

011  
Ч 247 244

Губернатору Томской г.,  
Профессору Михаилу Мухоморовскому

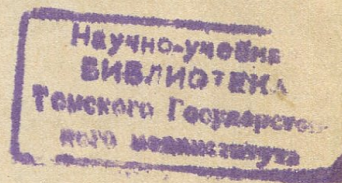
С. Г. Часовниковъ,  
Профессоръ Императорскаго Томскаго Университета.

Томскому  
от автора

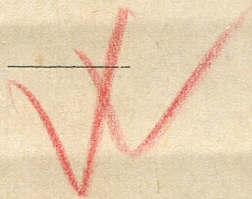
# Побочныя ядра, эргастоплазма

р 8

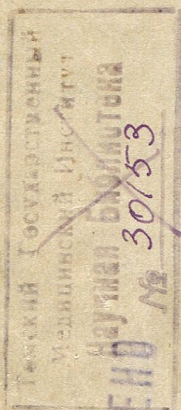
и ихъ отношеніе



къ митохондріямъ въ железистыхъ клѣткахъ.



(Съ 32-мя рисунками на 2-хъ таблицахъ).



4384 II

ТОМСКЪ.

Типо-лит. Сибирскаго Т-ва Печатнаго Дѣла, уг. Дворянск. ул. и Ямск. пер., соб. д.  
1915.

17, 26





## Побочныя ядра, эргастоплазма и ихъ отношеніе къ митохондріямъ въ железистыхъ клѣткахъ.

С. Г. Часовникова,  
профессора Императорскаго Томскаго Университета.

(Съ 32 рисунками на 2-хъ таблицахъ).

Въ прежніе годы очень оживленно дебатировался вопросъ о природѣ побочныхъ ядеръ, или парануклеарныхъ тѣлецъ въ железистыхъ клѣткахъ. Подъ этимъ именемъ разумѣются описанныя впервые *Nussbaum*'омъ (1882 г.) въ элементахъ поджелудочной железы особыя образованія, въ однихъ случаяхъ округлой или овальной формы, въ другихъ—имѣющія видъ болѣе или менѣе толстыхъ тяжей, то прямыхъ, то изогнутыхъ, иногда самымъ причудливымъ образомъ. Помѣщаются они чаще въ наружномъ отдѣлѣ клѣтокъ по сосѣдству съ ядромъ, но могутъ встрѣчаться и во внутреннемъ поясѣ клѣточного тѣла, располагаясь между зимогеновыми зернами. Побочныхъ ядеръ въ клѣткѣ можетъ быть одно или нѣсколько. Они наблюдаются обыкновенно у низшихъ животныхъ, главнымъ образомъ у амфибій, но въ видѣ исключенія ихъ находили также въ железахъ млекопитающихъ. Многие авторы ставили эти образованія въ связь съ изготовленіемъ зимогеновыхъ зеренъ и, производя парануклеарныя тѣльца изъ клѣточныхъ ядеръ, видѣли въ ихъ появленіи доказательство прямого участія ядра въ секреторномъ процессѣ.

Относительно возникновенія и значенія побочныхъ ядеръ въ литературѣ имѣются весьма разнорѣчивые взгляды, до извѣстной степени оправдывающіе слова *Gianelli*: „quot capita, tot sensus“. Первая попытка объясненія ихъ происхожденія принадлежитъ *Masanori Ogata* (1883 г.); онъ думалъ, что въ дѣятельныхъ панкреатическихъ клѣткахъ амфибій изъ ядеръ выходятъ ядрышки,



которыя въ клѣточномъ тѣлѣ либо окружаются слоемъ протоплазмы и ведутъ къ образованію новыхъ клѣтокъ, либо просто распадаются на зимогеновыя зерна. Такую же „эмиграцію“ ядрышекъ позднѣе находили и другіе изслѣдователи. При этомъ *Nikolaïdes* и *Melissinos* (1888—9 г.), а также *Ver Eecke* (1893 г.) констатировали этотъ процессъ въ клѣткахъ поджелудочной железы млекопитающихъ животныхъ и приписывали выселившимся ядрышкамъ участіе въ образованіи секрета. По *Galeotti* (1895 г.), ядрышки доставляютъ особый ферментъ панкреатическаго сока, а зимогеновыя зерна происходятъ изъ выдѣляемыхъ ядромъ мелкихъ хроматиновыхъ гранулъ. *Carlier* (1896 г.), производя зерна зимогена изъ клѣточной гіалоплазмы, не придавалъ вышедшимъ изъ ядеръ ядрышкамъ особаго значенія, а *Naagen* (1897 г.) полагалъ, что ядрышки, превращаясь въ побочныя ядра, имѣютъ отношеніе къ возмѣщенію гибнущихъ железистыхъ клѣтокъ. Съ другой стороны, *Platner* (1889 г.) и *Gianelli* (1898 г.) склонны были считать выселеніе ядрышекъ просто искусственнымъ продуктомъ.

Иное объясненіе побочныхъ ядеръ было предложено *Platner*’омъ (1898 г.). Онъ видѣлъ, что при секретіи поджелудочной железы на ядрѣ клѣтки образуется выступъ, въ который переходитъ хроматиновая субстанція. Потомъ эта почка отдѣляется отъ ядра и утрачиваетъ свою оболочку; вслѣдствіе этого въ клѣточномъ тѣлѣ появляются прямыя или извитыя нити, которыя перестаютъ окрашиваться и расходуются на образованіе зимогеновыхъ зеренъ. *Laguesse* (1893—4 г.) также наблюдалъ дѣленіе ядрышка и ядра на двѣ неравныя части, изъ которыхъ меньшая становится побочнымъ ядромъ, при чемъ послѣднее, не превращаясь прямо въ зимогенъ, вѣроятно, доставляетъ тѣлу клѣтки нѣкоторыя вещества, свойственныя ядру и содѣйствующія образованію ферментовъ.

Въ свою очередь *Штейнгаузъ* (1890 г.) разсматривалъ побочныя ядра, какъ поселившіеся въ панкреатическихъ клѣткахъ паразиты. Его мнѣніе отчасти раздѣлялось и *Macallum*’омъ (1891 г.), который впрочемъ нѣкоторые виды побочныхъ ядеръ считалъ, какъ и *Hennequin* (1896 г.), продуктами распада ядра и протоплазмы, не имѣющими отношенія къ выдѣлительному процессу.

Напротивъ *Eberth* и *K. Müller* (1890 г.) ставили образованіе парануклеарныхъ тѣлецъ въ зависимость отъ набуханія и сліянія



между собой протоплазматических волоконцев и полагали, что возникающія при этомъ образованія въ формѣ тяжей не преобразуются въ зимогеновыя зерна. Сходный источникъ происхожденія усваивалъ побочнымъ ядрамъ *Mouret* (1894—5 г.); но, по его мнѣнію, нити какъ самой протоплазмы, такъ и парануклеарныхъ тѣлецъ распадаются на мельчайшія гранулы, которыя съ теченіемъ времени увеличиваются въ объемѣ и дѣлаются настоящими зернами зимогена; самое спаяніе волоконцевъ онъ объяснялъ дѣйствіемъ на нихъ фиксирующихъ средствъ или сближеніемъ ихъ при секретіи вслѣдствіе выдѣленія заложенныхъ между ними секреторныхъ зеренъ.

Наконецъ *v. Ebner* (1899 г.) считалъ побочныя ядра просто искусственными продуктами, зависящими отъ обработки, на томъ основаніи, что этихъ образованій не видно въ живыхъ панкреатическихъ клѣткахъ и на хорошо фиксированныхъ препаратахъ.

Въ такомъ положеніи находился вопросъ до напечатанія нашей диссертациі: „О строеніи и функціональных измѣненіяхъ клѣтокъ поджелудочной железы“ (1900 г.). Въ своей работѣ, изучая рансгеас амфибій и млекопитающихъ животныхъ при самыхъ разнообразныхъ фізіологическихъ условіяхъ, мы прежде всего установили тотъ фактъ, что парануклеарныя тѣльца не могутъ возникать изъ ядрышекъ, такъ какъ выдѣленіе послѣднихъ изъ ядеръ представляетъ собой искусственный продуктъ обработки и вызывается частью рѣзаніемъ параффиновыхъ блоковъ, частью же наклейкой и расправленіемъ срѣзовъ. Съ другой стороны, нами было отмѣчено, что процессъ почкованія ядеръ, описанный *Platner*’омъ, встрѣчается крайне рѣдко и не можетъ считаться явленіемъ нормальнымъ, такъ какъ происходитъ въ клѣткахъ глубоко измѣненныхъ; при этомъ выступъ, появляющійся на ядрѣ, не отдѣляется отъ послѣдняго и не распадается на зимогеновыя зерна. Наконецъ, отвергая отношеніе парануклеарныхъ тѣлецъ къ паразитамъ, мы пришли къ заключенію, что типическія формы побочныхъ ядеръ развиваются благодаря своеобразному измѣненію протоплазмы, состоящему въ спаяніи между собой ея волоконцевъ, иногда въ довольно крупныя тѣльца, которыя потомъ обособляются отъ остальной протоплазмы и могутъ пассивно погибаться самымъ различнымъ образомъ. Но всѣ эти измѣненія клѣточной протоплазмы, констатированныя нами почти исключительно у амфибій, отнюдь не приводятъ къ образованію зеренъ



зимогена, напротивъ понижаютъ секреторную способность клѣтокъ и служатъ выраженіемъ особой дегенераціи, въ которую довольно часто впадаютъ элементы поджелудочной железы холоднокровныхъ животныхъ <sup>1)</sup>.

Высказанные нами взгляды не получили признанія въ наукѣ и гораздо большее вниманіе возбудили появившіяся почти одновременно съ нашей работой изслѣдованія *Laguesse* (1899—1900 г.), *Mathews'a* (1899 г.) и въ особенности *Garnier* (1897—900 г.), который положилъ начало ученію о „высшей протоплазмѣ, или эргастоплазмѣ“ железистыхъ клѣтокъ.

Изучая разнаго рода железы и прежде всего слюнные у человека и млекопитающихъ животныхъ, сначала *Garnier*, а за нимъ М. и Р. *Bouin* (1898) и *Prenant* (1898—9 г.) нашли, что ихъ клѣтки обнаруживаютъ въ своемъ тѣлѣ особыя изогнутыя нити или пластинки, окрашивающіяся подобно хроматину ядра основными анилиновыми красками. Нити эти, располагающіяся у основанія клѣтокъ въ видѣ одного или нѣсколькихъ пучковъ, а иногда образующія концентрически слоистыя тѣльца, не рѣзко отграничены отъ остальной протоплазмы и мѣстами даже прямо переходятъ въ ея волоконца. Учитывая то обстоятельство, что такія образованія, названныя эргастоплазмой, ясно выражены только въ работающихъ железистыхъ клѣткахъ, а при покоѣ послѣднихъ они уменьшаются или даже совершенно исчезаютъ, эти авторы отнесли ихъ къ протоплазмѣ высшаго порядка, на счетъ которой совершается изготовленіе секрета.

Впрочемъ, по мнѣнію *Garnier* (1900 г.), остатки эргастоплазмы могутъ сохраняться дольше и въ такомъ случаѣ превращаются въ сплошныя парануклеарныя тѣльца, которыя при послѣдующей секреціи либо прямо распадаются на зерна секрета, либо принимаютъ косвенное участіе въ этомъ процессѣ. При развитіи эргастоплазмы, которое происходитъ у основанія клѣтки по сосѣдству съ ядромъ, его хроматинъ и ядрышки сначала увеличиваются въ объемѣ, потомъ ядрышки и часть хроматиновой субстанции переходятъ въ ядерный сокъ, который начинаетъ окрашиваться и поступаетъ въ клѣточное тѣло, импрегнируя собой протоплазматическія волоконца и сообщая имъ способность воспри-

<sup>1)</sup> Въ диссертациі болѣе подробно изложены мнѣнія, высказанныя относительно побочныхъ ядеръ прежними авторами и приведенныя здѣсь лишь въ самыхъ общихъ чертахъ.



нимать основныя краски. На ряду съ этимъ ядра железистыхъ клѣтокъ, если они быстро растутъ, могутъ дѣлиться путемъ амитоза и изъ каждой пары дочернихъ ядеръ въ послѣдствіи одно или просто распадается, или же превращается въ настоящее парануклеарное тѣльце, играющее ту же роль, какъ и остатки эргастоплазмы. Такимъ образомъ съ точки зрѣнія *Garnier*, изучавшаго впрочемъ поджелудочную железу только мимоходомъ, парануклеарныя тѣльца въ однихъ случаяхъ бываютъ ядернаго происхожденія, въ другихъ—протоплазматическаго, наконецъ встрѣчаются такія же образованія смѣшаннаго характера.

До извѣстной степени сходныя воззрѣнія на образованіе зимогеновыхъ зеренъ развиваетъ *Laguesse*, но онъ отводитъ въ этомъ процессѣ главную роль собственно парануклеарнымъ тѣльцамъ. Послѣднія и по его новымъ наблюденіямъ (1899—1905 г.), относящимся къ рапстеас ужа и саламандры, возникаютъ изъ ядра и заложенныхъ въ немъ ядрышекъ благодаря перешнурованію на двѣ неодинаковыя части: одну большую и другую значительно меньшихъ размѣровъ. Эта меньшая часть, сначала обладающая неправильнымъ контуромъ, потомъ закругляется, темно закрашивается и, отодвигая главное ядро, становится парануклеарнымъ тѣльцемъ. Но на ряду съ такимъ способомъ дѣленія авторъ описываетъ также другой болѣе простой процессъ, заключающійся въ томъ, что въ периферической части ядра появляется листовидное скопленіе пластинокъ, иногда небольшое, которое затѣмъ обособляется и превращается въ типическое побочное ядро. При секреціи панкреатическихъ клѣтокъ побочныя ядра набухаютъ, блѣднѣютъ, иногда расщепляются на пластинки и въ заключеніе исчезаютъ, а на мѣстѣ ихъ появляются тонкія нити, до извѣстной степени сходныя съ волокнами эргастоплазмы и названныя *Laguesse*'омъ эргастидіями. Эти ниточки то короткія, то болѣе длинныя и слегка изогнутыя, разсѣиваются по всей базальной части клѣтокъ и заходятъ въ ихъ внутренній поясъ, наполненный зимогеновыми зернами. Въ послѣдствіи эргастидіи начинаютъ обнаруживать матовую зернистость, при чемъ въ срединѣ каждого такого зерна обозначается мельчайшая и сильно преломляющая свѣтъ гранула, которая постепенно увеличивается въ объемѣ и, становясь настоящимъ зерномъ зимогена, высвобождается изъ нити, мало по малу истончающейся и дегенерирующей.



