

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к французскому изданию.	6
Предисловие к русскому изданию.	7
Об авторе книги	10

Том I

Глава I. Общие вопросы.	25
Глава III. Нервная клетка. Ее размер, ее общая морфология	46
Глава IV. Связи и сравнительная морфология нервной клетки	62
Глава V. Физиологические выводы, следующие из морфологии и связей нейронов	105
Глава VI. Структура нервной клетки	154
Глава VII. Изменения структуры и формы нервной клетки в нормальном и патологическом состоянии. Физиологические выводы, сделанные на основании этих изменений	216
Глава VIII. Нейроглия	238
Глава XX. Сравнительная анатомия спинного мозга	263
Глава XXI. Гистогенез спинного мозга и спинномозговых ганглиев*	301

Том II

Глава I. Мозжечок. Структура коры мозжечка.	361
Глава XV. Зрительный аппарат. Сетчатка, или рецепторный аппарат зрительного возбуждения	397
Глава XXIV. Структура коры больших полушарий мозга в целом.	431
Глава XXVIII. Обонятельный аппарат. Обонятельная луковица, или обонятельный центр первого порядка	522
Глава XXXI. Обонятельные ядра четвертого порядка. Аммонов рог и структура в виде орнамента	553
Глава XXXIV. Сравнительная структура коры больших полушарий	585
Глава XXXV. Гистогенез коры больших полушарий.	612
Глава XXXVI. Анатомические и физиологические рассуждения о мозге . .	631
Приложение.	662

ПРЕДИСЛОВИЕ К ФРАНЦУЗСКОМУ ИЗДАНИЮ

С тех пор как стала выходить в свет «Textura del sistema nervioso del hombre y vertebrados» прошло почти двенадцать лет. За это время созданы новые методы, важнейшими из которых, без сомнения, являются нейрофибриллярные процедуры; многочисленные работы выполнены либо самим автором, либо его сотрудниками, в частности Тельо и Ильерой, либо гистологами других стран. Возникли громкие теории. Все это значительное продвижение наложило на автора обязанность пересмотреть свой труд и исправить его.

В связи с этим были переработаны многие главы, в том числе касающиеся межклеточных связей, строения нервной клетки, строения спинномозговых ганглиев, периферических окончаний, нейрогенеза, строения мозжечка и др.

Эти изменения, чаще всего заканчивавшиеся дополнениями, в свою очередь, привели к значительному увеличению числа рисунков, большая часть которых благодаря любезности издателя была напечатана в цвете.

Хотя содержание исходной работы таким образом значительно улучшилось, ее практическая польза оказалась не меньшей.

Заголовки, предназначенные либо для краткого изложения соседнего текста, либо, чаще, для быстрого ознакомления с произведением, были добавлены переводчиком.

Благодаря его стараниям очень подробные оглавления со ссылками на страницы каждой статьи заменили таблицы с кратким изложением глав; наконец, также составленная им алфавитная таблица завершит книгу в конце второго тома.

Нам осталось сказать о самом переводе. Он был выполнен с соблюдением испанского текста настолько точно, насколько это позволяют требования французского языка и трудности, связанные с описанием мельчайших деталей гистологии.

Однако во французском издании первые пять глав с общими положениями были представлены несколько иначе, как и ряд других отрывков, которые нам кажется бесполезным уточнять, поскольку, как и некоторые мелкие дополнения, принятые автором, они никоим образом не повлияли на личностный характер и единство произведения.

*С. Рамон-и-Кахаль и Л. Азулай
Мадрид и Париж, 1 января 1909 г.*

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Имя С. Рамон-и-Кахаля (1852—1934) рядом с его основной книгой «Гистология нервной системы человека и позвоночных» приобрело в науке почти мифологическое значение. Для русскоязычной аудитории оставалось как бы немного: увидеть и прочесть эту классику на родном языке. Однако шли годы, а всемирно известный ученый так и оставался неизданным в русском переводе (правда, в последнее время произошли подвижки с изданием его научно-популярных произведений).

И вот спустя 100 лет мечта многих отечественных специалистов сбылась: главный труд Кахаля издан. Что интересно — инициаторы данного перевода, представители Казанской нейрогистологической школы, терпеливо, не афишируя свои занятия, работали над ним в течение почти полувека.

Издание русского перевода главного труда С. Рамон-и-Кахаля «Гистология нервной системы человека и позвоночных» было давней мечтой казанских гистологов. Вообще-то на кафедре гистологии постоянно поддерживается беспрецедентный культ личности и дел этого великого испанского ученого. Имя Кахаля было предметом бесконечного рационального признания и эмоционального восхищения: хранились его работы с автографами, присланные из Испании, делались портреты, подбирались раритеты, поддерживались устные и письменные предания о контактах сотрудников кафедры с ним и т.д.

Постепенно на кафедре стала вызревать идея о желательности подготовки перевода кахалевской энциклопедии. В итоге благодаря настоятельным советам и инициативе профессора Э.Г. Улумбекова, который, к нашему большому сожалению, не дождал до появления данной книги в печати, группа энтузиастов взялась за это нелегкое дело. Для перевода на русский язык использовались французские тексты изданий 1909—1911 гг. и 1952—1955 гг. (их структура идентична: нумерация и содержание глав и т.д.).

В черновом виде материалы начали формироваться лет 25 назад, а в последнее пятилетие были предприняты целенаправленные меры по чистой доводке текста и иллюстраций. В результате на базе объемистого почти 2000-страничного двухтомника был сформирован солидный том, состоящий из избранных глав и включивший в себя наиболее значимые оригинальные достижения Кахаля, которые заложили основы современной микроскопической анатомии мозга и нервной системы в целом, стали классическими и вошли

в руководства и учебники. При этом были подобраны актуальные главы, не потерявшие исторической и содержательной ценности для новых поколений научных работников, изучающих строение и функцию мозга.

В чем привлекательность данного труда Кахаля? Во-первых, его непревзойденные, выразительные рисунки. Во-вторых, безукоризненный стиль, ритмическая проза и достоверность его собственных фактов. В-третьих, энциклопедизм произведения, полнота информации о предшественниках в области общей и частной нейрогистологии.

Есть еще немаловажный факт: печатание данной книги ликвидирует пробел в отечественной науке — отсутствие на русском языке фундаментального труда, уже давно широко известного во всем мире, преимущественно во франкоязычных, испаноязычных и англоязычных странах.

