. Ibid.
 — (01). Division directe ou bourgeonnement du noyau des spermatogonies chez le rat. C. R. Soc. Biol. 53.
 — (01 b). Note sur les cellules glandulaires de l'épididyme du rat. Ibid.
 Reinhard (96). Zur Frage über amitotische Teilung der Zellen. Biol. Cbl. 16.
 *Reinke (91). Untersuchungen über die Beziehung der von Arnold beschriebenen Kernformen zur Mitose und Amitose. Dis. Kiel.
 — (98). Ueber direkte Kernteilungen und Kernschwund der menschlichen Leberzellen. V. an. Ges. 12.
 Renault (81). Recherches sur les éléments cellulaires du sang. Arch. de phys. norm. et path. 2 ser. 3 an.
 Retzius (01). Ueber Kanälchenbildungen in den Riesenzellen des Knochenmarkes. V. an. Ges. 15.
 Rohde (03). Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Z. w. Z. 73.
 Rüdinger (91). Ueber die Umbildung Lieberkühnschen Drüsen durch die Solitär-follikel. Sitz. ph. mat. Kl. Ak. München. 21.
 Рудневъ (00). О дѣленіи blastomеровъ костистыхъ рыбъ. Труды общ. естеств. Варшавы. Тоже: Physiologiste russe. 1.
 Ruge (90). Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. 15.
 Ryder and Pennington (94). Non sexual Conjugation of the nuclei of the adjacent Cells of an Epithelium. An. Anz. 9.
 Sabatier (85). Sur la spermatogénèse des Crustacés décapodes. C. R. 100.
 * — (93). De la spermatogénèse chez les Crustacés décapodes. Trav. Inst. Zool. Montpellier.
 Sanfelice (90). Génèse des corpuscules rouges dans la moelle des os des vertèbres. Arch. Ital. Biol. 13.
 Sappin Trouffy (99). Division du noyau dans la spermatogénèse chez l'Homme. C. R. 129.
 Schenk (82). Mittheil. aus dem embryolog. Inst. Wien. (Цитир. по Flemming Ergb. 2).
 Шимкевичъ (95). По поводу конъюгаціи вѣтвоекъ вѣтвчатого канала у наземныхъ Isopoda. Проток. Общ. Спб. Ест.
 — (01). О прямомъ дѣленіи при искусственныхъ условияхъ. Труды Спб. Общ. Ест. 33.
 Schimkewitsch (00). Experimentelle Untersuchungen an meroblastischen Eiern. Z. w. Z. 67.
 *Schmitz (79). Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladia-aceen Halle.
 Schifferdecker (94). Руководство нормальной гистологии. Переводъ подъ ред. Огнева. Москва.
 Schneider K. C. (02). Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Thiere. Iena.
 Schuberg (93). Beiträge zur Kenntniss der Amphibienhaut. Zool. Jahrb. An. Abt. 6.
 — (03). Untersuchungen über Zellverbindungen. Z. w. Z. 74.
 *Schultze O. (88). Ueber den Einfluss des Hungers auf die Zellkerne. Sitz. phys. med. Ges. Würzburg.