Иначе представляет себѣ роль ядра въ секреторномъ процессѣ *Mathews*. По его мнѣнію, основнымъ элементомъ протоплазмы въ панкреатическихъ клѣткахъ являются болѣе или менѣе длинныя и слегка извитыя волокна, которыя занимаютъ весь наружный отдѣлъ клѣточного тѣла и своими концами прикрѣпляются къ ядерной оболочкѣ, а нерѣдко даже къ хроматиновымъ корочкамъ, которыя составляютъ съ этой оболочкой одно цѣлое. Эти волокна, переходящія безъ рѣзкой границы въ сѣтевидную или альвеолярную протоплазму внутренняго пояса клѣтокъ, въ крупныхъ секреторныхъ элементахъ амфибій иногда сильно извиваются и закручиваются на подобіе спиралей, вызывая этимъ образованіе „мнимыхъ“ побочныхъ ядеръ. Въ жизнедѣятельности панкреатическихъ клѣтокъ авторъ различаетъ два момента. Одинъ изъ нихъ, выдѣленіе зимогеновыхъ зеренъ—процессъ чисто пассивный и обуславливается тѣмъ, что вслѣдствіе раздраженія сосудорасширяющихъ нервовъ и повышенія кровяного давленія изъ артеріолъ въ клѣтки проникаетъ лимфа, которая, направляясь къ свободному концу клѣточного тѣла, вызываетъ цѣлый рядъ явленій, именно: часть секрета поступаетъ въ просвѣтъ железистыхъ трубокъ, ядра отодвигаются конутри и слабѣе окрашиваются, наконецъ, протоплазматическія волокна теперь занимаютъ все болѣе и болѣе значительную часть клѣтокъ, раздвигаются и располагаются параллельно ихъ продольной оси. При второмъ жизненномъ актѣ, при выработкѣ секрета или такъ наз. „хилогенезѣ“, активнымъ элементомъ служитъ хроматиновая субстанція ядра, которой лимфа доставляетъ питательные матеріалы. Изъ нихъ подъ вліяніемъ ядра, благодаря присущей ему способности къ органическому синтезу, вырабатываются новыя вещества, главнымъ образомъ субстанція волоконца протоплазмы. Эта субстанція увеличивается прежде всего въ непосредственномъ сосѣдствѣ съ ядромъ, а потомъ распространяется и дальше по направленію къ свободному концу клѣтокъ. Во время хилогенеза протоплазматическія волокна разрушаются и даютъ происхожденіе продуктамъ секреціи, которые, приближаясь къ просвѣту, увеличиваются въ объемѣ и превращаются въ зрѣлыя зимогеновыя зерна.

За послѣднее время въ нашихъ представленіяхъ о выработкѣ секрета произошла коренная перемѣна. Цѣлымъ рядомъ изслѣдованій выдвинуто ученіе о митохондріяхъ, или пластозомахъ, въ которыхъ видятъ самую существенную часть клѣтокъ, такъ какъ



изъ нихъ возникаетъ секретъ, развиваются различныя дифференцировки въ родѣ сухожильныхъ нитей, сократительныхъ мышечныхъ волоконъ, нервныхъ фибриллей и такъ какъ онѣ съ точки зрѣнія *Benda* (1903 г.), *Meves'a* (1907—8—11 г.) и *Duesberg'a* (1908—12 г.) представляютъ наследственную массу, преемственно переходящую изъ клѣтокъ половыхъ въ клѣтки тканевыя и изъ одного поколѣнія клѣтокъ въ другое. Образованія эти, наблюдаемыя иногда въ совершенно свѣжихъ, живыхъ клѣткахъ, въ элементахъ поджелудочной железы имѣютъ видъ характерно окрашивающихся короткихъ или болѣе длинныхъ тяжей, которые тянутся отъ основанія клѣтокъ до пояса, занятаго зимогеновыми зернами, и на пути не анастомозируютъ между собою. Наблюденія *Hoven'a* (1910 г.), подтвержденные многими авторами на другихъ железахъ, установили тотъ фактъ, что общая масса митохондрій въ панкреатическихъ клѣткахъ колеблется въ зависимости отъ физиологическаго состоянія, именно увеличивается по мѣрѣ выдѣленія зимогеновыхъ зеренъ и потребляется при ихъ образованіи. *Hoven* даже утверждаетъ, что митохондріи на своемъ протяженіи и на своихъ концахъ прямо отщепляютъ отъ себя зерна зимогена.

Въ виду такой роли митохондрій самъ собою напрашивался вопросъ, въ какомъ отношеніи стоятъ онѣ къ эргастоплазмѣ и парануклеарнымъ тѣльцамъ, которыя прежде считались образователями секрета. По этому поводу *Regaut* и *Mawas* (1909 г.), исследовавшіе клѣтки подчелюстной слюнной железы человѣка, заявляютъ, что эргастоплазма и митохондріи—образованія не одинаковыя, отличающіяся другъ отъ друга своимъ внѣшнимъ видомъ, положеніемъ въ клѣточномъ тѣлѣ и микрохимическими реакціями: эргастоплазма сохраняется при обработкѣ обычными фиксирующими средствами (съ достаточнымъ содержаніемъ уксусной кислоты), въ которыхъ митохондріи растворяются. Такой же взглядъ высказываетъ и *Levi* (1911 г.) въ виду того, что на своихъ препаратахъ поджелудочной железы тритона онъ находилъ въ клѣткахъ побочныя ядра внѣ всякой связи съ митохондріями. Наоборотъ *M. P. Bouin* (1905 г.) на основаніи своихъ наблюденій надъ тѣмъ же самымъ объектомъ, съ которымъ работали *Regaut* и *Mawas*, утверждаетъ, что эргастоплазма обладаетъ всѣми морфологическими и микрохимическими реакціями митохондрій. Къ этому мнѣнію примыкаютъ также *Prenant* (1910 г.), *Hoven* (1910—11 г.) и *Champy* (1909—11 г.), которые рассматриваютъ эрга-



стоплазму, какъ плохо фиксированныя митохондріи: при обработкѣ съ трудомъ проникающими вглубь кусочковъ жидкостями *Altmann's* а и *Benda* нити эргастоплазмы наблюдаются лишь на нѣкоторомъ разстояніи отъ периферіи объекта,—тамъ, гдѣ митохондріи сохраняются неудовлетворительно. Въ частности послѣдній изъ названныхъ авторовъ изучалъ парануклеарныя тѣльца у лягушекъ; при этомъ онъ считаетъ очень вѣроятнымъ выходъ изъ ядра ядрышекъ и ихъ превращеніе въ побочныя ядра; а такъ какъ послѣднія по своему внѣшнему виду близко напоминаютъ притягательныя сферы половыхъ клѣтокъ и заключаютъ въ себѣ по два или по три центральныхъ тѣльца, то отсюда *Chamru* заключаетъ, что побочныя ядра панкреатическихъ клѣтокъ по своему происхожденію имѣютъ смѣшанный характеръ и возникаютъ частью изъ ядеръ, частью же изъ архоплазмы. Наконецъ, по наблюденіямъ *Laguesse* (1905—11 г.), открытыя имъ эргастидіи, образующіяся при распаденіи побочныхъ ядеръ и дающія происхожденіе зимогеновымъ зернамъ, тождественны съ митохондріями. Кромѣ того, провѣряя данныя *Michaelis's* а (1900 г.) относительно прижизненной окраски железистыхъ элементовъ, *Laguesse* подобно ему обнаружилъ въ совершенно свѣжихъ панкреатическихъ клѣткахъ при обработкѣ ихъ янусовой зеленью тонкія и длинныя окрашенныя ниточки, которыя вполне воспроизводятъ эргастидіи, теср. митохондріи.

По напечатаніи своей диссертациі мы не переставали интересоваться клѣтками поджелудочной железы, время отъ времени изучали этотъ органъ у амфибій и млекопитающихъ животныхъ при различныхъ фізіологическихъ условіяхъ, кромѣ того изслѣдовали по разнымъ поводамъ другія железы, въ особенности крупныя слюнные, слезную и железы языка. Все это доставило намъ обильный и разнообразно фиксированный матеріалъ, который позволилъ, съ одной стороны, расширить прежде полученныя данныя, а съ другой—прійти къ извѣстнымъ заключеніямъ, не согласнымъ съ тѣми, какія имѣются въ наукѣ. При этомъ ближайшей задачей настоящей работы было: во 1-хъ, ближе изучить природу побочныхъ ядеръ въ соотвѣтствіи съ наблюденіями позднѣйшихъ авторовъ; во 2-хъ, уяснить, въ какомъ отношеніи находятся эти образованія къ эргастоплазмѣ и митохондріямъ, и въ 3-хъ, опредѣлить общій характеръ послѣднихъ и ихъ значеніе въ железистыхъ клѣткахъ.



Переходя къ изложенію собственныхъ наблюденій, мы рассмотримъ всѣ предполагаемые источники происхожденія побочныхъ ядеръ и послѣдовательно опишемъ выходъ изъ ядеръ ядрышекъ, различные виды прямого дѣленія ядеръ и наконецъ измѣненія протоплазмы железистыхъ клѣтокъ. Что касается перваго изъ названныхъ явленій, то и при свѣтѣ нашихъ новыхъ данныхъ выселеніе изъ ядеръ ядрышекъ представляетъ собой несомнѣнно искусственный продуктъ, зависящій отъ обработки. При этомъ въ однихъ случаяхъ ядрышко просто выдирается изъ ядра ножомъ микротомъ при изготовленіи срѣзовъ изъ параффиновыхъ блоковъ; въ такихъ клѣткахъ оболочка ядра въ какомъ нибудь мѣстѣ разрывается, хроматиновая сѣтка утрачиваетъ свое правильное расположеніе и въ ея области появляется болѣе или менѣе явственная свѣтлая дорожка по направленію къ сдвинутому со своего мѣста ядрышку. Въ другихъ случаяхъ при „эмиграціи“ ядрышекъ структура ядра не обнаруживаетъ почти никакихъ измѣненій, его оболочка остается цѣлой, но при внимательномъ изученіи препарата можно замѣтить, что такіа выселяющіяся ядрышки никогда не лежатъ въ самихъ клѣткахъ, но всегда располагаются на поверхности разрѣза. Подобнаго рода картины могутъ быть объяснены тѣмъ, что не только при изготовленіи, но даже при наклейкѣ и при послѣдующей обработкѣ срѣзовъ ядрышки, прилежащія къ ихъ поверхности и слабо сдерживаемыя другими форменными составными частями ядеръ, легко могутъ быть вытѣснены изъ этихъ послѣднихъ. Въ искусственномъ характерѣ выселенія ядрышекъ мы могли вполне убѣдиться, изучая рапсгеас млекопитающихъ и амфибій при самыхъ разнообразныхъ функціональных состояніяхъ, черезъ различные промежутки времени какъ послѣ кормленія животныхъ, такъ и послѣ впрыскиванія имъ пилокарпина. Установить этотъ фактъ особенно легко у млекопитающихъ, такъ какъ у нихъ ядра панкреатическихъ клѣтокъ представляются пузырьковидными и снабжены хорошо выраженной оболочкой. Нѣсколько труднѣе это сдѣлать у амфибій, гдѣ ядра нерѣдко бываютъ очень неправильной формы, а ядерная оболочка мѣстами истончается и потому плохо различается; кромѣ того у этихъ животныхъ, какъ увидимъ потомъ, отъ ядеръ могутъ отщепляться небольшіе кусочки, которые потомъ становятся округлыми, однако и здѣсь не можетъ быть рѣчи о дѣйствительномъ выходѣ изъ ядеръ ядрышекъ.



Если отъ изложенныхъ наблюдений мы обратимся къ работамъ новыхъ авторовъ (*R. Krause, Garnier, Vigier, Максимовъ, Brinkmann* и друг.), описывавшихъ въ различныхъ железистыхъ клѣткахъ выдѣленіе изъ ядеръ ядрышекъ и другихъ форменныхъ составныхъ частей, то окажется, что и имъ не удалось найти безспорныя доказательства прижизненнаго характера этого процесса. Наоборотъ, почти несомнѣнно, что у однихъ изслѣдователей дѣло идетъ также объ искусственныхъ образованіяхъ, тогда какъ другіе, описывая и изображая въ тѣлѣ железистыхъ клѣтокъ разнаго рода включенія, приписываютъ имъ ядерное происхожденіе только потому, что эти включенія располагаются среди протоплазмы въ непосредственномъ сосѣдствѣ съ ядромъ и по своему виду и окраскѣ напоминаютъ ядрышки или хроматиновыя глыбки. Не безъ основанія такой видный гистологъ, какъ *M. Heidenhain* (1907 г.) выражаетъ рѣшительное сомнѣніе въ томъ, чтобы у высшихъ животныхъ составныя части ядеръ могли переходить въ тѣло железистыхъ клѣтокъ и превращаться тамъ въ зерна секрета <sup>1)</sup>.

Обратимся теперь къ разнымъ видамъ прямого дѣленія, resp. распада ядеръ въ железистыхъ клѣткахъ. Случаи настоящаго амитоза съ перешнурованіемъ ядеръ на двѣ половины въ клѣткахъ *pancreas* и другихъ железъ приходится наблюдать въ видѣ крайне рѣдкаго исключенія. Нѣсколько чаще происходитъ образованіе истинныхъ побочныхъ ядеръ въ томъ смыслѣ, какой придаютъ имъ *H. Rabl* (1895 г.), *Карповъ* (1896 г.) и *Смирновъ* (1897 г.). Въ такихъ клѣткахъ на ядрѣ появляется небольшая почка, которая потомъ отдѣляется отъ ядра и помѣщается по сосѣдству съ нимъ въ клѣточномъ тѣлѣ въ формѣ сферическаго или овальнаго тѣльца, облеченнаго ядерной оболочкой и содержащаго внутри ея хроматиновую сѣть (рис. 1). Слѣдя за ихъ дальнѣйшей судьбой въ элементахъ желудочныхъ железъ тритоновъ, гдѣ описываемый процессъ намъ встрѣчался у нѣкоторыхъ экземпляровъ животныхъ

<sup>1)</sup> Мало убѣдительными представляются также наблюденія многихъ изслѣдователей (*Штейнгауза, Garnier, Mathews'a* и другихъ) относительно того, что ядра въ клѣткахъ при секретіи измѣняются въ объемѣ, перемѣщаются въ ихъ тѣлѣ и начинаютъ иначе окрашиваться. Такого рода явленія намъ иногда приходилось наблюдать въ панкреатическихъ клѣткахъ, но они отличались большимъ непостоянствомъ: будучи ясно выражены у однихъ животныхъ, у другихъ, даже находившихся видимо въ томъ же самомъ функціональномъ состояніи, они совершенно отсутствовали.



довольно часто, мы могли установить, что истинныя побочныя ядра потомъ утрачиваютъ свою структуру, становятся совершенно однородными, въ заключеніе блѣднѣютъ и расплываются въ протоплазмѣ <sup>1)</sup>. При этомъ въ противоположность *Garnier*, изучавшему слюнные железы млекопитающихъ, нельзя было найти рѣшительно никакихъ указаній на то, чтобы эти образованія, измѣняясь, находились въ какой нибудь связи съ изготовленіемъ зеренъ секрета.