Рассматриваемый оригинальный труд состоит из двух томов на французском языке около 1000 страниц каждый. Идеально было бы скопировать его в виде полного академического перевода. Но тогда могла бы произойти парадоксальная вещь: формальный выпуск огромной книги делает ее малодоступной для чтения с последующим невостребованным стоянием на полке.

Издатели пошли по иному пути: перевести и объединить наиболее ценные главы этого произведения, в которых отражены значимые, впервые открытые автором факты по структурной организации нервной системы, причем ранжированные в исторической перспективе и в авторском изложении самого познающего природу исследователя. То есть, по сути была осуществлена подлинная историческая реконструкция ключевых открытий в нейрогистологии XIX–XX вв. Включение в оборот не омертвленных фактов, а реальных, ныне действующих механизмов приблизит Кахаля к сегодняшнему времени и повысит интерес к его творчеству и личности.

Структура переводной книги скомпонована из отдельных избранных глав по актуальным темам, выстроенных в историческом и дидактическом аспекте и закрепленных в соответствующем томе: том I — 9 глав, том II — 8 глав с обстоятельно описанными базовыми нейрогистологическими фактами, богато иллюстрированными филигранными полноформатными картинками опытного рисовальщика Кахаля. Все это собрано в отдельную книгу, могущую служить научным и учебным пособием. Пересказывать содержание этих базовых материалов излишне: они самодостаточны и предназначены для углубленного чтения.

Ясно, что такое издание снабжено необходимым справочным материалом автора и редакторов, инкрустированным в структуру книги по ходу преподнесения материала. Текст книги содержит авторские примечания по отдельным главам в виде надстрочных ссылок арабскими цифрами и соответствующего подстрочного пояснительного текста. Краткие замечания редакторов даны в процессе авторского изложения в квадратных скобках с целью не нарушать плавность и доступность изложения. Более подробные редакторские замечания обозначены звездочкой в основном тексте и помещены подстрочно на соответствующих страницах. Упомянутые в процессе повествования, но отсутствующие рисунки приведены после авторского текста в приложении. Учитывая использование избранных глав объемистого произведения, сохранены оригинальные нумерация и подписи к рисункам, равно как и отсылочные ре-

марки автора об исходной конструкции французского текста. Следует отметить, что при описании нейроанатомии Кахаль иногда прибегает к повторному использованию отдельных, наиболее характерных иллюстраций, подтверждающих его открытия в данной области. Такой порядок сохранен в настоящем переводном издании как оригинальный авторский принцип.

Базовый текст перевода классической книги предваряется рубрикой «Об авторе книги», включающей в себя дополнительный материал, который поможет любому читателю проникнуть в обстоятельства жизни Кахаль и получить необходимые общие сведения о научном вкладе этого ученого, его всемирной прижизненной и посмертной славе. К ним, на наш взгляд, относится краткая биография автора, его оригинальные афоризмы и другие факты, которые дадут возможность лучше понять личность и дела испанского гения.

Надеемся, что такая полезная инициатива с изданием классики найдет поддержку у современных читателей, а сама книга обретет новую жизнь на языке Пушкина, Толстого, Павлова и будет способствовать вхождению в науку ее истинных почитателей из среды наших соотечественников.

*В.С. Воробьев, Р.Р. Исламов
Москва, Казань, 1 января 2025 г.*

ГЛАВА III

НЕРВНАЯ КЛЕТКА. ЕЕ РАЗМЕР, ЕЕ ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ

Любой нервный орган, какой бы сложный он ни был, является устройством, возникающим при тесном перемешивании двух видов материалов — нервной клетки, снабженной отростком, проводящим волокном, или нервной трубкой [аксоном], и нейроглиальной клетки. Таким образом, изучение общей гистологии нервной системы означает изучение этих двух элементов самих по себе, их анатомических свойств, размеров, формы, структуры и физиологических последствий, которые из них вытекают.

Мы начнем с главного элемента нервной системы, с нервной клетки, или нейрона, как назвал ее Вальдейер.

Размер нервной клетки

Большая вариабельность размера нервной клетки. По размеру нервная клетка заметно отличается от клеток других тканей: он относительно большой. Ее тело, не считая отростков, может действительно достигать 70 мкм и даже больше. Так бывает в случае крупных моторных клеток спинного мозга быка и еще более объемистых клеток электрической доли мозга электрического ската. Все нервные клетки, однако, не достигают этих размеров. Встречаются даже очень маленькие размеры: клетки-зерна мозжечка и клетки гранулярного слоя обонятельной луковицы, по своему размеру колеблющиеся между 6 и 8 мкм, являются для нас примером.

Общие причины этой вариабельности. Случайны ли эти неравенства? Сравнительное исследование клеток, принадлежащих к сходным областям идентичных органов у различных животных, показывает, что это совсем не так. Из этого исследования, даже ограниченного позвоночными, следует, что в общем у них объем нервной клетки уменьшается по мере того, как идут от высших к низшим.

Два фактора кажутся, на первый взгляд, управляющими этим уменьшением. Это — малый размер животного и степень морфологической простоты клетки.

Между тем вовсе нет строгого параллелизма между причинами и следствием. Малый размер животного не влечет за собой точно пропорционального уменьшения клетки, а морфологическое упрощение не всегда сопровождается уменьшением такой же степени. Что бы ни было, это уменьшение происходит под таким двойным влиянием, и клетка может, по крайней мере в определенных пределах, приспосабливаться к общему объемному уменьшению цереброспинальной оси, не повреждая ни структуры последней, ни психических способностей животного. Так, головной мозг рыб, амфибий, рептилий далек от простоты, которую позволил бы предположить его малый размер. Головной мозг кролика, морской свинки и крысы, несмотря на различия в размерах, представляет только незначительные умственные и структурные различия.

Вмешиваются ли еще другие факторы в этот вопрос о размере клетки? Думали о природе физиологической активности, о физиологизме. В действительности ее нельзя принимать во внимание. Если моторные клетки обычно объемистые, то бывают и маленькие; и кроме того, они вовсе не обладают единственной привилегией иметь большие размеры, потому что чувствительные клетки спинномозговых ганглиев и множество ганглиозных клеток сетчатки фигурируют в числе элементов с крупными размерами.

Еще думали, и Pierret считал так же, о корреляции между величиной клеток и длиной осевого цилиндра, или аксона. Поверхностное рассмотрение, казалось бы, сначала склоняло к утвердительному ответу. В самом деле, не знаем ли мы, что моторные клетки шейного и поясничного утолщений спинного мозга — клетки, осевой цилиндр которых должен следовать на большую часть длины конечностей, обладают большими размерами, чем моторные клетки дорсальных отделов спинного мозга?