Severin (86). Untersuchungen über das Mundepithel der Säugthiere. A. m. An. 26.
 Зильбербергъ (01). О прямомъ дѣленіи красныхъ кровяныхъ тѣлецъ у нѣкоторыхъ холоднокровныхъ. Рус. Арх. Пат. 11.
 *Solger (91). Ueber Kernreihen im Myocard. Mit. naturw. Ver. Neuvorpommern u. Rügen.
 * — (97). Ueber Kernzerschnürung und Karyorhexis. Sitz. 69 Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Braunschweig.
 — (00). Zur Kenntniss und Beurtheilung der Kernreihen im Myocard. Anat. Anz. 18.
 Steinhaus (88). Ueber Becherzellen im Dünndarmepithel der Salamander. A. An. Phys. Abt. Phys.
 Sticker (99). Zur Histologie der Milchdrüse. A. m. An. 54.
 Stoessel (99). Ueber Theilungsvorgänge in Primordial-Eiern bei einer Erwachsenen. A. m. An. 53.
 Stöhr (98). Ueber die Entwicklung von Darmlymphknötchen und über Rückbildung der Darmdrüsen. A. m. An. 51.
 Strasburger (80). Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen etc. Botan. Zeitung. 39.
 — (80). Zellbildung und Zelltheilung. 3 Aufl. Iena.
 — (82). Ueber den Theilungsvorgang der Zelle und das Verhältnis der Kerntheilung zur Zelltheilung. A. m. An. 21.
 van der Stricht (91). Le développement du sang dans le foie embryonnaire. A. Biol. 9.
 — (92). Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs du sang. A. Biol. 12.
 * — (95). La sphère attractive dans les cellules pigmentaires de l'oeil du chat. Bibl. anat.
 — (95 a). Contribution à l'étude de la forme de la structure et de la division du noyau. A. Biol. 14.
 Tellyesnický (94). Ueber die Sertolischen Zellen und Ebnerschen Spermatoblasten. V. an. Ges. 8.
 Тихомировъ А. (95). Къ анатоміи сѣменика тутового шелкопряда. Изв. комит. шелков. М. Общ. С. Хоз. Т. 1, вып. 5.
 Tichomirou (98). Zur Anatomie des Insektenhodens. Z. Anz. 21.
 *Towle (01). On muscle Regeneration in the limbs of Plethodon. Biol. Bul. Mar. biol. Labor. Woods Holl. 2.
 Toyama (94). Preliminary note on the Spermatogenesis of Bombyx mori. Z. Anz. 17.
 * — (94 a). On the spermatogenesis of the silk worm. Bul. Univ. Col. of Agriculture. 2. Tokio.
 Treub (80). Notice sur les noyaux des cellules végétales. A. Biol. 1.
 la Valette St. George (76). Ueber die Genese der Samenkörper. A. m. An. 12.
 — (97). Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. A. m. An. 50.
 Vajdowsky (86). Zur Morphologie der Gordiiden. Z. w. Z. 43.
 Vernhout (94). Ueber die Placenta des Maulwurfs. Anat. Hefte. 14.
 *Verson (89). La spermatogenesi nel Bombyx mori. Public. staz. bacolog. Padova.
 — (91). Zur Beurteilung der amitotischen Kernteilung. Biol. Cbl. 11.
 * — (92). Altre cellule glandulare di origine postlarvale. Public. staz. bacolog. Padova.
 — (94). Zur Spermatogenesis bei der Seidenraupe. Z. w. Z. 58.
 *Visart (95). Rigenerazione cellulare e modalita medesima nella mucosa intestinale. Bol. Soc. Nat. Napoli. 8.
 Waldeyer (88). Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Betrachtungsvorgänge. A. m. An. 32.

- Waldeyer (03). Geschlechtszellen. Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre herausg. von Hertwig. Iena.
- Wasielewski (02). Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntniss der Amitose. Jahrb. wis. Bot. 38.
- Weber (80). Ueber den Bau und die Thätigkeit der sog. Leber der Crustaceen. A. m. An. 17.
- Werner (86). Ueber Theilungsvorgänge in den Riesenzellen des Knochenmarkes. Virch. A. 106.
- Werner R. (02). Ueber experimentell erzeugte Kerntheilungsanomalien. A. m. An. 61.
- Wheeler (89). The embryologie of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*. Journ. of Morph. 3.
- Wielowiejski (85). Zur Kenntniss der Eibildung bei der Feuerwanze. Z. Anz. S.
- Ziegler H. E. (85). Die Entwicklung von *Cyclas cornea*. Z. w. Z. 41.
- (87). Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. A. m. An. 30.
- (91). Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. Biol. Cbl. 11.
- (03). Ueber die Einwirkung des Alkohols auf die Entwicklung der Seeigel. Biol. Cbl. 23.
- Ziegler und vom Rath (91). Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Cbl. 11.
- Zimmermann (93). Ueber die Contraction der Pigmentzellen der Knochenfische. V. an. Ges. 7.

Рисунки 41—63 таблицы изображают клетки из корней бобовъ (*Vicia Faba*), подвергнутыхъ дѣйствию хлораль-гидрата. Фиксація: жидкость Негманна. Окраска: сафранинъ-лихтерюнь. Reichert 18b, oc. 4. Подробности въ текстѣ.