Въ этомъ послѣднемъ отношеніи и до сихъ поръ продолжаютъ приписывать извѣстное значеніе своеобразному процессу, найденному *Platner*'омъ въ клѣткахъ поджелудочной железы саламандры и состоящему въ перетягиваніи ядра на двѣ неравныя части, изъ коихъ меньшая, заключающая въ себѣ почти весь хроматинъ, отдѣляется отъ ядра, получаетъ видъ извитыхъ нитей и, становясь побочнымъ ядромъ, resp. парануклеарнымъ тѣльцемъ, расходуется при образованіи зимогеновыхъ зеренъ. Какъ было упомянуто, мы еще въ своей прежней работѣ пришли къ заключенію, что рассматриваемый процессъ нельзя считать явленіемъ нормальнымъ, такъ какъ онъ встрѣчается крайне рѣдко и притомъ въ сильно измѣненныхъ клѣткахъ; тамъ же было указано, что почка, возникающая на ядрѣ, не обособляется отъ этого послѣдняго и потому не можетъ вести къ развитію парануклеарныхъ тѣлецъ, которыя нерѣдко замѣчаются въ тѣхъ же самыхъ клѣткахъ. Изученіе новыхъ препаратовъ заставило насъ обратить вниманіе на то обстоятельство, что такія перешнуровывающіяся ядра находятся всегда лишь въ ограниченномъ участкѣ *pancreas*, но зато здѣсь ихъ можно констатировать не только въ железистыхъ клѣткахъ, но и въ соединительнотканыхъ и даже въ элементахъ гладкой мышечной ткани сосѣдней части кишечника. Одновременно бросалось въ глаза, что на такихъ мѣстахъ панкреатическія клѣтки выглядятъ темными, сплошь и рядомъ не отдѣляются другъ отъ друга ясными границами; ядра оказываются вытянутыми почти всѣ въ одномъ направленіи, а ихъ строеніе измѣняется въ томъ смыслѣ, что правильная хроматиновая сѣтка исчезаетъ и на ея мѣстѣ появляются тяжи, кое-гдѣ усаженные мелкими зернами хроматина и направляющіеся съ различныхъ

<sup>1)</sup> У млекопитающихъ животныхъ (собакъ и кошекъ) процессы образованія истинныхъ побочныхъ ядеръ, какъ и вообще случаи амитоза намъ попадались исключительно въ элементахъ подъязычной слюнной железы.



пунктовъ периферіи ядра къ тому мѣсту, гдѣ произошло его перетягиваніе съ образованіемъ часто неправильной почки, богатой хроматиновой субстанціей. Вся картина производила впечатлѣніе, какъ будто клѣтки и ихъ ядра находились подъ влияніемъ грубыхъ механическихъ инсультовъ. Исходя изъ того, что подобнаго рода инсульты возможны при препаровкѣ железъ передъ ихъ фиксаціей, мы произвели у нѣсколькихъ аксолотлей слѣдующіе опыты. Одинъ изъ тонкихъ краевъ поджелудочной железы, имѣющей у этихъ животныхъ видъ пластинки, сдавливался въ нѣсколькихъ мѣстахъ пинцетомъ, послѣ чего весь органъ вмѣстѣ съ прилежащимъ къ нему отрѣзкомъ кишечника погружался въ консервирующую жидкость. Полученные при этомъ результаты вполне подтвердили наши предположенія: на сторонѣ, обращенной къ кишкѣ, клѣтки поджелудочной железы имѣли обычный видъ, на мѣстахъ же сдавленія онѣ были сильно измѣнены, ихъ ядра представлялись вытянутыми и въ огромномъ количествѣ обнаруживали фигуры характернаго перешнурованія (рис. 2 и 3). Такимъ образомъ эти наблюденія показываютъ, что измѣненія ядеръ, описанныя *Platner*'омъ, вызываются чисто случайными причинами и не находятся въ связи съ жизнью панкреатическихъ клѣтокъ.

Иной характеръ носить процессъ дѣленія ядеръ, установленный *Laguess*'омъ. О такомъ распаденіи ядеръ въ своей диссертациі мы не упоминали вовсе, такъ какъ онъ встрѣчается даже у амфибій очень рѣдко и лишь въ послѣдствіи былъ найденъ нами какъ въ панкреатическихъ клѣткахъ, такъ и въ элементахъ железъ желудка нѣсколькихъ саламандръ. Сущность этого процесса, въ общемъ правильно описаннаго *Laguess*'омъ, сводится къ тому, что извѣстный участокъ ядра, прилежащій къ его периферіи, начинаетъ сплошь закрашиваться основными красками. Первоначально на темномъ фонѣ ядернаго сока еще различаются маленькія или крупныя хроматиновыя глыбки (рис. 4.), но уже вскорѣ разница въ окраскѣ различныхъ составныхъ частей ядра въ значительной мѣрѣ сглаживается (рис. 5). Такіе измѣненные участки ядеръ иногда имѣютъ небольшую величину (рис. 6, а также рис. 22), въ большинствѣ же случаевъ достигаютъ болѣе крупныхъ размѣровъ и тогда могутъ заключать въ себѣ одно или нѣсколько ядрышекъ. Затѣмъ на границѣ между обѣими частями ядра—свѣтлой и темной появляется мелкая кольцевидная бороздка



(рис. 5, въ средней клѣткѣ), которая все болѣе и болѣе углубляется и наконецъ разрѣзываетъ ядро на двѣ части. Изъ нихъ темная часть тотчасъ набухаетъ, закругляется и получаетъ видъ шара, вплотную прилежащаго къ главному ядру, которое и въ послѣдствіи сохраняетъ неправильную, иногда почковидную форму (рис. 7). Повидимому, весь процессъ такого распада ядеръ совершается очень быстро и потому встрѣчается гораздо рѣже такихъ картинъ, на которыхъ видны главные ядра и только что отщепившіяся отъ нихъ темныя сферическія тѣльца.

Относительно судьбы послѣднихъ *Laguesse* полагалъ, что они распадаются на ниточки или пластинки и такимъ образомъ становятся типическими побочными ядрами. Однако наши наблюденія показали, что для рѣшенія этого вопроса поджелудочная железа, которую изучалъ *Laguesse*, является мало пригоднымъ объектомъ, потому что въ ея клѣткахъ на ряду со сферическими тѣльцами ядернаго происхожденія встрѣчаются также побочныя ядра, возникающія несомнѣнно изъ протоплазмы. Въ виду этого легко смѣшать образованія того и другого характера и вмѣстѣ съ тѣмъ затруднительно прослѣдить въ точности измѣненія каждаго изъ нихъ. По этой причинѣ гораздо удобнѣе пользоваться для изученія ядерныхъ обломковъ такими клѣтками, въ которыхъ протоплазматическихъ побочныхъ ядеръ не бываетъ вовсе, напр. элементами железъ желудка амфибій<sup>1)</sup>.

Въ этихъ клѣткахъ можно видѣть, что темныя сферическія тѣльца, набухая, начинаютъ отодвигаться отъ ядеръ и отдѣляются отъ нихъ узкой свѣтлой щелью, которая охватываетъ тѣльца со всѣхъ сторонъ, отграничивая ихъ не только отъ ядеръ, но и отъ клѣточной протоплазмы (рис. 8). Вслѣдствіе этого тѣльца кажутся лежащими въ полостяхъ, какъ бы въ вакуолахъ и съ теченіемъ времени медленно отходятъ отъ ядеръ. Вмѣстѣ съ тѣмъ вещество ядерныхъ тѣлецъ, или обломковъ распадается на двѣ части, изъ которыхъ одна составляетъ ихъ основу и окрашивается фоновыми красками подобно клѣточному тѣлу, но темнѣе его, тогда какъ другая представляетъ собой настоящую хроматиновую субстанцію. Послѣдняя получаетъ видъ шариковъ, колечекъ, полумѣсяцевъ и вообще фигуръ, сходныхъ съ тѣми, какія давно

<sup>1)</sup> По существу такой же процессъ распада ядеръ *Штейнгаузъ* (1888 г.) наблюдалъ въ клѣткахъ кишечнаго эпителия саламандръ, но онъ могъ подмѣтить лишь болѣе грубыя измѣненія ядерныхъ обломковъ.



извѣстны въ гибнущихъ ядрахъ (рис. 10, 11, 14, 15 и 16), при чемъ эти скопленія хроматина, просуществовавъ нѣкоторое время, распадаются на отдѣльные зерна. Такія хроматиновые зерна и по своей величинѣ, и по своему отношенію къ красящимъ веществамъ очень близко напоминаютъ зерна секрета (рис. 8 и 12), но не подлежитъ сомнѣнію, что въ послѣднія глыбки хроматина никогда не переходятъ, такъ какъ всегда остаются въ предѣлахъ ядерныхъ обломковъ и внутри ихъ подвергаются регрессивнымъ измѣненіямъ. При этомъ зерна хроматина уменьшаются въ размѣрахъ, утрачиваютъ способность воспринимать основныя краски и наконецъ исчезаютъ, иногда оставляя послѣ себя мелкія вакуолы (рис. 9).

По мѣрѣ того, какъ ядерныя обломки отодвигаются отъ ядеръ и ихъ хроматиновая субстанція претерпѣваетъ только что указанныя измѣненія, идетъ на убыль и основная масса обломковъ. Въ однихъ случаяхъ процессъ рассасыванія совершается равномерно и ядерныя тѣльца, уменьшаясь, остаются сферическими, въ другихъ они получаютъ видъ уплощенныхъ дисковъ, нерѣдко съ неровными, какъ бы изъѣденными краями (рис. 14). Иногда ядерныя обломки при своемъ рассасываніи подвергаются болѣе сложнымъ измѣненіямъ: ихъ периферическій хроматиновый слой отстаѣтъ отъ сферической центральной части, которая также заключаетъ въ себѣ немного хроматина въ формѣ зеренъ и мало по малу уменьшается въ объемѣ (рис. 15). При концѣ описываемыхъ измѣненій хроматиновые зернышки исчезаютъ, а основная масса тѣлецъ блѣднѣетъ, плохо различается на препаратахъ и въ заключеніе, повидимому, сходитъ на нѣтъ. Сплошь и рядомъ въ одной и той же клѣткѣ наблюдается нѣсколько ядерныхъ тѣлецъ, находящихся на различныхъ ступеняхъ обратнаго развитія (рис. 12): одни молодыя—болѣе крупныя и темныя, другія старыя—болѣе мелкія и свѣтлыя. Что послѣднія дѣйствительно происходятъ изъ крупныхъ тѣлецъ вслѣдствіе ихъ регрессивныхъ измѣненій, доказывается тѣмъ, что такихъ маленькихъ сферическихъ глыбокъ въ клѣткахъ обыкновенно имѣется много, тогда какъ отдѣленіе отъ ядра мелкихъ обломковъ составляетъ сравнительно рѣдкую находку<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Изученныя нами измѣненія продуктовъ распада ядеръ дѣлаютъ понятнымъ, почему *M. Ogata*, ошибочно производя изъ вышешихъ въ клѣточное тѣло ядрышекъ побочныя ядра, приписывалъ послѣднимъ важную роль при образованіи сек-



При самомъ тщательномъ изслѣдованіи ядерныхъ тѣлецъ мы, въ противоположность *Laguesse*, не могли констатировать ихъ расщепленія на ниточки или пластинки. Удавалось лишь видѣть, что иногда вокругъ такихъ тѣлецъ протоплазма располагается въ формѣ пучка тонкихъ тяжей, которые однако отдѣлялись отъ тѣлецъ свѣтлыми щелями (рис. 12); въ другихъ клѣткахъ вслѣдствіе расщепленія и вакуолизациі ядерныхъ обломковъ на мѣстѣ ихъ оставалось нѣчто въ родѣ корзинокъ (рис. 13); но, конечно, ни тѣ, ни другія образованія не могутъ быть поставлены въ параллель съ типическими побочными ядрами поджелудочной железы.

Въ результатѣ разсмотрѣнныхъ и обыкновенно повторныхъ дѣленій ядеръ не рѣдко бываетъ гибель клѣточныхъ элементовъ, которая возмѣщается образованіемъ новыхъ клѣтокъ путемъ каріокинеза. Любопытно при этомъ, что способность дѣлиться каріокинетически не утрачиваютъ и такія клѣтки, которыя заключаютъ въ себѣ не особенно много ядерныхъ обломковъ. Въ виду всего сказаннаго очевидно, что распадъ ядеръ или, какъ мы предложили бы назвать этотъ процессъ, „частичное отмирание ядеръ“ является послѣдствіемъ глубокихъ патологическихъ измѣненій клѣтокъ и, вопреки мнѣнію *Laguesse*, не можетъ имѣть никакого фізіологическаго значенія. Если же принять во вниманіе, что процессъ этотъ, разъ онъ наблюдается въ данномъ органѣ, имѣетъ мѣсто почти во всѣхъ его клѣткахъ и въ каждой изъ нихъ можетъ повторяться по нѣскольку разъ, то дѣлается трудно отрѣшиться отъ мысли, что причиной его служитъ какое нибудь особое болѣзненное состояніе животныхъ.

По всей вѣроятности, подобнаго рода процессы дѣленія ядеръ въ исключительныхъ случаяхъ и, быть можетъ, въ редуцированной формѣ происходятъ и въ железахъ млекопитающихъ, такъ какъ продукты распада ядеръ, совершенно сходные съ нашими, у нихъ были описаны въ панкреатическихъ клѣткахъ *Nikolaïdes*'омъ, *Melissinos*'омъ и *Ver Eecke* подъ именемъ „экстрануклеарныхъ тѣлецъ“, происхожденіе которыхъ послѣдній изъ названныхъ авторовъ свя-

---

рета и при регенераціи железистыхъ клѣтокъ. Всѣ картины, на которыхъ этотъ авторъ основывалъ свои заключенія (см. его рисунки 3 а, б, 4, 5, 6 б, с, 7 а, б, с), несомнѣнно, представляютъ собой ядерные обломки, находящіеся въ состояніи обратнаго развитія и вслѣдствіе содержанія въ нихъ мелкихъ хроматиновыхъ глыбокъ дѣйствительно напоминающіе собой кучки зимогеновыхъ зеренъ или даже цѣлыя клѣтки, наполненныя секреторными каплями.