Но углубим вопрос — проникнем в другие области нервной системы. В сетчатке возле мелких ганглиозных клеток мы повстречали бы другие гигантского размера и совсем рядом с карликовыми спонгиобластами [амакриновые клетки] располагались бы другие огромные спонгиобласты. Их главный отросток — их осевой цилиндр. Является ли он поэтому различным, более коротким или более длинным? Нисколько. Но более того: в мозжечке находят клетки типа Гольджи, осевой цилиндр которых чрезвычайно короток. Так вот! Эти клетки гораздо объемистее, чем другие, аксон которых идет очень далеко. Исследуем с этой точки зрения еще несколько типов из ряда животных. У рыб и амфибий, даже у тех, которые находятся в эмбриональном состоянии и имеют небольшой размер, существует клетка, нервная трубка [аксон] которой — нервный отросток Маутнера, громадных размеров, несравненно больших, чем у множества аналогичных элементов более крупных позвоночных. Даже у беспозвоночных, несмотря на сжатость расстояний и, следовательно, короткие осевые цилиндры, клетки часто достигают колоссальных размеров. Но достаточно ли всех этих исключений, чтобы перетянуть на весах принцип Pierret и опрокинуть всю его ценность?

Связь между толщиной осевого цилиндра и размером нервной клетки. На наш взгляд, именно диаметр осевого цилиндра и особенно число и толщина его

концевых и коллатеральных ветвей нужно связывать с размером клетки. Поищем некоторые примеры: моторные клетки спинного мозга, гигантские клетки электрической доли мозга электрического ската, клетки типа Гольджи в мозжечке, крупные горизонтальные клетки сетчатки являются элементами внушительного размера; их осевой цилиндр обильно ветвится и в этом месте вступает в связь с множеством элементов. Клетки-зерна мозжечка, биполярные клетки сетчатки, зерна зубчатой фасции и т.д., напротив, представляют собой карликовые нейроны: их аксон как раз замечателен редкостью ветвлений. В итоге. Размеры клеточного тела примерно пропорциональны числу ветвлений аксона и числу элементов, с которыми они контактируют.

Но эти размеры не должны превышать определенный предел — это закон, который справедлив как для нервной клетки, так и для других тканей. Что касается определения этого предела, то он связан с количеством протоплазмы, необходимой для поддержания жизнеспособности клетки, то есть с количеством, необходимым для ее питательного обмена и дыхания. Чрезмерная величина вместе с отсутствием каких-либо разветвлений на самом деле сделала бы почти невозможным, как на это указал Bullot¹, быстрое проникновение кислорода и ассимилируемых веществ в протоплазму. Она стала бы сразу почти непреодолимым препятствием для быстрого выведения углекислоты и продуктов распада. И следствием этого является то, что обмен питательных веществ должен быть гораздо более активным в мелких клетках, например, в зернах, чем в крупных клетках, таких как двигательные клетки спинного мозга.

Морфология нервной клетки

Нейроны представляют собой аппараты, генерирующие и проводящие нервное возбуждение. Вот основной факт. Морфология этих элементов, естественно, должна приспособливаться к этим двум функциям. Кроме тела, завода по производству и трансформации этого возбуждения, они также обладают отростками, истинными проводящими волокнами, связывающими прямо или опосредованно чувствительные поверхности организма, кожу и органы чувств, рецепторы колебаний окружающего мира, с реагирующими органами движения и секреции, — мышцами и железами. Форма клетки как выражение этих связей, следовательно, является одним из самых важных ее атрибутов. Разумеется, вовсе не следует доходить до того, чтобы требовать от формы, что она раскроет нам сущность нервного возбуждения. Но это уже заметная помощь, которую она оказывает нам, — повести нас в центры, вдоль путей, по которым следует это возбуждение, и показать нам механизм его перехода от одного нервного элемента к другому нервному элементу.

Отношение между числом связей одного нейрона и сложностью его формы. В логическом ряду фактов имеется еще один: то, что определенному числу связей, установленных между нейронами, соответствует пропорциональное число отростков или проводников, отходящих от этих нейронов. Поэтому со-

1. Bullot. Sur le volume des cellules. Bulletin de la Société royale des sciences médicales. Séances du 1^{er} février 1897, Bruxelles.

всем не безрассудно сформулировать это *a priori*: у позвоночных, у которых связи в сером веществе достигают максимума, форма нейронов продвигается до более высокой степени сложности, чем у беспозвоночных, сравнительно бедных нервными связями.

Как раз оказывается, что сравнительная гистология преобразует это *a priori* в неоспоримый факт. Действительно, от беспозвоночных к млекопитающим и человеку существует морфологическая градация нейронов: на нижней ступени — униполярная клетка, на верхней — мультиполярная клетка. Но отбросим на мгновение эту эволюцию. Окинем взглядом ансамбль нервных клеток, рассматривая их только с точки зрения формы. Мы увидим тогда, что они распределяются на три группы: группа униполярных клеток, группа биполярных клеток и группа мультиполярных клеток.

Классификация нейронов по числу их отростков. Первые нейроны — *униполярные*, располагают, как ясно из названия, только одним отростком. Последний иногда распадается на пышные разветвления: амакриновые клетки сетчатки являются образцом этого. Иногда также он разделяется надвое, и два волокна, возникшие вследствие этой бифуркации, расходятся в противоположные стороны: пример — чувствительные клетки спинномозговых ганглиев.

Два отростка, отходящих от двух противоположных полюсов, один — обычно более объемистый, идущий к чувствительной поверхности, другой — более тонкий, проникающий в глубокие области и достигающий иногда непосредственно нервной оси, характеризуют *биполярную* клетку. Таковыми являются клетки обонятельной слизистой оболочки, биполяры сетчатки, клетки спирального ганглия улитки, чувствительные клетки рыб, беспозвоночных.

Что касается *мультиполярной* клетки, типа большинства клеток, составляющих спинной мозг, симпатический ствол, то название ему дано из-за множества отростков — трех, четырех и более, обычно разветвленных и всегда свободно заканчивающихся.

Можно ли добиться более естественной классификации многочисленных видов нейронов? Тогда надо обратиться не только к форме клетки и числу ее отростков, но еще и к структуре, длине, способу ветвления, типу связи и, следовательно, нервной функции этих отростков.

В самом деле, эти черты настолько отчетливые, что, обратившись к ним, можно распознать как с анатомической точки зрения, что показал раньше Дейтерс, так и с физиологической точки зрения, что выявлено нами сегодня, два вида хорошо выделяющихся отростков:

- 1) один — тонкий, гладкий и часто покрытый на большей части своего хода миелиновой оболочкой, которая преобразует его в нервную трубку [аксон]; он, кроме того, отдает коллатеральные ветви, обычно под прямым углом; он заканчивается иногда на огромном расстоянии, не теряя своей индивидуальности; он передает нервное возбуждение к своему конечному разветвлению; он *целлюлифугален*, по выражению ван Гехухтена. Этот отросток и есть нервный отросток Герлаха², осевой цилиндр Дей-

2. Gerlach. Von dem Rückenmark, in Stricker's Handbuch, 1871.

терса³, невраксон и аксон Келликера⁴ и Леношшека⁵, главный отросток Каллиуса⁶;

- 2) другие — толстые, с неровными контурами, делящиеся под острым углом и заканчивающиеся недалеко от тела клетки, из которой они происходят, в виде моховидных терминалей; они проводят нервное возбуждение к клетке или точнее, как мы это увидим позже, к месту происхождения аксона; они — *целлюлипетальны* или лучше — *аксипетальны*: их называют *протоплазматическими*, или *дендритическими*, отростками, согласно наименованию Гиса⁷.

Классификация нейронов по анатомическому и физиологическому характеру отростков. Применим эти отличительные анатомические и физиологические черты к нейронам, чтобы составить более естественную и более полную классификацию. Вот таблица, к которой мы приходим.

№	Класс	Подкласс	Типы
1	Клетки, снабженные исключительно нервными отростками, или целлюлифугальными отростками	Клетки со сравнительно короткими отростками	Амакриновые клетки сетчатки. Зерна обонятельной луковицы
		Клетки с длинными отростками	Интерстициальные клетки желез и симпатические клетки кишечника
		Клетки, снабженные длинным миелинизированным отростком	Униполярные клетки верхнего жевательного ядра [моторного ядра тройничного нерва]
2	Клетки, снабженные рецепторными, или целлюлипетальными, отростками и аксоном, или соматофугальным отростком	Чувствительные клетки, то есть снабженные одним рецепторным отростком и одним аксоном	Биполяры обонятельные, сетчатки, спирального ганглия улитки, ганглия Скарпа и спинномозговых ганглиев

3. Deiters O. Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugethiere. Braunschweig, 1865.

4. Kölliker A. Handbuch der Gewebelehre, 6 Aufl. 1889.

5. Lenhossék V. Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen, etc. Berlin, 1895.

6. Kallius. Untersuchungen über die Netzhaut der Säugethiere. Merkel u. Bonnel's Anatomische Hefte, 1894.

7. His. Ueber den Aufbau unseres Nervensystems. Berl. Klin. Wochenschr., n° 40 et 41, 1893.

Окончание табл.

№	Класс	Подкласс	Типы
		Клетки, снабженные несколькими рецепторными отростками и одним длинным осевым цилиндром	Клетки моторные, симпатические, ассоциативные и проекционные в центрах
		Клетки, снабженные несколькими протоплазматическими отростками и одним коротким осевым цилиндром	Клетки Гольджи мозжечка, головного мозга и т.д.
		Клетки, снабженные несколькими дендритическими отростками и одним длинным аксоном, который делится и продолжается в виде нескольких нервных волокон в белое вещество	Клетки с осевым цилиндром в виде «Т» в мозжечке и спинном мозге, клетки со сложным аксоном

Эта чисто морфологическая классификация, несомненно, уступает той, которую можно было бы создать на основе функции, возложенной на каждую клетку. Нейроны, которые играют одну и ту же роль, действительно принимают различные формы по мере снижения в филогенетическом ряду. К сожалению, мы совсем ничего не знаем о функции большого числа клеток. Поэтому мы обязаны прибегать исключительно к их внешнему виду.

Детальное рассмотрение классификации. Что бы ни было, рассмотрим детально классификацию, которую мы только что изложили.

А. Клетки, снабженные только целлюлифугальными нервными отростками [осевыми цилиндрами, аксонами]. Наиболее ясными примерами этих клеток, лишенных протоплазматических, или аксипетальных, отростков [дендритов], являются спонгиобласты сетчатки, зерна обонятельной луковицы, некоторые симпатические клетки кишечника и желез и клеточные элементы, дающие начало верхнему, или моторному корешку тройничного нерва.

Спонгиобласты сетчатки, которые мы назвали амакриновыми клетками, имеют различную форму. Одни униполярны и из одного их полюса возникает нисходящий ствол, разветвляющийся на уровне внутренней плексиморфной зоны. У других имеется мультиполярность, но мультиполярность мнимая, обусловленная тем, что концевое разветвление начинается без всякого посредничества от самого тела клетки. Что касается вида этих концевых разветвлений, он то с тонкими и удлинненными нитями, то с толстыми, короткими и изогнутыми проводниками. Но эти нюансы совсем не маскируют характера этих разветвлений, который остается всегда одним и тем же. Не зная их связей, было бы трудно высказаться о природе этих отростков; но если известно, что тело клетки, из которой они происходят, окружено центрифугальными волокнами сетчатки и что оно получает от них возбуждение, то можно, не колеблясь, приписать этим отросткам функции целлюлифугального проведения, осевоцилиндрическую природу.

Другой пример клеток, по-видимому, лишенных аксипетальных отростков, представят нам нейроны интерстициальной ткани желез и нейроны в гладких мышцах.

Если исследовать распластаный тангенциальный срез кишечника, окрашенный метиленовым синим по Эрлиху, то можно заметить то тут, то там в петлях, не содержащих ганглиев ауэрбахова сплетения, веретеновидные, треугольные или звездчатые клетки, посылающие тонкие варикозные отростки, которые внедряются и извиваются между мышечными пучками, чтобы закончиться, по всей видимости, на какой-либо клетке или волокне. У этих клеток также нельзя определить тип отростков. Впервые обнаруженные нами в кишечнике и поджелудочной железе, эти клетки были снова найдены в железах Э. Миллером и в ауэрбаховом сплетении кишечной трубки А.С. Догелем⁸, который дал им название клетки Кахаля; их также наблюдал Лавилья⁹ (рис. 5).

Клетки-зерна обонятельной луковицы, устроенные таким же образом, по-видимому, также относятся к этой категории.