зываютъ съ выходомъ изъ ядеръ ядрышекъ. Впрочемъ на ряду съ такими побочными ядрами эти изслѣдователи изображали и другія образованія, болѣе крупныя и зернистыя, которыя на нихъ производили впечатлѣніе, что это — гибнущіе лейкоциты, заползшіе между панкреатическими клѣтками и благодаря извѣстному направленію срѣза лежащіе какъ-бы внутри послѣднихъ. Однако, по нашимъ наблюденіямъ, такія картины чаще зависятъ отъ умиранія самихъ железистыхъ клѣтокъ, которыя, отторгаясь отъ подлежащей почвы и, направляясь въ просвѣтъ концевыхъ секретирующихъ отдѣловъ, на своемъ пути закругляются и, если еще содержатъ зимогеновыя зерна, то дѣйствительно пріобрѣтаютъ видъ, напоминающій лейкоцитовъ.

Въ противоположность ядернымъ тѣльцамъ классическія побочныя ядра въ томъ видѣ, какъ они изображались у амфибій *Nussbaum*'омъ, *Platner*'омъ и большинствомъ другихъ изслѣдователей, — несомнѣнно протоплазматическаго характера. Эти образованія, не составляя интегральной части железистыхъ клѣтокъ, въ рапсгеас лягушекъ, тритоновъ и саламандръ встрѣчаются довольно часто. Они рѣже бываютъ округлыми или овальными и обыкновенно имѣютъ видъ тяжей то прямыхъ, то изогнутыхъ на подобіе полумѣсяцевъ, буквы S, колечекъ, свернутыхъ червей и т. п. (рис. 17). На ихъ происхожденіе изъ протоплазмы впервые было указано *Eberth*'омъ и *K. Müller*'омъ, наблюденія которыхъ были въ общемъ подтверждены *Mouret* и нами <sup>1)</sup>.

Въ прежней работѣ, подобно всѣмъ другимъ изслѣдователямъ, мы приписывали протоплазмѣ панкреатическихъ клѣтокъ фибриллярное строеніе, но съ тѣхъ поръ проф. *Колосовымъ* (1902 г.) было указано, что здѣсь, какъ и вообще въ железистыхъ клѣткахъ, протоплазма располагается на манеръ пѣнистой или ячеистой массы. Дѣйствительно во внутреннемъ поясѣ клѣтокъ поджелудочной железы она образуетъ тонкія стѣнки округлыхъ, тѣсно прилежащихъ другъ къ другу ячей, занятыхъ зимогеновыми зернами, а въ наружномъ отдѣлѣ такія же протоплазмати-

<sup>1)</sup> Взглядъ *Eberth*'а и *K. Müller*'а, основанный на изученіи довольно обширнаго матеріала, не пріобрѣлъ того значенія, какого онъ безспорно заслуживаетъ. Объясняется это отчасти тѣмъ, что они не могли истолковать съ своей точки зрѣнія происхожденія округлыхъ сплошныхъ побочныхъ ядеръ, отчасти же тѣмъ, что представленные ими рисунки панкреатическихъ клѣтокъ обнаруживаютъ несомнѣнные слѣды неудовлетворительной обработки объектовъ.



ческія пластинки, соединяясь между собою, представляются вытянутыми преимущественно въ направленіи продольной оси клѣтокъ и только подъ ядромъ тянутся косо или даже параллельно основанію клѣточного тѣла.

На своихъ препаратахъ мы могли шагъ за шагомъ прослѣдить всѣ стадіи развитія побочныхъ ядеръ изъ протоплазмы. Этотъ процессъ начинается съ того, что протоплазматическія пластинки наружнаго отдѣла клѣтокъ становятся нѣсколько толще (рис. 19, 24, лѣвая клѣтка), рѣзче окрашиваются и сближаются между собою (рис. 18, лѣвая клѣтка и рис. 20). Иногда такое измѣненіе протоплазмы охватываетъ значительный районъ клѣточного тѣла, но и въ такомъ случаѣ можно видѣть, что пластинки располагаются нѣсколькими отдѣльными группами (рис. 18, правая клѣтка). Затѣмъ протоплазматическія пластинки вплотную прикладываются другъ къ другу и въ результатѣ этого возникаютъ болѣе длинныя или болѣе короткіе тяжи, которые въ началѣ еще обнаруживаютъ исчерченность и своими концами прямо продолжаютъ въ остальную протоплазму (рис. 22). Въ другихъ случаяхъ утолщенные протоплазматическія пластинки мѣняютъ свое положеніе въ клѣточномъ тѣлѣ, дугообразно изгибаются и, налегая другъ на друга на подобіе часовой пружины, ведутъ къ образованію концентрически слоистыхъ тѣлецъ (рис. 21). Внутри этихъ тѣлецъ изрѣдка замѣчается по нѣскольку зернышекъ, которыя однако не имѣютъ ничего общаго ни съ зимогеновыми зернами, ни съ центросомами и, вѣроятно, представляютъ собой какія нибудь клѣточные включенія.

Если молодые исчерченные тяжи появляются въ непосредственномъ сосѣдствѣ съ ядромъ и примыкаютъ къ его оболочкѣ, то получаются картины (рис. 18), которыя побудили *Laquesse* допустить существованіе процесса, какого въ дѣйствительности, вѣроятно, никогда не бываетъ, а именно, что периферическій слой ядеръ отдѣляется отъ нихъ и расщепляется на ниточки или пластинки. Основаніемъ для подобнаго взгляда послужило и то обстоятельство, что побочныя ядра подобно хроматину обладаютъ до извѣстной степени способностью воспринимать основныя краски. Отрицать такого свойства рассматриваемыхъ образованій не возможно, но оно не имѣетъ большого значенія и, по всей вѣроятности, зависитъ отъ большей плотности ихъ сравнительно съ остальной протоплазмой: еще *Mathews* указывалъ, что въ тонкѣ



ядра окрашиваются и обыкновенныя протоплазматическія волокна, а съ другой стороны, при правильной двойной окраскѣ, напр. сафраниномъ и Lichtgrün'омъ по способу *Flemming'a* („Orangeverfahren“) или просто гематоксилиномъ и эозиномъ побочныя ядра оказываются такого же цвѣта, какъ и клѣточное тѣло.

Когда побочныя ядра окончательно сложились и приобрѣли однородный видъ, они обособляются отъ остальной протоплазмы и нерѣдко оказываются лежащими въ полостяхъ, вакуолахъ (рис. 22). Съ этого момента они становятся образованіями, до извѣстной степени чуждыми самимъ клѣткамъ, и подъ вліяніемъ токовъ, происходящихъ въ клѣточномъ тѣлѣ и связанныхъ частью съ поступленіемъ въ клѣтки питательной бѣлковой жидкости, частью же съ выведеніемъ изъ нихъ секрета, начинаютъ изгибаться и въ зависимости отъ своей величины, а также топографическихъ отношеній получаютъ самыя разнообразныя формы: серповъ, колечекъ и неправильно свернутыхъ тяжей. Въ тѣхъ случаяхъ, когда побочныя ядра представляются въ формѣ колечекъ или концентрически слоистыхъ тѣлецъ, при сближеніи и послѣдующемъ сліяніи составляющихъ ихъ пластинокъ возникаютъ однородныя тѣльца округлаго очертанія. Наконецъ для объясненія такихъ случаевъ, когда побочныя ядра имѣютъ болѣе сложное строеніе и въ центрѣ являются однородными, а на периферіи исчерченными, необходимо признать, что парануклеарныя тѣльца иногда образуются въ нѣсколько пріемовъ, при чемъ первоначально возникшая срединная часть сдѣлалась уже однородной, а вокругъ нея потомъ совершается отложеніе новыхъ протоплазматическихъ пластинокъ (рис. 25).

Наши новыя наблюденія приводятъ къ тому заключенію, что побочныя ядра формируются исключительно въ наружномъ отдѣлѣ панкреатическихъ клѣтокъ, который содержитъ вытянутыя въ длину протоплазматическія пластинки и который, смотря по функциональному состоянію клѣтокъ, т. е. по количеству секрета, либо можетъ доходить отъ основанія клѣточного тѣла до уровня верхняго края ядеръ, либо распространяется внутрь дальше и отдѣляется отъ свободного конца клѣтокъ довольно узкимъ слоемъ съ зимогеновыми зернами. Такимъ образомъ мы думаемъ, что къ образованію побочныхъ ядеръ не могутъ вести тонкія стѣнки ячей, наполненныхъ зернами секрета; а если между послѣдними и ока-



зываются типическія побочныя ядра, то это — исключительно тѣ формы ихъ, которыя достигли своего окончательнаго развитія и потому не обнаруживаютъ явственной исчерченности. Въ виду этого нужно допустить, что образованія эти, когда они уже утратили связь съ остальной протоплазмой, могутъ передвигаться по клѣточному тѣлу, направляясь отъ его основанія къ свободной верхушкѣ. Въ подтвержденіе сказаннаго сошлемся на панкреатическую клѣтку, изображенную на рисункѣ 23. Въ ней побочное ядро является сильно вытянутымъ и, начинаясь неподалеку отъ основанія клѣтки, занимаетъ около двухъ третей клѣточного тѣла. При этомъ на своемъ протяженіи оно распадается на три отдѣла, изъ коихъ нижній, какъ самый молодой, находится въ связи съ протоплазмой, средній еще обнаруживаетъ исчерченность и наконецъ самый старый, верхній отдѣлъ оказывается уже однороднымъ и отъ зимогеновыхъ зеренъ отдѣляется явственной свѣтлой щелью.

Переходя во внутренній поясъ клѣтокъ, побочныя ядра соответственно способу своего развитія не могутъ заключать въ себѣ зимогеновыхъ зеренъ, какъ это описывалъ и изображалъ *Mouret*. Правда, такія картины иногда встрѣчаются, но онѣ объясняются или тѣмъ, что зерна секрета располагаются поверхъ побочныхъ ядеръ, или тѣмъ, что послѣднія часто представляются изогнутыми и, если зимогеновые зерна помѣщаются въ ихъ углубленіяхъ, то при извѣстномъ направленіи срѣза, эти зерна будутъ казаться лежащими внутри побочныхъ ядеръ (рис. 24). Количество парануклеарныхъ тѣлецъ въ панкреатическихъ клѣткахъ подвержено большимъ колебаніямъ: то въ клѣткѣ находится только одно побочное ядро, то ихъ бываетъ нѣсколько, при чемъ они занимаютъ большую часть клѣточного тѣла, почти не оставляя мѣста для зимогеновыхъ зеренъ (рис. 26). На этомъ основаніи еще въ прежней работѣ мы проводили взглядъ, что побочныя ядра не только не служатъ выраженіемъ повышенной жизнедѣтельности клѣтокъ, но наоборотъ понижаютъ ихъ секреторную способность.

Иногда типическія парануклеарныя тѣльца находятся въ клѣткахъ поджелудочной железы вмѣстѣ съ извѣстными уже намъ обломками ядеръ, подвергающимися регрессивнымъ измѣненіямъ. Въ такихъ случаяхъ возникаютъ очень сложныя отношенія, въ которыхъ ориентироваться чрезвычайно трудно, если не изучить



напередъ судьбу ядерныхъ обломковъ въ клѣткахъ, не заключающихъ въ себѣ парануклеарныхъ тѣлецъ. Неудивительно поэтому что *Laguesse* описывалъ измѣненія побочныхъ ядеръ протоплазматическаго характера, но за начальную стадію ихъ развитія принималъ частичное отмирание ядеръ и отдѣленіе сферическихъ тѣлецъ. Исходя изъ этого ошибочнаго взгляда, онъ, конечно, иначе описываетъ и послѣдовательныя измѣненія парануклеарныхъ тѣлецъ: по его мнѣнію, не старыя, а молодыя побочныя ядра представляются однородными и что они только потомъ для образованія секрета расщепляются на ниточки или пластинки. Однако ученіе *Laguesse* не имѣетъ подъ собою прочной фактической основы. Дѣйствительно, мы показали, что сплошныя тѣльца, отдѣляющіяся отъ ядеръ железистыхъ клѣтокъ, не имѣютъ ничего общаго съ типическими побочными ядрами, и могли шагъ за шагомъ прослѣдить, какъ послѣднія формируются изъ протоплазматическихъ пластинокъ и при ихъ содѣйствіи достигаютъ все большаго и большаго развитія. Съ другой стороны, противъ мнѣнія французскаго ученаго свидѣтельствуетъ и окончательная судьба побочныхъ ядеръ. Какъ можно было убѣдиться на нашихъ препаратахъ, эти образованія, просуществовавъ нѣкоторое время, начинаютъ рассасываться, при этомъ блѣднѣютъ, уменьшаются въ объемѣ и въ концѣ концовъ становятся незамѣтными (рис. 17, клѣтка въ верхне-правомъ углу и рис. 18, правая клѣтка, верхнее побочное ядро).

Съ молодыми, только что формирующимися побочными ядрами амфибій, несомнѣнно, родственны и даже тождественны эргастоплазматическія образованія, найденныя *Garnier* въ клѣткахъ слюнныхъ железъ у млекопитающихъ животныхъ. Чтобы убѣдиться въ этомъ, достаточно сравнить наши рисунки 19 и 24 (лѣвая клѣтка, вверху) съ рисунками *Garnier*, приведенными въ его работѣ (1900 г., а особенно съ рис. 9, 23, 49, и 62). И тамъ и здѣсь мы находимъ утолщенныя и изогнутыя протоплазматическія пластинки, не рѣзко отграниченныя отъ остальной протоплазмы и даже прямо переходящія своими концами въ эту послѣднюю; и тамъ и здѣсь группы такихъ пластинокъ располагаются близь основанія клѣтокъ, нѣрѣдко въ окружности ядеръ; наконецъ и тѣ и другія образованія по отношенію къ краскамъ обладаютъ извѣстной базофиіей. На основаніи своихъ наблюденій мы могли бы сказать, что эргастоплазма представляетъ у амфибій какъ-бы



начальную стадію въ развитіи побочныхъ ядеръ. Почему своеобразныя измѣненія протоплазмы у млекопитающихъ останавливаются на болѣе раннихъ ступеняхъ и не ведутъ къ образованію настоящихъ побочныхъ ядеръ, рѣшить трудно; это можетъ зависеть или отъ того, что у этихъ животныхъ эргастоплазма быстрѣе исчезаетъ, чѣмъ у амфибій, или отъ того, что причина, вызывающая образованіе побочныхъ ядеръ, у нихъ дѣйствуетъ болѣе короткое время.