Поразительный факт, обнаруженный у всех этих клеток, снабженных одним типом отростков: это, несмотря на нервную природу этих отростков, полное отсутствие миелиновой оболочки вокруг них. Однако есть исключение — это грушевидные униполярные клетки, открытые Гольджи в мозгу млекопитающих и выявленные в моторном ядре, порождающем нисходящий корешок тройничного нерва, Келликером, Люгаро и нами. В этих клетках (рис. 6) отросток, к тому же, единственный, становится истинным аксоном, который имеет миелиновую оболочку; он, кроме того, отдает по своему ходу обширные коллатерали к главному моторному ядру, где они разветвляются.

Б. Клетки с двумя видами отростков. В нашей таблице видно, что множество этих клеток делится на четыре группы; мы можем здесь для большей простоты принять их только за две. Первая, группа *чувствительных клеток*, будет включать в себя все клетки, снабженные одним осевоцилиндрическим отростком и одним протоплазматическим отростком; она соответствует первой части таблицы. Вторая — группа мультиполярных *клеток cerebro-спинальной оси*, будет содержать в себе все клеточные элементы, также снабженные одним нервным отростком [аксоном], но, напротив, богатые дендритными отростками. Эта группа охватывает три последние части таблицы.

1. Чувствительная клетка, или нейрон, снабженный одним осевым цилиндром и одним протоплазматическим отростком [дендритом]. Появившись со своими основными чертами вместе с первыми наметками нервной ткани в ряду животных, этот нейрон представляет собой одну из лучше всего разграниченных категорий. Он размещается то в коже и слизистых оболочках, то в ганглиях, на расстоянии от нервной оси, и имеет тело, почти всегда веретеновидное, которое отдает от каждого из двух концов

8. Dogiel. Zur Frage über die Ganglien der Darmgeflechte bei den Säugethieren. Anatom. Anzeiger, n° 16, 1895.

9. Lavilla. Estructura de los ganglios intestinales. Rev. trimestr. micrográf., t. II et III, 1897 et 1898.

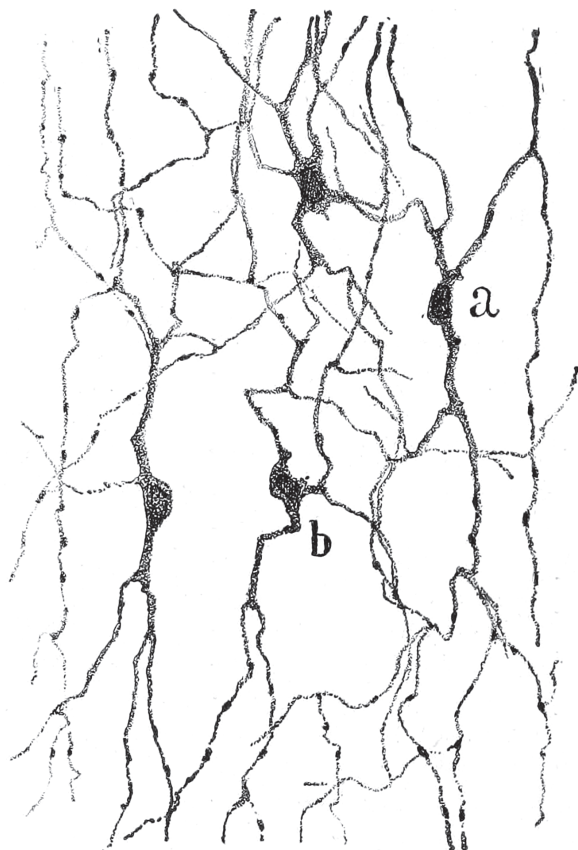


Рис. 5. Интерстициальная нервная клетка мышечной оболочки кишечника кошки. Метод Эрлиха—Бете: а — веретеновидная клетка; б — звездчатая клетка

по одному отростку: один — центральный, другой — периферический. Тот из отростков, который является периферическим, обычно направляется к эпителиальной поверхности, где он превращается в пучок маленьких концевых веточек. Тот, который расположен глубже, обычно более тонкий, следует, напротив, в нервные центры или к другим клеткам, расположенным глубже, внутри организма. Оба проводят нервное возбуждение, но различным образом. Единственные связи, осуществляемые каждым из них на своих концах, достаточны, чтобы показать этот факт и даже предположить о направлении тока. Периферический отросток, [находящийся] в связи с внешним миром, может только воспринимать колебания, которые вызывает этот мир, и передавать их к своему телу. Следовательно, это — целлюлипетальный отросток, протоплазматический отросток. Глубокий отросток — виадук, переброшенный между возбужденным клеточным телом и центральными нервными органами, еще инертными, — может только передавать эти возбуждения, трансформированные или нет, от одного [элемента] к другим. Это, стало быть, *целлюлифугальный* отросток, истинный осевой цилиндр (**рис. 7**).

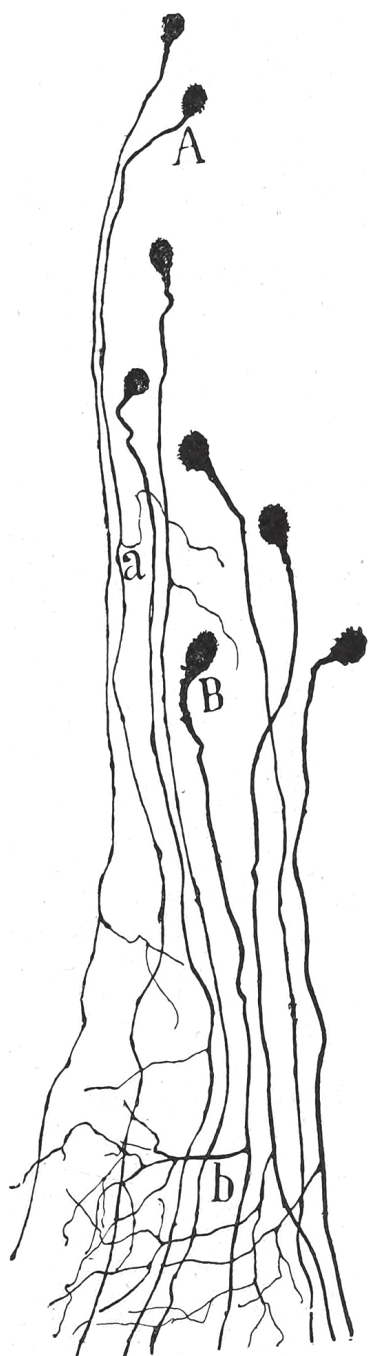


Рис. 6. Униполярные клетки верхнего моторного ядра нижнечелюстного нерва. Метод Гольджи

Иногда — и это встречается в случае биполярных клеток сетчатки и обонятельной слизистой оболочки позвоночных, равно как и чувствительных и сенсорных клеток беспозвоночных — периферический и центральный отростки лишены миелиновой оболочки. Однако в других случаях — так происходит в слуховых и вестибулярных биполярах спирального ганглия улитки и Скарпа и в клетках спинномозговых ганглиев — оба эти отростка имеют изолирующую муфту миелина. Следовательно, эта оболочка не является существенной постоянной чертой строения чувствительной клетки. Столько же можно говорить относительно места отхождения отростков на уровне клеточного тела. Форма с двумя противоположными полюсами, которую мы ему [телу] приписали, не обязательно является присущей каждой чувствительной клетке, и мы знаем, что клетки спинномозговых ганглиев, биполярные у некоторых рыб, становятся униполярными у амфибий, птиц, млекопитающих, оставаясь преиму-

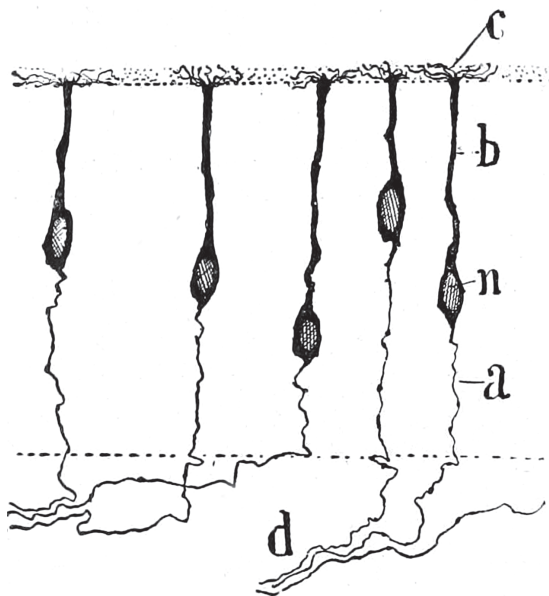


Рис. 7. Биполярные клетки обонятельной слизистой. Метод Гольджи: а — осевой цилиндр; б — периферический отросток; с — его свободные придатки; d — центральный отросток; n — ядро

щественно чувствительными клетками. Просто обусловленная трансформацией, на значении и физиологическом истолковании которой мы остановимся позднее, эта униполярность, впрочем, совсем не влияет ни на ход, ни на связи двух отростков: одного — периферического и другого — центрального, возникающих непосредственно из единого ствола чувствительной клетки высших позвоночных¹⁰.

Из всех особенностей, которые мы только что перечислили у чувствительного нейрона, одна, следовательно, является постоянной и истинно характерной, — это наличие двух проводящих отростков: одного — целлюлипетального [дендрита] и другого — целлюлифугального [аксона].

II. Мультиполярные клетки цереброспинальной оси, то есть снабженные осевым цилиндром и несколькими дендритными, или целлюлипетальными, отростками. Это наш второй тип клеток, обладающих двумя типами отростков. Он один создает основу почти всей ткани не только цереброспинальной оси, как указывает заглавие, но также и симпатических ганглиев; так он размножился.

Эта группа огромна. Клетки, которые входят в нее, хотя и однообразны по главным чертам их отростков, отличаются определенным числом вторичных характеристик. Мы позволим себе опустить их. Поэтому мы основываемся на расположении и признаках двух видов отростков.

а. Классификация мультиполярных клеток по характеру дендритов. Сначала рассмотрим протоплазматические отростки и их ориентацию. Вот к каким категориям мы приходим.

10. Идея о создании с помощью всех типов чувствительных и сенсорных клеток специальной группы нейронов, имеющей характерной чертой два отростка с нервной поляризацией, совершенно определенной, была выдвинута нами в статье, озаглавленной «Conexión general de los elementos nerviosos» и появившейся в 1889 г. в «*Medicina práctica*».

Для того чтобы униполярная клетка спинномозговых ганглиев могла бы войти в этот синтез и стать как с онтогенетической, так и филогенетической точки зрения гомологом обонятельных и слуховых биполярных клеток, мы предположили в этой работе, что ее периферический отросток имеет протоплазматическую природу.

Это сведение элементов, по виду несоответствующих, в одну группу было встречено Ретциусом с таким рвением, что он даже распространил его на чувствительную клетку беспозвоночных: он показал в то же самое время, что сенсорные клетки и чувствительные клетки отличаются только топографическим положением (Retzius, *Biologische Untersuchungen, Neue Folge*, Bd. IV, 1892). Фон Леношшек и ван Гехухтен, в свою очередь, один — благодаря своему замечательному открытию чувствительных клеток у червя, другой — своими соображениями о динамизме протоплазматических отростков, усилили основы этой теории, казавшейся, на первый взгляд, такой смелой. Не забудем в этом кратком историческом обзоре того, что мы обязаны важным исследованиям Гиса о гистогенезе ганглиев, исследованиям, подтвержденным нашими работами и таковыми Lachi, Леношшека, ван Гехухтена, Ретциуса и др. (His, *Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Marke*. Arch. f. Anat. u. Entwicklung, 1887). Именно они, показав первоначальную биполярность униполярных клеток спинномозговых ганглиев и сообщив нам, что всякий чувствительный нерв состоит из центральных отростков, выходящих из эксцентричных ганглиозных клеток и проникающих в продолговатый и спинной мозг, подготовили почву для этого важного учения.

1. *Звездчатые клетки.* Тело, от которого отходят по всем направлениям, отдельно друг от друга, делящиеся и подразделяющиеся дендритные отростки, с неровным контуром и часто покрытые тонкими шипиками. К ним относятся: моторные клетки, фуникулярные клетки спинного и продолговатого мозга, клетки симпатикуса и т.д. (см. рис. 11).
2. *Клетки с простой протоплазматической метелкой.* Объемистый и длинный дендритный отросток, возникающий с одной стороны клетки и расширяющийся к своему окончанию в молекулярном или поверхностном слое в виде букета фибрилл, сразу же напоминает о пирамидных клетках головного мозга и митральных клетках обонятельной луковицы, представляющих собой самые ясные примеры этой разновидности (рис. 8).