Обращаясь къ оцѣнкѣ значенія эргастоплазмы и побочныхъ ядеръ, мы должны остановиться на вопросѣ, принимаютъ ли эти образованія участіе въ изготовленіи секрета, какъ утверждаетъ большинство авторовъ. Въ этомъ отношеніи прежде всего нужно отмѣтить тотъ фактъ, что никому изъ нихъ не довелось видѣть прямого распада парануклеарныхъ тѣлецъ на зерна секрета. Все ученіе о томъ, что побочнымъ ядрамъ принадлежитъ важное физиологическое значеніе, основано на наблюденіяхъ, что ихъ находили исключительно или по крайней мѣрѣ въ болѣемъ количествѣ въ дѣятельныхъ железистыхъ клѣткахъ. Но справедливо ли это? Наши новыя наблюденія, подтверждая раньше полученные данныя, позволяютъ повторить сказанное по этому поводу въ прежней работѣ. „Не смотря на то, что наблюденіе *Nussbaum*'а (относительно появленія побочныхъ ядеръ въ сецернирующихъ клѣткахъ поджелудочной железы) удостовѣрено согласными показаніями почти всѣхъ изслѣдователей, интересовавшихся даннымъ вопросомъ, оно въ дѣйствительности не можетъ имѣть значенія твердо установленнаго научнаго факта уже потому, что *Nussbaum* находилъ побочныя ядра у саламандръ черезъ 4—5 дней послѣ кормленія животныхъ, *Platner* спустя 7—8 дней, а *Eberth* и *K. Müller* встрѣчали ихъ уже по прошествіи 12 часовъ; точно также при энергичной дѣятельности, вызванной у амфибій пилокарпиномъ, *Ogata* и *Ver Eecke* видѣли побочныя ядра, а *Galotti* не встрѣчалъ. Въ этомъ мы могли еще болѣе убѣдиться при собственныхъ контрольных изслѣдованіяхъ, которыя показали, что побочныя ядра наблюдаются одинаково часто какъ у голодавшихъ, такъ и у накормленныхъ животныхъ. Въ виду того, что ходъ пищеварительныхъ процессовъ у амфибій почти совершенно неизвѣстенъ, намъ казались болѣе убѣдительными опыты со впрыскиваніемъ животнымъ пилокарпина. Поэтому, взявши партіи тритоновъ, мы изслѣдовали pancreas у однихъ изъ нихъ при го-



лоданиі, у другихъ черезъ 2 или 4 часа послѣ инъекціи пилокарпина и столь же часто находили побочныя ядра въ первомъ случаѣ и не находили во второмъ, какъ и наоборотъ, такъ что на основаніи этихъ многочисленныхъ опытовъ у насъ выработалось полное убѣжденіе, что рассматриваемыя образованія не имѣютъ никакого отношенія къ секреторному процессу и въ частности къ образованію зимогеновыхъ зеренъ“.

То же самое приходится сказать и объ эргастоплазмѣ. Изучая слюнные железы, въ томъ числѣ parotis и sublingualis у млекопитающихъ животныхъ въ самые различные часы пищеваренія и черезъ разные промежутки времени послѣ впрыскиванія пилокарпина, мы ни разу не могли констатировать въ ихъ серозныхъ клѣткахъ эргастоплазмы даже на такихъ препаратахъ, на которыхъ протоплазматическій остовъ выступалъ совершенно отчетливо. Эргастоплазма наблюдалась лишь въ панкреатическихъ клѣткахъ у немногихъ животныхъ (кроликовъ), да и то въ видѣ рѣдкаго исключенія. Къ такимъ же отрицательнымъ результатамъ между многими другими авторами пришелъ и проф. *Максимовъ*, весьма тщательно изслѣдовавшій элементы подчелюстной и подъязычной железъ послѣ отравленія собакъ пилокарпиномъ, при паралитической секреціи и послѣ перевязки выводныхъ протоковъ. Отсюда съ очевидностью вытекаетъ, что эргастоплазма вовсе не необходима для выдѣлительнаго процесса и что секреторныя зерна возникаютъ изъ иного источника.

Въ настоящее время къ рѣшенію этого вопроса можно подойти и съ другой стороны, изслѣдуя отношеніе эргастоплазмы и побочныхъ ядеръ къ митохондріямъ, которыя не безъ основанія считаются образователями секрета. Дѣйствительно *Noven* (1910 г.) путемъ очень обстоятельнаго изученія элементовъ поджелудочной железы показалъ, что въ клѣткахъ, находящихся въ состояніи относительнаго покоя, митохондрій содержится немного; затѣмъ по мѣрѣ выдѣленія секрета количество митохондрій увеличивается и наконецъ въ клѣткахъ истощенныхъ, почти не содержащихъ зимогеновыхъ зеренъ, онѣ достигаютъ maximum'a своего развитія и (у кролика) въ формѣ длинныхъ волнистыхъ тяжей пробѣгаютъ отъ одного конца клѣтки почти до другого. При этомъ *Noven* утверждаетъ, что митохондріи, появляющіяся при секреціи, вырастаютъ изъ тѣхъ, которыя были въ покоящихся клѣткахъ, и что онѣ могутъ размножаться путемъ про-



дольного расщепленія. По его наблюденіямъ, въ періодъ пищеваренія митохондріи на своемъ протяженіи и на своихъ концахъ обнаруживаютъ утолщенія, вздутія, которыя потомъ высвобождаются изъ митохондрій, увеличиваются въ объемѣ и становятся настоящими зимогеновыми зернами. Правда *Миславскій* (1913 г.) не могъ замѣтить образованія зимогеновыхъ зеренъ изъ митохондрій, а въ панкреатическихъ клѣткахъ кролика при дѣятельности ихъ не въ состояніи былъ констатировать какихъ-либо измѣненій со стороны митохондрій, однако и онъ подтверждаетъ, что въ элементахъ поджелудочной железы крысъ послѣ отравленія животныхъ пилокарпиномъ митохондріи увеличиваются въ количествѣ и распадаются на болѣе короткіе обломки. Равнымъ образомъ *Retterer* и *Lelièvre* (1913 г.) считаютъ болѣе правильнымъ производить зерна зимогена не изъ митохондрій, а изъ клѣточной гіалоплазмы. Однако, несмотря на отрицательные результаты, полученные *Миславскимъ*, *Retterer'омъ* и *Lelièvre'омъ*, взгляды *Noven'a* на роль митохондрій теперь являются общепринятыми и подтверждаются работами цѣлаго ряда изслѣдователей надъ другими железами.

Со своей стороны мы можемъ сказать, что происхожденіе зимогеновыхъ зеренъ изъ митохондрій въ панкреатическихъ клѣткахъ—фактъ, не подлежащій никакому сомнѣнію, такъ какъ въ дѣйствительности существуетъ полный параллелизмъ между образованіемъ секрета и указанными *Noven'омъ* измѣненіями митохондриальной массы. Но при этомъ не можемъ обойти молчаніемъ того интереснаго обстоятельства, что въ клѣткахъ поджелудочной железы нѣкоторыхъ животныхъ, особенно крысъ при голоданіи, когда наружный протоплазматическій поясокъ железистыхъ элементовъ редуцируется до самаго ничтожнаго остатка, митохондріи имѣются въ минимальномъ количествѣ, а въ нѣкоторыхъ клѣткахъ ихъ не бываетъ даже вовсе (рис. 27). Наоборотъ черезъ 7—9 часовъ послѣ кормленія или черезъ 4—5 часовъ послѣ впрыскиванія пилокарпина эти образованія наполняютъ собой все клѣточное тѣло. Сопоставляя картины, относящіяся къ промежуточнымъ фазамъ пищеваренія, нельзя было замѣтить, чтобы митохондріи въ панкреатическихъ клѣткахъ крысъ въ это время сильно росли и дѣлились, подвергаясь продольному расщепленію: ихъ видъ въ общемъ былъ одинъ и тотъ же—короткихъ и сравнительно толстыхъ тяжей. При такихъ условіяхъ трудно, конечно,



допустить, чтобы митохондрии при дѣятельности железистыхъ элементовъ развивались изъ тѣхъ, которыя сохраняются въ по-  
 коящихся клѣткахъ, и еще менѣе ихъ можно считать образова-  
 ніями, которыя согласно господствующему ученію преемственно  
 передаются изъ одного поколѣнія клѣтокъ въ другое. Наоборотъ  
 вся совокупность данныхъ свидѣтельствуесть о томъ, что мито-  
 хондріи отнюдь не являются интегральной составной частью се-  
 креторныхъ клѣтокъ, онѣ появляются и исчезаютъ въ зависи-  
 мости отъ функціональнаго состоянія клѣточныхъ элементовъ.

Далѣе мы не можемъ согласиться съ *Noven*'омъ, что мито-  
 хондріи прямо распадаются на зерна секрета. Въ самомъ дѣлѣ  
 въ клѣткахъ поджелудочной железы кощакъ и въ особенности  
 крысъ легко видѣть, что сферическія или овальныя глыбки, от-  
 щепляющіяся, по нашимъ наблюденіямъ, исключительно отъ внут-  
 реннихъ концовъ митохондрій, которые у названныхъ животныхъ  
 имѣютъ видъ короткихъ и толстыхъ палочекъ, значительно крупнѣе  
 молодыхъ, очень маленькихъ зеренъ зимогена. Весьма поучитель-  
 ны также въ этомъ отношеніи полученныя нами данныя надъ  
 образованіемъ секрета въ клѣткахъ палочковаго эпителія прото-  
 ковъ слюнныхъ железъ. Здѣсь секретъ въ формѣ мельчайшихъ  
 гранулъ, окрашивающихся кислымъ фуксиномъ, сосредоточенъ во  
 внутреннемъ слоѣ клѣточного тѣла, примыкающемъ къ просвѣту  
 слюнныхъ трубокъ. Этотъ секретъ происходитъ изъ болѣе круп-  
 ныхъ зеренъ, имѣющихъ значеніе митохондрій и заложенныхъ у  
 основанія клѣтокъ, гдѣ они располагаются продольными рядами  
 и симулируютъ собой открытыя *Pflüger*'омъ палочки. Переходя  
 въ среднюю часть клѣточного тѣла, митохондрии утрачиваютъ спо-  
 собность окрашиваться въ темный цвѣтъ желѣзнымъ гематокси-  
 линомъ и, никогда не достигая просвѣта, распадаются на болѣе  
 мелкія и почти безвѣтныя глыбки, изъ которыхъ уже формиру-  
 ются секреторныя гранулы. Наконецъ бросимъ взглядъ на клѣт-  
 ки подъязычной слюнной железы собаки тотчасъ послѣ кормленія,  
 продолжавшагося 50 минутъ, и мы увидимъ, что митохондрии въ  
 нихъ въ формѣ длинныхъ тяжей въ огромномъ количествѣ про-  
 низываютъ все клѣточное тѣло и доходятъ до готовыхъ зеренъ  
 секрета, расположенныхъ въ одинъ или въ нѣсколько рядовъ у  
 свободного конца клѣтокъ. Между тѣмъ образуются въ этихъ  
 элементахъ секреторныя зерна въ строго ограниченномъ участкѣ  
 по сосѣдству съ ядромъ, въ притягательной сферѣ, которая со-



вершенно отдѣляетъ ихъ отъ митохондрій и по своему положенію вполне соотвѣтствуетъ „внутриклеточному сѣтевидному аппарату“ *Golgi* (рис. 28). Исходя изъ этихъ данныхъ, мы считаемъ себя въ правѣ сказать, что митохондріи представляютъ собой лишь начальную стадію въ развитіи секрета и что отдѣляющіяся отъ нихъ глыбки, прежде чѣмъ перейти въ секреторныя зерна, претерпѣваютъ весьма существенныя измѣненія въ своихъ физико-химическихъ свойствахъ.

Теперь разберемся въ вопросѣ о томъ, въ какомъ отношеніи стоятъ митохондріи къ клеточной протоплазмѣ. Еще *Benda* (1899 г.) высказалъ мысль, что митохондріи составляютъ наиболѣе характерную часть нитей въ протоплазмѣ и что онѣ даютъ строительный матеріалъ для большей части извѣстныхъ внутриклеточныхъ нитчатыхъ и волокнистыхъ структуръ. Болѣе опредѣленные указанія мы находимъ у *Meves*'а (1907 г.). Онъ показалъ, что тѣ протоплазматическія нити, которыя наблюдалъ основатель филлярной теоріи *Flemming* (1882 г.) въ свѣжихъ хрящевыхъ клеткахъ, въ неподвижныхъ и блуждающихъ элементахъ соединительной ткани и въ эпителиальныхъ клеткахъ жабръ и хвоста личинокъ саламандры, вполне соотвѣтствуютъ митохондріямъ, откуда имъ былъ сдѣланъ выводъ, что митохондріи и образуютъ саму нитчатую (филлярную) массу протоплазмы. Съ другой стороны, этимъ же изслѣдователемъ (1910 г.) и его ученикомъ *Самсоновымъ* (1910 г.) для бѣлыхъ кровяныхъ тѣлецъ и нѣкоторыхъ тканевыхъ клетокъ было доказано, что при обработкѣ по Альтманновскому способу на мѣстѣ Флемминговскихъ нитей или при другихъ обработкахъ на мѣстѣ митохондрій замѣчаются цѣпочки зеренъ, описанныя *Altmann*'омъ (1890—4 г.) Такимъ образомъ въ ученіи о митохондріяхъ эти авторы находили связующее звено между Флемминговской и Альтманновской теоріями структуры протоплазмы, которыя, казалось, стояли въ рѣзкомъ противорѣчій другъ къ другу. Въ своихъ заключеніяхъ *Meves* (1907 г.) идетъ еще дальше и считаетъ возможнымъ, что „въ извѣстныхъ клеткахъ вся плазматическая структура репрезентируется хондриозомами“, т. е. митохондріями. Относительно железистыхъ клетокъ *O. Schultze* (1911 г.), изучавшій въ нихъ митохондріи, пишетъ, что нитчатая структура въ этихъ клеточныхъ элементахъ—широко распространенное явленіе и что железистый секретъ вообще происходитъ изъ митохондрій, выступающихъ внутри филлярной массы. Со своей стороны



*Retterer* и *Lilièvre* (1913 г.), считая протоплазму панкреатическихъ клѣтокъ мелкозернистой, находятъ, что во внутреннемъ отдѣлѣ клѣточного тѣла она располагается въ формѣ альвеолъ, а въ наружномъ образуетъ нитевидныя перекладины сѣти, изъ коихъ наиболѣе толстыя соотвѣтствуютъ митохондріямъ. Маститый шведскій гистологъ *Retzius* (1914 г.) въ своей послѣдней работѣ проводитъ ту мысль, что въ сущности митохондріи не представляютъ собой ничего новаго; это—давно извѣстныя протоплазматическія волоконца, обнаруженныя только при помощи другихъ методовъ обработки. Наконецъ убѣжденный сторонникъ разсматриваемаго ученія *Duesberg* (1912 г.), дѣлая сводку литературныхъ данныхъ, заключаетъ: „митохондріи являются элементами, которые составляютъ интегральную часть протоплазмы половыхъ, эмбриональныхъ и соматическихъ клѣтокъ, обладающую способностью къ ассимиляціи и размноженію и играющую крайне важную роль въ жизни клѣтки“.

Только что изложенные взгляды, что митохондріи принадлежатъ самой протоплазмѣ, для насъ являются совершенно неубѣдительными. Прежде всего отмѣтимъ, что *Meves*, *Benda* и другіе, описывая въ дѣлящихся клѣткахъ митохондріи внѣ ахроматиноваго веретена и въ промежуткахъ между радіальными волокнами лучистыхъ сіяній, не придали должнаго значенія тому обстоятельству, что весь этотъ нитчатый аппаратъ при каріокинезѣ формируется за счетъ протоплазмы, которая иногда почти цѣликомъ расходуется на его образованіе, а съ другой стороны, что волокна лучистыхъ сіяній во многихъ случаяхъ непосредственно продолжаются въ ниточки, или пластинки остальной протоплазмы. Общеизвѣстенъ далѣе тотъ фактъ, что притягательныя сферы не заключаютъ въ себѣ митохондрій, а между тѣмъ по согласнымъ наблюденіямъ нашимъ (1911 г.) и *Vejdowsk*'а и *Mrazek*'а (1903 г.), которые впрочемъ называютъ ихъ — центросомами, эти образованія въ бластомерахъ амфибій и червей несомнѣнно превращаются въ протоплазму.

Уже эти данныя заставляютъ сомнѣваться въ томъ, что митохондріи и протоплазма покрываютъ другъ друга, но особенно доказательными, по нашему мнѣнію, являются результаты изслѣдованія железистыхъ клѣтокъ, строеніе которыхъ изучено особенно основательно. Въ частности по отношенію къ панкреатическимъ клѣткамъ мы уже имѣли случай говорить, описывая про-



исхожденіе побочныхъ ядеръ, что протоплазма этихъ клѣтокъ представляется въ видѣ пѣнистой массы и въ наружномъ поясѣ ихъ образуетъ вытянутыя пластинки, а во внутреннемъ—тонкія стѣнки ячей, тѣсно прилежащихъ другъ къ другу и заключающихъ въ себѣ зимогеновыя зерна. Далѣе согласно ученію проф. *Колосова*, вполне раздѣляемому нами, промежутки между протоплазматическии пластинками заняты питательной бѣлковой жидкостью, которая постоянно просачивается въ клѣтки изъ сосѣднихъ мелкихъ кровеносныхъ сосудовъ. Но при этомъ слѣдуетъ принять, что та же самая питательная жидкость проникаетъ и глубже, заходитъ во внутреннюю зону клѣтокъ и здѣсь въ ничтожномъ количествѣ протекаетъ между секреторными зернами и стѣнками ячей, изъ коихъ каждая содержитъ въ себѣ по одному зерну зимогена.

Гдѣ же въ панкреатическихъ клѣткахъ помѣщаются митохондріи? При рѣшеніи этого вопроса существующіе способы изслѣдованія, предложенные для обнаруженія митохондрій, оказываются явно непригодными, такъ какъ при обработкѣ объектовъ даже лучшими изъ нихъ, именно фиксирующими смѣсями *Benda* и *Regant* протоплазма клѣтокъ представляется почти однородной. Для устраненія этого недостатка мы примѣняли въ качествѣ консервирующаго средства Германновскую жидкость съ меньшимъ, чѣмъ обыкновенно, содержаніемъ уксусной кислоты, при чемъ этотъ фиксаторъ обязательно инъецировался въ органъ черезъ соотвѣтствующій артеріальный сосудъ послѣ предварительнаго промыванія его фізіологическимъ растворомъ поваренной соли. Послѣ такой обработки и окраски тонкихъ параффиновыхъ срѣзовъ желѣзнымъ гематоксилиномъ или же по способу *Galeotti* кислымъ фуксиномъ, пикриновой кислотой и метиловою зеленью, въ случаяхъ удачныхъ получались результаты, которые не оставляли желать ничего лучшаго. На такихъ препаратахъ, окрашенныхъ желѣзнымъ гематоксилиномъ, клѣточная протоплазма, ясно обнаруживающая присущую ей структуру, получаетъ стальной сѣрый цвѣтъ, а митохондріи кажутся черными, при примѣненіи же способа окраски *Galeotti* протоплазма представляется свѣтло-зеленой, а митохондріи также, какъ и клѣточные ядра, принимаютъ вишнево-красный цвѣтъ и выступаютъ съ поразительной отчетливостью.

Нашъ рисунокъ 29 сдѣланъ съ препарата, фиксированнаго Германновской жидкостью и окрашеннаго по *Galeotti*, и изобра-



жаеть разрѣзъ железистой трубки рапсгеас кролика въ періодъ пищеваренія. Митохондріи здѣсь въ клѣткахъ довольно многочисленны и въ наружномъ поясѣ клѣточного тѣла имѣютъ видъ длинныхъ, слегка извивающихся тяжей; у основанія клѣточного тѣла онѣ тянутся горизонтально или косо, а по бокамъ ядра-соответственно продольной оси клѣтокъ. Мѣстами онѣ какъ бы вѣтвятся, однако при болѣе тщательномъ изслѣдованіи приходится убѣждаться въ томъ, что въ такихъ случаяхъ двѣ отдѣльных митохондріи лишь тѣсно прилежатъ другъ къ другу. Во внутреннемъ отдѣлѣ клѣтокъ видъ митохондрій нѣсколько иной: здѣсь онѣ иногда имѣютъ форму зеренъ, но обыкновенно представляютъ другъ къ другу, нерѣдко ведутъ къ образованію болѣе длинныхъ тяжей, которыя во внутреннемъ поясѣ клѣтокъ, повидимому, могутъ даже анастомозировать между собою. Если же одновременно принять во вниманіе саму протоплазму, то нельзя не прійти къ заключенію, что митохондріи въ своемъ положеніи въ точности сообразуются съ ходомъ протоплазматическихъ пластинокъ, примыкаютъ къ этимъ послѣднимъ и лежатъ въ прослойкахъ между ними, т. е. въ средѣ питательной бѣлксовой жидкости. Такимъ образомъ наши наблюденія показываютъ, что митохондріи и по своему положенію въ клѣточномъ тѣлѣ и по своему отношенію къ красящимъ веществамъ рѣзко отличаются отъ протоплазмы <sup>1)</sup>.

Резюмируя наши свѣдѣнія относительно митохондрій въ железистыхъ клѣткахъ, мы можемъ представить состояніе вопроса

<sup>1)</sup> Къ этому можно добавить, что цитированныя выше наблюденія *Meves'a*, приведенія его къ отождествленію митохондрій съ нитями, которыя находилъ *Flemming* въ нѣкоторыхъ свѣжихъ клѣточныхъ элементахъ (хрящевыхъ, соединительно-тканыхъ и отчасти эпителиальныхъ), по нашему мнѣнію, далеко не имѣютъ того значенія, которое имъ приписывалъ авторъ. Они доказываютъ только, что *Flemming* при изслѣдованіи клѣтокъ въ свѣжемъ, живомъ состояніи видѣлъ митохондріи, которыя онъ причислилъ къ филлярной массѣ, но отсюда еще далеко до признанія, что митохондріи и протоплазма представляютъ одно и то же. Поскольку мы можемъ судить по собственнымъ наблюденіямъ, протоплазма упомянутыхъ клѣтокъ не сводится на митохондріи и имѣетъ въ дѣйствительности очень тонкую структуру, не различимую безъ обработокъ. Именно въ хрящевыхъ клѣткахъ находятся тончайшія протоплазматическія разгородки, которыя тѣснѣе сгруппированы и яснѣе обозначаются по сосѣдству съ центральными тѣльцами. Что же касается соединительнотканыхъ клѣтокъ и элементовъ покровнаго эпителія (послѣднихъ у личинокъ саламандры), то въ нихъ протоплазма располагается въ видѣ мелкоячейстой массы.



слѣдующимъ образомъ. Митохондріи не составляютъ постоянной части железистыхъ клѣтокъ; появляясь, онѣ располагаются между структурированными элементами протоплазмы въ омывающей ихъ питательной жидкости, накаплиются по мѣрѣ выдѣленія пищеварительнаго сока и даютъ матеріалъ для образованія капель послѣдняго. Но по прочно обоснованнымъ современнымъ понятіямъ процессъ секреціи состоитъ въ томъ, что въ железистыя клѣтки проникаетъ изъ кровеносныхъ сосудовъ питательная жидкость, вступаетъ во взаимодействіе съ ядромъ и протоплазмой, измѣняется въ своемъ химическомъ составѣ и въ заключеніе преобразуется въ продукты выдѣленія—капельки или зерна секрета, которыя, достигнувъ своей предѣльной величины, выбрасываются изъ клѣтокъ вонъ. Если теперь съ этимъ ученіемъ поставить въ связь приведенныя данныя относительно митохондрій, то трудно будетъ уклониться отъ того конечнаго вывода, что митохондріи представляютъ собой продукты метаболической дѣятельности клѣтокъ, есть не что иное, какъ питательная бѣлковая жидкость, всосанная клѣтками и видоизмѣненная въ нихъ подъ вліяніемъ ядра и протоплазмы. Подъ этимъ угломъ зрѣнія становятся понятными фактъ повсемѣстнаго распространенія митохондрій, ихъ измѣненія при различныхъ условіяхъ клѣточной жизни и наконецъ ихъ участіе какъ въ изготовленіи секрета, такъ и при возникновеніи всякаго рода дифференцировокъ.

Уяснивъ природу и значеніе митохондрій, возвратимся опять къ побочнымъ ядрамъ. Какъ было упомянуто выше, большинство изслѣдователей считаетъ парануклеарныя тѣльца и эргастоплазму тождественными съ митохондріями, и только *Levi*, а также *Regant* и *Mawas* держатся противоположнаго мнѣнія. Но наблюденія *Levi* являются не доказательными въ виду того, что на представленномъ имъ рисункѣ побочное ядро, почти безцвѣтное, на своей периферіи содержитъ какія-то палочки, окрашенныя интенсивно въ черный цвѣтъ совершенно также, какъ и болѣе тонкія сравнительно съ ними митохондріи. *Regant* и *Mawas* въ подтвержденіе своего мнѣнія указываютъ на то, что эргастоплазма и митохондріи отличаются другъ отъ друга своимъ внѣшнимъ видомъ, положеніемъ въ клѣткѣ и микрохимическими реакціями. Однако, что касается двухъ первыхъ отличій, то нельзя не согласиться съ *Noven*'омъ и другими, что отличія эти не существенны и могутъ зависеть отъ неодинаковой обработки объектовъ. Не большее



значение имѣть и ссылка названныхъ авторовъ на то, что эргастоплазма въ клѣткахъ сохраняется при фиксаціи ихъ жидкостями, содержащими уксусную кислоту, которая растворяетъ митохондріи: въ этомъ отношеніи приходится имѣть въ виду, что сами митохондріи не вездѣ обладаютъ одинаковыми свойствами и, напр., въ клѣткахъ слюнныхъ трубокъ митохондріи-зерна, расположенныя рядами и вслѣдствіе этого симулирующія палочки, видны уже на обыкновенныхъ препаратахъ.

По нашему мнѣнію, единственно надежный путь къ рѣшенію вопроса—это изслѣдованіе способа развитія побочныхъ ядеръ и общаго характера митохондрій. Такое изученіе показало намъ, что первыя возникаютъ изъ протоплазмы, въ составъ которой послѣднія не входятъ. Отсюда слѣдуетъ, что побочныя ядра и родственная имъ эргастоплазма, съ одной стороны, и митохондріи, съ другой, представляютъ собой образованія совершенно различнаго характера. Этотъ выводъ подтверждается и непосредственными наблюденіями. Изслѣдуя элементы поджелудочной железы лягушекъ на препаратахъ, приготовленныхъ по способамъ *Benda* или *Champy*, мы видимъ (рис. 30) у основанія клѣтокъ почти однородныя побочныя ядра округлой или овальной формы, иначе окрашенныя и лежащія въ сторонѣ отъ митохондрій, которыя здѣсь имѣютъ видъ длинныхъ и сравнительно толстыхъ тяжей. Но такъ какъ у лягушекъ митохондрій сравнительно мало, то мы изобразили кромѣ того панкреатическую клѣтку аксолотля (рис. 31): въ ней подъ ядромъ помѣщается овальное парануклеарное тѣльце, еще обнаруживающее исчерченность; съ трехъ сторонъ оно окружено, какъ гирляндой, поперекъ и косо перерѣзанными многочисленными тонкими митохондріями. Наконецъ на рисункѣ 32 представлена клѣтка поджелудочной железы накормленнаго кролика съ типической эргастоплазмой, къ которой снизу прилежитъ одна изъ митохондрій. Такимъ образомъ и эти наблюденія свидѣтельствуютъ о томъ, что митохондріи и побочныя ядра, *resp.* эргастоплазма морфологически рѣзко отличаются другъ отъ друга.

Далѣе, если мы встанемъ на ту обязательную точку зрѣнія, что зимогеновыя зерна образуются изъ митохондрій и что послѣднія не являются частью самой протоплазмы, изъ которой формируются парануклеарныя тѣльца, то должны будемъ заключить, что ни эти тѣльца, ни эргастоплазма не принимаютъ прямого участія въ выработкѣ секрета. Что же въ такомъ случаѣ



они собой представляют? Какъ и прежде, мы и въ настоящее время склонны смотрѣть на типическія побочныя ядра, какъ на выраженіе озой дегенерациі панкреатическихъ клѣтокъ. Эта мысль напрашивается сама собою уже въ виду того, что у млекопитающихъ животныхъ ни эргастоплазма, ни побочныя ядра обычно не встрѣчаются: можно заниматься многіе годы изслѣдованіемъ клѣтокъ поджелудочной или слюнныхъ железъ и не найти ни разу этихъ образованій. Они присущи главнымъ образомъ панкреатическимъ клѣткамъ амфибій. И здѣсь за дегенеративную природу побочныхъ ядеръ говоритъ то уже отмѣченное нами обстоятельство, что, перемѣщаясь во внутренній отдѣлъ клѣтокъ, они уменьшаютъ его размѣры, сокращаютъ число зимогеновыхъ зеренъ и такимъ образомъ понижаютъ ихъ функціональную способность. Если въ клѣточномъ тѣлѣ побочныхъ ядеръ накапливается много, то неизбѣжнымъ послѣдствіемъ этого является смерть клѣтокъ. Поэтому въ тѣхъ железахъ, гдѣ побочныя ядра представляютъ широко распространенное явленіе, всегда встрѣчается не мало гибнущихъ клѣтокъ и соотвѣтственно этому многочисленныя каріокинетическія фигуры, при чемъ въ железистыхъ клѣткахъ тогда сплошь и рядомъ приходится констатировать жировыя капельки, которыя часто находятся исключительно или по крайней мѣрѣ въ большемъ количествѣ внутри побочныхъ ядеръ (рис. 26).