П. Рамон обнаружил их в другом месте, в зрительной доле рептилий и амфибий, у которых дендритная метелка с многочисленными нитями образует переплетения с нервными волокнами, приходящими из сетчатки. Ветви этой метелки короткие, извитые, варикозные, лишены шипиков и расположены в молекулярных концентрических слоях.
3. *Древовидные клетки, или клетки с двойной метелкой, отходящей от противоположных полюсов.* Настоящие деревья, эти клетки имеют корни, или нисходящие дендриты, откуда часто возникает аксон, ствол более или менее высокий, отходящий от верхушки клетки, и разветвление в виде большой дуги восходящих дендритов. Ветви и корни испещрены шелковистыми шипиками, как мохнатые гусеницы. Аммонов рог, особенно у мелких млекопитающих, сфеноидальная доля головного мозга в обонятельной области дают самые прекрасные примеры этого изящного вида (см. рис. 14). Они изобилуют также в зрительной доле птиц, рептилий, амфибий; но здесь их изящество подчеркивается гистологической редкостью: осевой цилиндр часто отходит от ствола или одной из верхних ветвей, описав крюк. Этот подвид мы называли посохообразными клетками (см. рис. 26).
4. *Клетки с униполярным протоплазматическим разветвлением.* Тело более или менее сферическое, у которого полюс, обращенный кнаружи органа, где расположена клетка, дает начало стволу или, скорее, группе протоплазматических стволов, сразу же распадающихся на шпалеры бесчисленных ветвей и веточек, и у которого от противоположного полюса отходит отдельное волокно, которое мы будем называть осевым цилиндром, — таков портрет этого клеточного типа, который по резкой поляризации своих отростков существенно не отличается от уже описанной сенсорной и чувствительной [«сенситивной»] клетки. Но портрет — ничто по сравнению с реальностью. Простой взгляд, брошенный на изображение клетки Пуркинье мозжечка человека (рис. 9), говорит больше, чем любое описание. Изумляет сложность, которой может достигнуть протоплазматическое разветвление этого типа, среди представителей которого обнаруживают еще клетки-зерна зубчатой фасции, ганглиозные клетки сетчатки. Трудно

понять, как концевые нервные фибриллы могут находить путь в этом изобилии тесно сжатых ветвей.

б. Классификация мультиполярных клеток по характеру осевого цилиндра. Теперь перейдем к категориям, которые осевой цилиндр, по различаю своих признаков, может определить нам в огромной группе мультиполярных клеток. Из всех этих признаков наиболее вариабельна, бесспорно, длина. Гольджи первый и многие после него подметили это как в головном мозге и мозжечке, так и в спинном мозге. Различия в длине осевого цилиндра были настолько поразительны, что их включили в дуалистическую теорию физиологии нервной клетки. Итак, различия в длине осевого цилиндра будут служить нам указателем.

Первый тип, или клетки с коротким осевым цилиндром (рис. 10). У нейронов этой категории функциональный отросток недалеко от места своего возникновения превращается в концевое нервное разветвление, ветви которого, волнистые, запутанные неопишным образом, содержат в себе нервные клетки. Этот тип распространен в мозжечке, головном мозге [коре], полосатом теле, спинном мозге, но, по-видимому, отсутствует в симпатическом стволе и спинномозговых ганглиях. Гольджи с помощью своеобразных рассуждений сделал

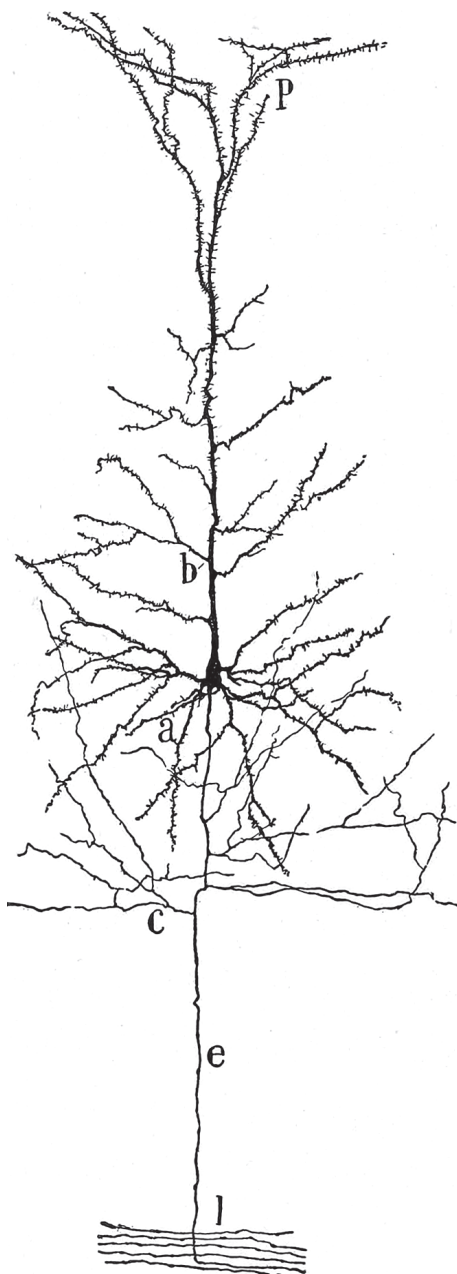


Рис. 8. Пирамидная клетка головного мозга кролика. Пирамидная клетка с протоплазматическим букетом: а — базиллярные протоплазматические отростки; б — дендритный ствол и его ветви; с — коллатерали осевого цилиндра; е — длинный осевой цилиндр; л — белое вещество



Рис. 9. Клетка Пуркинью головного мозга человека. Метод Гольджи: а — осевой цилиндр; б — возвратная коллатераль; с, d — пустоты, предназначенные в протоплазматическом древе для звездчатых клеток

их *чувствительными клетками* в своей дуалистической физиологической теории, с которой мы боролись и показали ее ложность.

Чтобы не предрешать заранее вопрос об их функции и придерживаться положительных анатомических данных, мы назвали их *клетки с коротким осевым цилиндром*. Ретциус дал им наименование *клетки Гольджи*. Только эти два названия будут использоваться в последующем.

Второй тип, или клетки с длинным осевым цилиндром (рис. 11). Здесь осевой цилиндр, возникший из звездчатого клеточного тела, украшенного метелкой, или древовидного, или еще с протоплазматической ветвью, покидает серое вещество, где он появился, переходит через него по прямой линии, чтобы проникнуть в соседнее белое вещество; там он продолжается или в виде ассоциативного мякотного волокна в этом веществе, или в виде волокна моторного корешка.