Причину такой дегенерациі панкреатическихъ клѣтокъ скорѣе всего нужно искать въ условіяхъ жизни животныхъ. Дѣйствительно изъ амфибій у только что пойманныхъ тритоновъ, а также у аксолотлей, выросшихъ въ лабораторной обстановкѣ, побочныя ядра въ клѣткахъ поджелудочной железы попадаются крайне рѣдко, но они представляютъ самую обыкновенную находку у саламандръ и лягушекъ, которыя долгое время находились въ неволѣ, мало или вовсе не принимали пищи и у которыхъ жизненные процессы были настолько понижены, что ихъ состояніе можно сравнить съ зимней спячкой, наблюдаемой у нѣкоторыхъ теплокровныхъ животныхъ.



## Объясненіе рисунковъ.

Всѣ рисунки сдѣланы нами при помощи рисовальнаго аппарата *Abbe*, при проэкціи на плоскость предметнаго столика микроскопа,—рисунки 1—16, 18—28, 30 и 31 съ Цейсовскимъ маслянымъ апохроматомъ 1,5 mm. и компенсаціоннымъ окуляромъ 4, рисунки 29 и 32 съ тѣмъ же объективомъ и компенсац. окуляромъ 6 и рисунокъ 17 съ маслянымъ апохроматомъ 2 mm. и компенсаціоннымъ окуляромъ 4.

Рис. 1. Клѣтки изъ шейки железы желудка аксолотля. Главное ядро и рядомъ съ нимъ отдѣлившееся отъ него маленькое истинное побочное ядро. Фиксація смѣсью сулемы, осмія и уксусной кислоты, окраска желѣзнымъ гематоксилиномъ.

Рис. 2 и 3. Клѣтки поджелудочной железы аксолотля изъ края органа, сдавленнаго пинцетомъ. Искусственно вызванныя перетягиванія ядеръ, тождественныя съ описанными *Platner*'омъ. Германновская жидкость; сафранинъ и метиловая зелень.

Рис. 4. Клѣтка изъ ямки желудочной железы саламандры. Левая часть ядра темно закрашена (начало частичнаго отмиранія ядра); справа у свободнаго конца клѣтки капли слизи. Смѣсь сулемы, осмія и уксусной кислоты; сафранинъ и *Lichtgrün*.

Рис. 5. Клѣтки изъ железъ желудка саламандры. Въ ядрахъ явленія частичнаго отмиранія; въ средней клѣткѣ на границѣ между свѣтлой и темной частью ядра кольцевидная перетяжка. Фиксація та же; окраска желѣзн. гематоксилиномъ.

Рис. 6. Клѣтки изъ шейки желудочной железы саламандры. Частичное отмираніе маленькаго периферическаго участка ядра; въ клѣточномъ тѣлѣ три небольшихъ обособленныхъ ядерныхъ обломка, два изъ нихъ сплошь закрашены, третій заключаетъ мелкія хроматиновыя зернышки. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 7. Клѣтки изъ железы желудка саламандры. Только что отдѣлившаяся отъ ядра благодаря его частичному отмиранію хро-



матиновая сферическая глыбка. Фиксація та-же; сафранинъ и Lichtgrün.

Рис. 8. Клѣтка изъ железы желудка саламандры. Рядомъ съ ядромъ въ полости клѣточного тѣла лежитъ сферическій ядерный обломокъ, состоящій изъ ахроминовой основы съ нѣсколькими хроматиновыми зернами; въ лѣвой части ядра, соотвѣтственно углубленію въ немъ, помѣщается другой маленькій обломокъ. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 9. Клѣтка изъ железы желудка саламандры. Въ сферическомъ ядерномъ обломкѣ, расположенномъ въ полости по соѣдству съ ядромъ, вслѣдствіе растворенія хроматиновыхъ зернышекъ видны мелкія вакуолы; внизу еле замѣтный остатокъ другого обломка. Фиксація та же, желѣзн. гематоксилинъ.

Рис. 10. Клѣтки изъ железы желудка саламандры съ тремя крупными ядерными обломками, подвергающимися различнымъ регрессивнымъ измѣненіямъ. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 11. Клѣтка изъ железы желудка саламандры съ тремя небольшими ядерными обломками, изъ которыхъ два, лежащихъ въ правой половинѣ клѣточного тѣла обнаруживаютъ каріолитическія фигуры (два зернышка вверху и вправо—центральныя тѣльца). Подъ железистой клѣткой помѣщается другая, свѣтлая, по-видимому, лейкоцитъ. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 12. Клѣтка изъ железы желудка саламандры съ четырьмя ядерными обломками, изъ которыхъ одинъ самый мелкій содержитъ хроматиновую субстанцію въ формѣ полумѣсяца, остальные въ видѣ зеренъ. Вокругъ самага крупнаго обломка протоплазма расположена въ формѣ пучка тяжей. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 13. Клѣтки изъ железы желудка саламандры. Справа отъ ядра лежитъ блѣдное образованіе въ родѣ корзинки—продуктъ расщепленія и вакуолизаціи ядернаго обломка. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 14. Клѣтка изъ железы желудка саламандры съ двумя ядерными обломками, находящимися въ состояніи обратнаго развитія; болѣе мелкій изъ нихъ едва замѣтенъ. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 15. Клѣтка изъ железы желудка саламандры съ крупнымъ ядернымъ обломкомъ, лежащимъ въ полости и распавшимся на периферически лежащіе хроматиновые фрагменты и на небольшое сферическое тѣльце съ хроматиновыми зернышками. Фиксація та же, сафранинъ и Lichtgrün.



Рис. 16. Клѣтка изъ железы желудка саламандры, содержащая два ядерныхъ обломка и подготовляющаяся къ каріокинетическому дѣленію (фигура клубка). Фиксація та же, сафранинъ и метиловая зелень.

Рис. 17. Железистая трубка изъ рапсгеас саламандры. Въ зимогенъ-содержащихъ клѣткахъ и при томъ какъ въ наружномъ отдѣлѣ, такъ и во внутреннемъ поясѣ ихъ тѣла видны разной величины и формы побочныя ядра, находящіяся на разныхъ ступеняхъ развитія: въ клѣткѣ сверху и нѣсколько слѣва молодое побочное ядро, въ клѣткѣ въ правомъ верхнемъ углу старое, рассасывающееся. Слева двѣ темныхъ мелкозернистыхъ клѣтки—переходныя формы отъ зимогенъ содержащихъ элементовъ къ клѣткамъ островковъ *Langerhans'a*. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 18. Три клѣтки поджелудочной железы саламандры. Въ лѣвой изъ нихъ два побочныхъ ядра, одно только что формирующееся по сосѣдству съ ядромъ въ видѣ пучка протоплазматическихъ пластинокъ, въ правой внизу—съ боку ядра такія же утолщенныя пластинки занимаютъ значительный участокъ клѣточного тѣла, вверху рассасывающееся побочное ядро; въ средней клѣткѣ побочное ядро въ формѣ колечка. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 19. Панкреатическая клѣтка саламандры съ переплетомъ утолщенныхъ протоплазматическихъ пластинокъ (эргастоплазмой) и съ побочнымъ ядромъ. Германновская жидкость, желѣзн. гематоксилинъ.

Рис. 20. Двѣ клѣтки поджелудочной железы саламандры съ молодыми побочными ядрами въ формѣ сравнительно тонкихъ тяжей, еще сохраняющихъ связь съ остальной протоплазмой. Смѣсь сулемы, осмія и уксусной кислоты; сафранинъ и метиловая зелень.

Рис. 21. Панкреатическая клѣтка саламандры съ утолщенными протоплазматическими пластинками, которыя надъ ядромъ дугообразно изгибаются для образованія побочнаго ядра. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 22. Панкреатическая клѣтка саламандры съ двумя побочными ядрами: нижнее имѣетъ видъ тяжа, соединеннаго на концахъ съ остальной протоплазмой, верхнее представляетъ однородное овальное тѣльце. Фиксація та же; окраска желѣзн. гематоксилиномъ.

Рис. 23. Панкреатическая клѣтка саламандры съ сильно вытянутымъ побочнымъ ядромъ, нижній отдѣлъ котораго самый молодой еще стоитъ въ связи съ протоплазмой, а верхній самый



старый представляется однороднымъ и лежитъ въ вакуолѣ. Фиксація та же; сафранинъ и Lichtgrün.

Рис. 24. Двѣ клѣтки поджелудочной железы саламандры. Въ лѣвой клѣткѣ вверху эргастоплазма, внизу исчерченные побочныя ядра; въ правой клѣткѣ 2 побочныя ядра изогнуты и въ своихъ углу. бленіяхъ содержатъ зимогеновыя зерна. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 25. Панкреатическая клѣтка съ двумя побочными ядрами: кольцевиднымъ и тѣльцемъ сложнаго строенія, состоящимъ изъ однородной центральной части и болѣе молодой периферической, обнаруживающей исчерченность. Фиксація та же; сафранинъ и метиловая зелень.

Рис. 26. Двѣ клѣтки поджелудочной железы саламандры съ сильно развитыми побочными ядрами, внутри послѣднихъ жировыя капли; зимогеновыхъ зеренъ клѣтки не содержатъ. Германновская жидкость, окраска по *Flemming*'у („Orangeverfahren“).

Рис. 27. Железистая трубка изъ pancreas крысы, голодавшей 2 сутокъ. Митохондріи въ формѣ черныхъ глыбокъ встрѣчаются лишь въ немногихъ клѣткахъ; большинство клѣтокъ ихъ не содержатъ вовсе. Германновская жидкость съ меньшимъ содержаніемъ уксусной кислоты, желѣзн. гематоксилинъ.

Рис. 28. Изъ подъязычной слюнной железы щенка тотчасъ послѣ кормленія, продолжавшагося 50 минутъ. Серозныя клѣтки пронизаны многочисленными палочковидными митохондріями; у свободной поверхности клѣтокъ секреторныя зерна; надъ ядрами притягательныя сферы, въ которыхъ происходитъ образованіе новыхъ зеренъ секрета. Фиксація смѣсью сулемы, осмія и уксусной кислоты (самая периферическая часть кусочка); желѣзн. гематоксилинъ и кислый фуксинъ.

Рис. 29. Изъ поджелудочной железы кролика черезъ 5 часовъ послѣ обильнаго кормленія. Въ клѣткахъ железистой трубочки отчетливо выступаетъ протоплазматическій остовъ и прилежашія къ нему иначе окрашенныя митохондріи. Германновская жидкость съ меньшимъ содержаніемъ уксусной кислоты, окраска по *Galeotti*.

Рис. 30. Двѣ клѣтки поджелудочной железы лягушки съ лежащими у ихъ основанія побочными ядрами и съ идущими въ стороны отъ нихъ, иначе окрашенными митохондріями. Фиксація смѣсью формалина, осмія и хромовой кислоты; окраска кислымъ фуксиномъ, Toluidinblau и авранціей (по *Champy*).



Рис. 31. Панкреатическая клѣтка аксолотля. Подъ ядромъ овальное побочное ядро, обнаруживающее исчерченность и окруженное гирляндой поперекъ и косо перерѣзанныхъ нитевидныхъ митохондрій. Фиксація и окраска тѣ же.

Рис. 32. Панкреатическая клѣтка изъ поджелудочной железы кролика черезъ 4 часа послѣ кормленія. Въ клѣточномъ тѣлѣ наблюдаются протоплазматическій остовъ и митохондрии, изъ которыхъ одна снизу прилежитъ къ эргастоплазмѣ. Германновская жидкость съ меньшимъ содержаніемъ уксусной кислоты, желѣзный гематоксилинъ.

## Указатель литературы.

(Отмѣченные вѣздочками работы не были доступны въ подлинникахъ и цитированы по рефератамъ.)

1. *Altmann, R.* Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Aufl. 2. Leipzig. 1894.
2. *Benda, C.* Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. d. Phys. Gesellsch. Berlin. 1899.
3. *Benda, C.* Die Mitochondria. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 12. 1903.
4. *Bouin, M. u P.* Sur la présence de formations ergastoplasmatiques dans oocyte d'*Asterina gibbosa* (Forb.). Bibliogr. anat., t. 6. 1898.
5. *Bouin, P.* Ergastoplasma et Mitochondria dans les cellules glandulaires séreuses. Compt. rend. d. l. societ. d. biolog., 1905.
6. *Brinkmann, A.* Die Hautdrüsen der Säugetiere (Bau und Sekretionsverhältnisse). Ergebn. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 20. 1912.
7. *Carlier, E. W.* On the pancreas of the hedgehog during hibernation. Journ. of anat. a. physiol., v. 30. 1896.
8. *Champy, C.* A propos des mitochondries des cellules glandulaires et des cellules rénales. Compt. rend. d. l. soc. d. biolog. 1909.



- 9 *Champy, C.* Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la secretion. Arch. d'anat. microsc, t. 13. 1911.
10. *Duesberg, J.* Sur l'existence de mitochondries dans l'oeuf et l'embryon d'*Apis mellifica*. Anat. Anz., Bd. 32. 1908.
11. *Duesberg, J.* Plastosomen, „apparato reticolare interno“ und Chromidialapparat. Ergebn. f. Anat u. Entwicklungsgesch., Bd 20. 1912.
12. *Eberth, C. und Müller, K.* Untersuchungen über das Pankreas. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 53. Suppl. 1892.
13. *Ebner, V.* Kölliker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen., Bd 3. 1899.
14. *Flemming, W.* Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig. 1882.
15. *Galeotti, G.* Ueber die Granulationen in den Zellen. Intern. Monatsschr. f. Anat u. Physiol., Bd. 12. 1895.
16. *Garnier, Ch.* Les filaments basaux des cellules glandulaires. Bibliogr. anat., 1897.
- \*17. *Garnier Ch.* De quelques détails cytologiques concernant les elements séreux des glandes salivaires du Rat. Bibliogr. anat., t. 7. 1899.
- 17a. *Garnier, Ch.* Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Journ de l'anat. et d. physiol., t. 36. 1900.
18. *Garnier Ch.* Considérations générales sur l'ergastoplasme, protoplasme supérieur des cellules glandulaires. La place qu'il doit occuper en pathologie cellulaire. Jour. d. physiol. et d. pathol. génér., t. 10. 1900.
- \*19. *Gianelli, L.* Ricerche macroscopiche e microscopiche sul Pankreas. Estratto dagli Atti d. R. Accad. d. Fisiocratici, ser. 4, V. 10. Sienna. 1898.
- \*20. *Haagen, A.* Beiträge zur Kenntniss der Entstehung und Bedeutung des paranucleären Gebilde in den Pankreaszellen. Inaug. Dissert. Zürich. 1897.
21. *Heidenhain, M.* Plasma und Zelle. 1. Lief. Jena. 1907.
22. *Henneguy, L.* Leçons sur la cellule. Paris. 1896.
23. *Hoven, H.* Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécretion. Anat. Anz., Bd. 37. 1910.



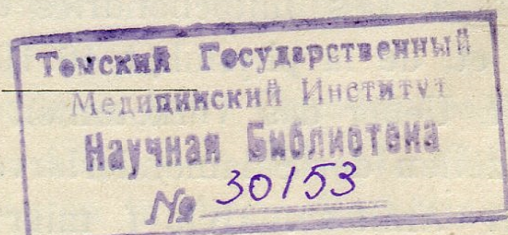
24. *Hoven, H.* Du rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de sécrétion de la glande mammaire. *Anat. Anz.*, Bd. 39. 1911.
25. *Карповъ, Вл.* Къ вопросу о побочныхъ ядрахъ и амитозѣ. *Рус арх. патологiи*, т. 2. 1896.
26. *Колосовъ, А.* Zur Anatomie und Physiologie der Drüsenepithelzellen. *Anat. Anz.*, Bd. 21. 1902.
27. *Krause R.* Zur Histologie der Speicheldrüsen des Igels. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 45. 1895.
28. *Laquesse, E.* Sur l'histogenese du pancreas: la cellule pancréatique. *Compt. rend. d. l. soc. d. biolog.*, An. 45. 1893.
29. *Laquesse, E.* Structure et developement du pancreas d'après les travaux récents. *Journ. d. l'anat. et d. phys.* 1894.
30. *Laquesse E.* Origine du zymogene. *Comt. rend. d. l. soc. d. biolog.* 1899.
31. *Laquesse E.* Corpuscules paranucléaires (parasomes), filaments basaux et zymogène dans les cellules sécrétantes (pancreas sous-maxillaire). *Volumen jubilaire du Cinquantenaire de la société de biologie.* Paris. 1889.
- \*32. *Laquesse E.* Revue générale d'histologie par *Renaut* et *Regau*. Fasc. 4. Le pancreas. Lyon-Paris. 1905.
- \*33. *Laquesse E.* Ergastoplasme et chondriome dans les cellules sécrétantes séreuses. *Bibliogr. anat.*, t. 21. 1911.
34. *Levi, G.* I condriosomi nelle cellule sercerenti. *Anat. Anz.* Bd. 42. 1911.
- \*35. *Macallum, A.* Contributions to the morphology and physiology of the cell. *Transac. of Canad. Institute.* 1891.
36. *Максумовъ, А.* Beiträge zur Histologie und Physiologie der Speicheldrüsen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 58. 1901.
- \*37. *Mathews, A.* The changes in structure of the Pancreas-Cell. A consideration of some aspects of cell metabolism. *Journ. of Morphol.*, v. 15. 1899.
38. *Meves, Fr.* Ueber Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. *Anat. Anz.*, Bd. 31. 1907.
39. *Meves Fr.* Die Chondriokonten in ihrem Verhältniss zur Füllarmasse *Flemmings*. *Anat. Anz.*, Bd. 31. 1907.
40. *Meves Fr.* Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. *Cytologische Studien am Hühnerembryo.* *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 72. 1908.



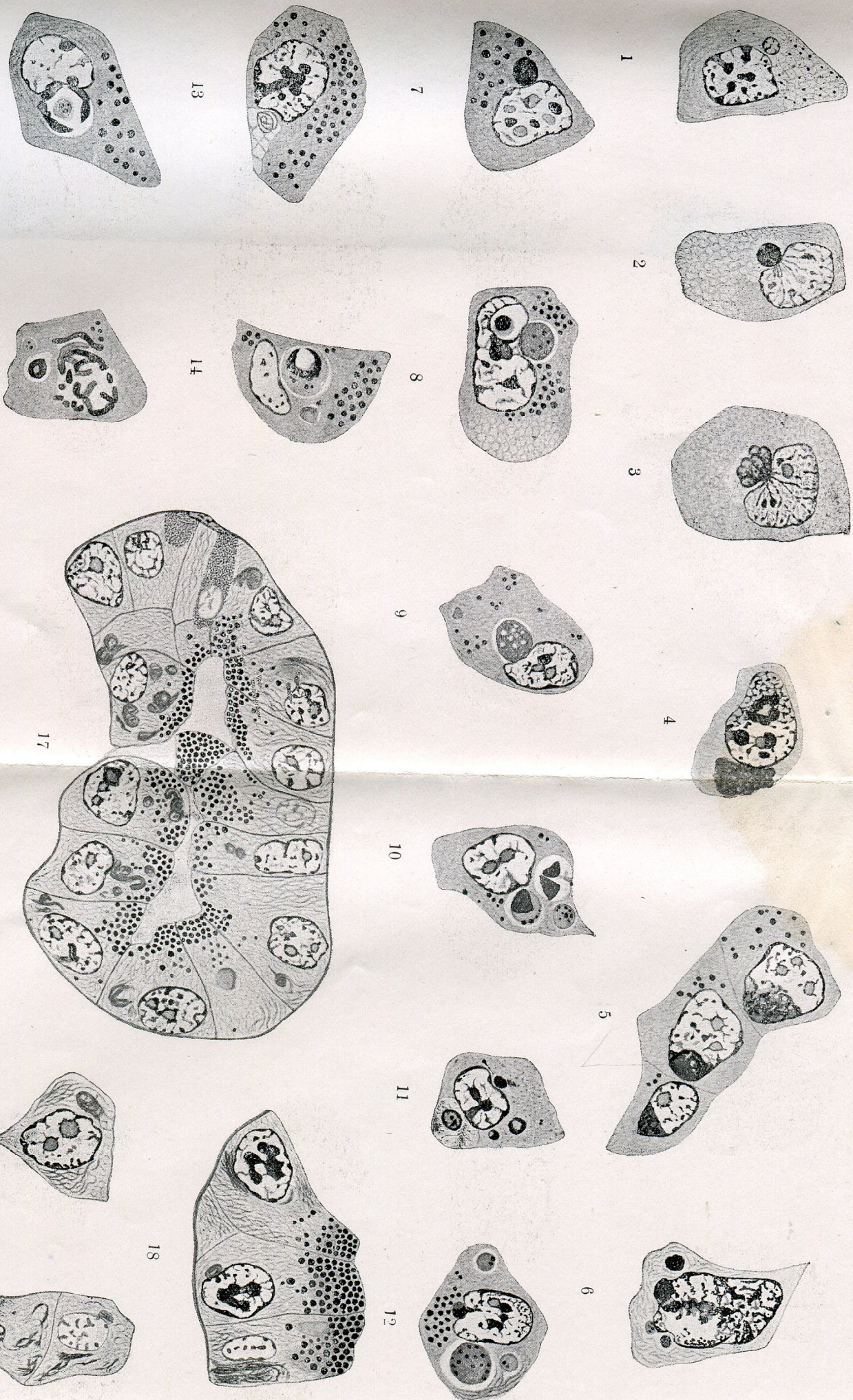
41. *Meves Fr.* Zur Einigung zwischen Faden- oder Granulalehre des Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75. 1910.
42. *Meves Fr.* Ueber Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. Anat. Anz., Bd. 36. 1910.
43. *Meves, Fr.* Ueber die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala* Arch. . mikr. Anat., Bd. 76. 1911.
44. *Michaelis, L.* Die vitale Färbung, eine Darstellungsmethode der Zellgranula. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 55. 1900.
45. *Mucnascskiÿ, H.* Ueber das Chondriom der Pankreaszellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81. 1913
46. *Mouret, M.* Les modifications subies par la cellule pancreatique pendant la sécretion. Compt. rend. d. l. soc. d. biol. 1894.
47. *Mouret, M.* Contribution à l'étude des cellules glandulaires (Pancréas). Journ. d. l'anat. et physiol., t. 31 1895.
48. *Nikolaïdes, R.* und *Melissinos, C.* Untersuchungen über einige intra- und extranucleare Gebilde im Pankreas der Säugetiere auf ihre Beziehung zu der Sekretion. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1890.
49. *Nussbaum, M.* Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. 4 Mittl. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21. 1882.
50. *Ogata, Masanori.* Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Sekretion. Arch. f. Anat. u. Physiol. Phys. Abt. 1883.
51. *Flatner, G.* Beiträge zur Kenntniss der Zelle. IV. Entstehung und Bedeutung der Nebenkerne im Pankreas, ein Beitrag zur Lehre der Sekretion. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 33. 1889.
52. *Prenant, A.* Sur le protoplasma supérieur (archiplasme, kinoplasme, ergastoplasme). Etude critique. Journ. de l'anat. et d. l. physiol., t. 35. 1898—9.
53. *Prenant, A.* Les mitochondries et l'ergastoplasme. Journ. de l'anat. et. de la physiol., t. 46. 1910.
54. *Rabl, H.* Ueber das Vorkommen von Nebenkernen in den Gewebzellen der Salamanderlarven, ein Beitrag zur Lehre von der Amitose. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45. 1895.
55. *Regaut, Cl.* et *Mawas J.* Ergastoplasme et mitochondries dans les cellules de la glande sousmaxillaire de l'homme. Compt. rend. d. l. soc. d. biolog. 1909.
56. *Retterer, Ed.* et *Lelievre, Aug.* Structure de la cellule pancreatique de quelques mammifères. Comt. rend. d. l. soc. d. biol., t. 14. 1913.



57. *Retzius, G.* Was sind die Plastosomen? Arch. f. mikr. Anat., Bd. 84. 1914.
58. *Самсоновъ Н.* Ueber die Beziehungen der Filarmasse *Flemmings* zu den Fäden und Körnern *Altmanns* nach Beobachtungen an Knorpel-, Bindegewebs- und Epidermiszellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75. 1910
59. *Смирновъ, А.* Къ вопросу о такъ называемыхъ побочныхъ ядрахъ. Труды Томск. Общ. естеств. и врачей за 1897 г.
60. *Часовниковъ, С.* О строении и функциональныхъ измѣненіяхъ клѣтокъ поджелудочной железы. Диссерт. Варшава. 1900 и Варшав. Унив. Извѣстія за 1899—900 г.
61. *Часовниковъ, С.* Zur Frage über die Centrosomen, Sphären und achromatischen Figuren der Zellen. Anat. Heft., Bd. 45. 1911.
62. *Schultze, O.* Ueber die Genese der Granula in den Drüsenzellen. Anat. Anz., Bd. 38. 1911.
63. *Штейнгаузъ, Ю.* Les metamorphoses et la gemmation indirecte des noyaux dans l'épithélium intestinal de la Salamandra maculosa. Arch. d. physiol. normal., t. 2. 1888.
64. *Штейнгаузъ, Ю.* Ueber parasitäre Einschlüsse in den Pankreaszellen. Beitr. zur path. Anat. u. allg. Pathol, Bd. 7. 1890.
65. *Ver Eecke, A.* Modifications de la cellule pancreatique pendant l'activité sécrétoire. Arch. d. biolog., t. 13. 1893.
66. *Vigier, P.* Sur l'origine des parosomes ou pyrénosomes dans les cellules de la glande digestive de l'Écrevisse. Compt rend. Acad. scien. Paris, t. 132. 1901.
67. *Vejdowsky und Mrazek.* Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung. Nach Untersuchungen an Rhynchelmisei. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 63. 1903.



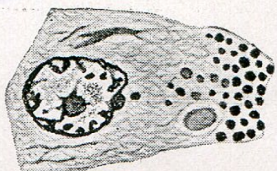




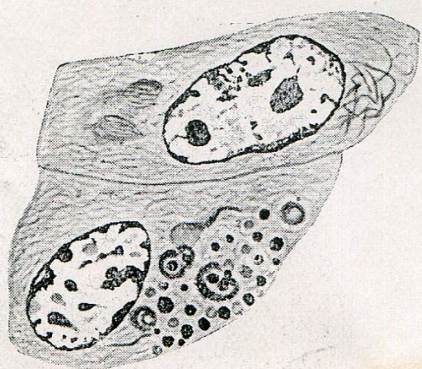




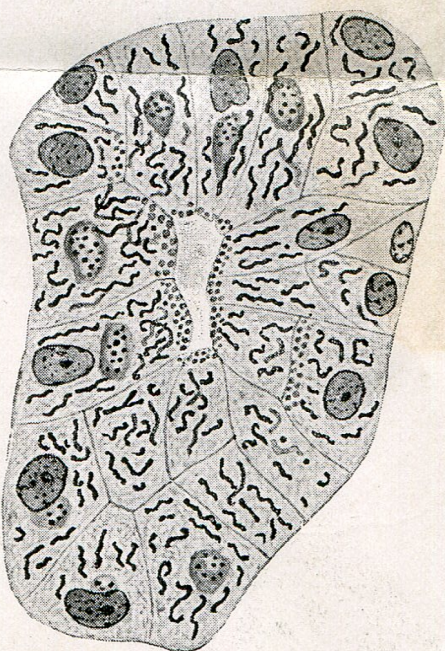
21



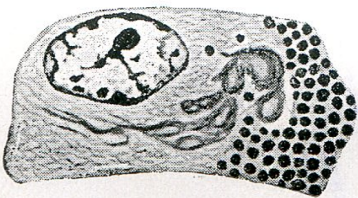
22



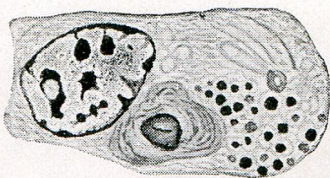
24



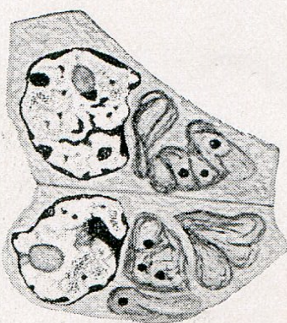
28



23



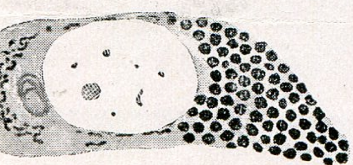
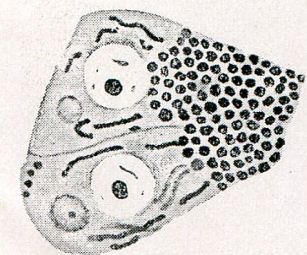
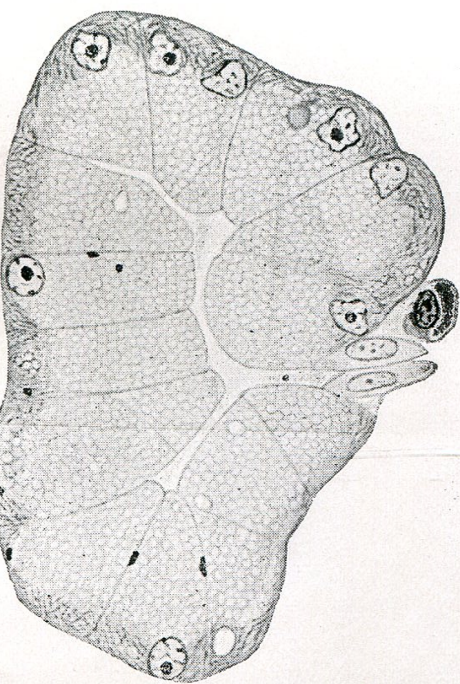
25



26



29





85074

Научно-учебная  
БИБЛИОТЕКА  
Томского Государствен-  
ного университета