Рис. 10. Клетка с коротким осевым цилиндром коры больших полушарий. Метод Гольджи

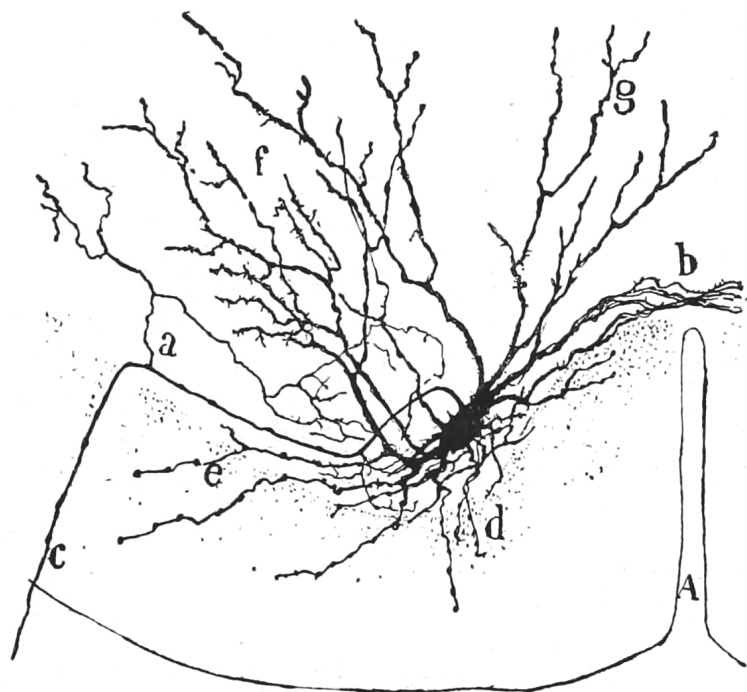


Рис. 11. Моторная клетка спинного мозга. Плод кошки. Метод Гольджи: А — передняя борозда спинного мозга; с — осевой цилиндр; а — его коллатерали; b, f, g — дендритные отростки

Следуя тем или иным способом, осевой цилиндр продолжит свой ход к клеткам другого нервного центра, если он происходит из ассоциативных нейронов или проекционных нейронов головного мозга, и к мышечным волокнам, если он является отростком двигательных нейронов спинного мозга, продолговатого мозга или моста; по прибытии он распадается на цветок свободных и варикозных фибрилл, обвивающих элементы, для которых они предназначены. Но до этого как в сером веществе, так и в белом он отдает, обычно под прямым углом, бесчисленные коллатеральные волокна, также ответвляющиеся к другим нервным клеткам.

Это тип клеток, первый, обнаруженный в цереброспинальной оси, и к которому принадлежит наибольшее число нейронов в спинном мозге, продолговатом мозге, мосте, больших полушариях, симпатикусе и т.д., был назван Гольджи *моторной клеткой*. Нам не составило труда показать неточность такого определения, и термин *клетка с длинным осевым цилиндром*, который вовсе не узурпирует права физиологии, будет к нему, таким образом, единственно применимым.

Классификация клеток с длинным осевым цилиндром в зависимости от делений этого осевого цилиндра. Клетки с длинным осевым цилиндром составляют также огромную группу, в которой при изучении осевого цилиндра обнаруживается гетерогенность такая, что в ней, в свою очередь, можно выделить следующие подразделения:

Клетки с простым аксоном. Мы не будем вспоминать о моторной клетке и интерфокальной [межъядерной] клетке, образцы этого типа, осевой цилиндр которых прослеживается на более или менее длинном расстоянии и всегда один, несмотря на коллатерали, отходящие от него. Мы теперь хотим обратить внимание на две других разновидности: клетки с раздваивающимся аксоном и клетки со сложным, или комбинированным, аксоном.

Клетки с раздваивающимся аксоном. У этих клеток, которыми следует считать зерна мозжечка, большое количество фуникулярных клеток спинного мозга, определенное число пирамидных клеток больших полушарий и нейроны продолговатого мозга, осевой цилиндр — факт, который мы показали первыми — раздваивается или в виде «Т», или «Y». Ветви равной или неравной толщины от этой бифуркации следуют в противоположных направлениях и продолжают обычно в виде двух мягкотных волокон белого вещества, перенося таким образом с помощью своих более или менее сложных концевых разветвлений нервное возбуждение к территориям, очень удаленным друг от друга. Кроме того, возможно, что они по ходу отдают коллатерали, разветвление которых окружает клетки серого вещества.

Клетки со сложным, или комбинированным, аксоном. Наконец, в спинном мозге и головном мозге существуют нейроны, функциональный отросток которых после прохождения на разном расстоянии в сером веществе разделяется на две, три филаменты или даже больше. Следуя каждый в своем направлении, эти проводники проникают в различные тяжи белого вещества, покрываются там миели-

ном и, становясь трубками [аксонами], распространяются по разным путям, чтобы закончиться в очень отдаленных и несходных клеточных областях.

Роль клеток с длинным осевым цилиндром и с коротким осевым цилиндром в структуре нервной системы. Согласно анатомическим данным, каждый из двух типов клеток — один с коротким осевым цилиндром, другой с длинным осевым цилиндром — играет очень разную роль в структуре и функции центральной нервной системы. В то время как клетки с коротким осевым цилиндром передают свои импульсы нейронам, расположенным в собственном локусе серого вещества и почти всегда очень близко друг к другу, клетки с длинным осевым цилиндром сразу возбуждают нейроны, находящиеся поблизости, разрядами из своих коллатералей и стимулируют нейроны более или менее удаленных сегментов спинномозговой оси токами, циркулирующими в своих коллатеральных белого вещества и своих терминальных ветвях. Таким образом, первые образуют интрафокальные [внутриядерные] короткие пути, а вторые — межцентральные, или интерфокальные, пути.

Мультиполярные клетки со смешанным осевым цилиндром. Мультиполярные клетки все не обладают осевым цилиндром с чертами столь выраженными, что можно было бы всегда и без колебаний отнести их или к типу с коротким осевым цилиндром, или к типу с длинным осевым цилиндром. Имеются клетки, аксон которых обладает промежуточными признаками и у которых в связи с этим классификация иногда представляет затруднения. Среди этих переходных форм мы отметим звездчатые клетки молекулярного слоя мозжечка (см. рис. 21), или корзинчатые клетки Келликера, и некоторые элементы, открытые Мартинотти в больших полушариях и аммоновом роге, или клетки с восходящим осевым цилиндром в тех же самых органах. Во всех этих клетках осевой цилиндр, принадлежащий двум вышеупомянутым типам, действительно не выходит из нервного центра, где он возникает; но он проходит там значительные расстояния, охватывая своими бесчисленными коллатеральными клетками, которые встречает на своем пути.