

ОТ АВТОРА

(К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ).

Издаваемое руководство ведет свое начало от курса, читанного мною, в качестве приват-доцента, студентам Военно-Медицинской Академии с 1893 по 1902 год. Неоднократно выгажавшееся моими слушателями желание давно побуждало меня обработать свой курс для печати.

Если главы этого руководства значительно переросли размеры моих прежних лекций, то вызвано это отчасти быстрым ростом самой науки о мозге за последние годы, отчасти же мыслью, что появление в нашей литературе более полного неврологического руководства будет теперь своевременно. С выхода в свет «Проводящих путей» В. М. Бехтерева прошло уже около 10 лет; русские переводы учебников Edinger'a и Obersteiner'a сделаны с немецких изданий 1893 и 1895 г.г.

Чтоб не затруднять, однако, начинающего обилием фактов и подробностями, я счел нужным печатать более мелким шрифтом все, что может быть пропущено при первом чтении без ущерба для понимания главного.

Согласно названию и назначению книги, в ней постоянно имеются в виду особенности человеческого мозга, и потому отдается предпочтение анатомо-клиническим данным перед экспериментальными. Но так как и опыты на животных, особенно высших, содействуют во многих случаях решению вопросов, даже чисто клинических, то приводятся нередко и экспериментальные исследования. Указатель приводимых работ помещен в конце каждой главы.

Считаю, однако, долгом предупредить, что эти литературные ссылки чужды всякого притязания на полноту.

Все рисунки с натуры, автор которых не указан, сделаны с собственных моих препаратов. Некоторые из наиболее удачных исполнены прив.-доц. Н. И. Кульбиным, которому я приношу здесь мою искреннюю благодарность.

22 ноября 1906 года.

КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ.

Второе издание моей книги выходит в значительно переработанном виде. Десятилетие, протекшее со времени появления в свет последнего выпуска первого издания, хотя и не было благоприятным для мирной научной работы, все-же обогатило неврологию новыми фактами и идеями, почти по всем относящимся к ней вопросам. Особенно пришлось расширить отделы, касающиеся вегетативной нервной системы, изменить изложение физиологических данных о мозжечке, об узлах промежуточного и большого мозга и проч.

К сожалению, малая еще доступность литературы вообще и, в особенности, трудов французских, английских и итальянских, обрекла новое издание на неизбежные упущения, и если, при таких условиях, я решился все-таки переиздать свое руководство, то только в виду настоящей и нарастающей потребности в нем молодых товарищей.

1 марта 1924 года.

ГЛАВА ПЕРВАЯ.

Тканевые элементы мозга.

В мозгу, головном и спинном, простым глазом различается два вещества — белое и серое, которые относятся неодинаково и ко многим краскам ¹⁾. На тонких прозрачных срезах при достаточном увеличении видно, что белое вещество состоит из нервных волокон, а серое из нервных клеток с примесью волокон. Кроме этих главных элементов и питающих их сосудов, в том и другом веществе содержатся еще элементы особой межклеточной ткани, называемой неvroглияй или просто глией.

Невроглия состоит из небольших клеток с довольно крупным ядром и из тонких волокон, которые, переплетаясь друг с другом, образуют решетчатые перегородки и влагаллица для нервных элементов и внутримозговых капилляров.

На срезах с частей мозга, обработанных раствором азотнокислого серебра, как на рис. 1, волокна неvroглияй имеют вид лучистых отростков клетки. Weigert (1), которому наука обязана первым специальным способом неvroглияйной окраски, нашел, что эти волокна у взрослых людей обособлены от клеток и к ним только прилегают. Однако, Held (2) с помощью другого способа показал, что волокна глии покрыты по большей части тонкими влагаллицами из клеточной протоплазмы; эти влагаллица, соединяясь перекладинами, образуют неvroглияйную сеть, которая на границах с соединительной тканью мягкой мозговой оболочки и внутримозговых сосудов сгущается в более плотный слой — *neuroglia marginalis s. membrana limitans*. Так называемые сети Golgi вокруг нервных клеток, по Held'у, не что иное как дифференцированные части той же неvroглияйной сети.

Пограничная глия спаяна с глубокой пластинкой мягкой оболочки (*intima piae*) и с наружным листком адвентиции сосудов. Поэтому, как указывали еще Key и Retzius, ни «пщцеребрального» (субпщцального), ни периваскулярных пространствах His'a в действительности не существует. Nissl (3) и Held (в работе 1909 г.) считают их такими же искусственными продуктами обработки мозга, как и околоклеточные (перипеллюлярные) пространства Obersteiner'a.

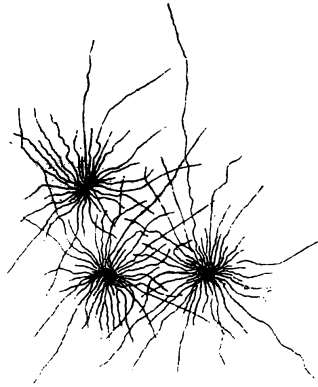


Рис. 1. Клетки и волокна неvroглияй из продолговатого мозга человека. Обработка азотнокислым серебром по Golgi. Большое увеличение.

¹⁾ Описание способов окраски и вообще техники исследования не входит в мою задачу. Эти указания можно найти в специальных руководствах Spielmejer'a, Roussy-Lhermitte'a и др. Главные способы налагаются и в общем руководстве Шуенинова (Техника-гистол. исследования. П. 1916).

Некоторые исследователи, особенно Paladino (4), утверждают, что неvroглия не только покрывает сеть нервные элементы, но и проникает в их протоплазму, образуя внутриклеточные сети и остов миалина в волокнах (см. ниже).

Как упомянуто выше, неvroглия служит междуточной тканью мозга. Соединительная ткань, образующая мозговые оболочки, внутри мозга содержится лишь в очень небольшом количестве (на кровеносных сосудах). Мозг из пергородок в мозговом веществе, считавшиеся прежде соединительно-тканными, оказались на деле глиозными.

Но роль неvroглии не ограничивается механической поддержкой нервных элементов. Есть много оснований признать, что неvroглийная сеть, будучи посредницей между нервными элементами и кровеносными сосудами, имеет важное значение для их питания, и что клетки ее принимают активное участие в удалении продуктов мозгового обмена веществ.

К такому выводу приводят в особенности патологические наблюдения. В случаях перерождения и распада нервных элементов окружающие их клетки глии увеличиваются в объеме, протоплазма их становится губчатой («решетчатой») и начинает вбирать в себя продукты распада. Нагружившись ими, часть клеток освобождается из неvroглийной сети и, округляясь, превращается в так называемые зернистые шары, которые проталкиваются затем в лимфатические щели адвентициальных оболочек. Изучение этих процессов «разборки» (Abbau) и «уборки» (Abraum) больной нервной ткани во всех их деталях велось в последнее время многими исследователями, особенно Alzheimer'ом (5), и значительно углубило патологическую гистологию нервной системы.

При упомянутых процессах клетки глии отчасти и сами перерождаются и гибнут. Но, в общем, своею стойкостью и пластичностью они далеко превосходят нервные клетки. Поэтому почти всегда убыль нервных элементов возмещается разрастанием неvroглии. Остающиеся клетки ее увеличиваются, нередко (особенно при быстром распаде нервной ткани) становятся гигантскими и многоядерными, пролиферируют и производят большое количество волокон глии. Под конец клетки подвергаются обратному развитию, но волокна остаются в целости, образуя рубец в мозговом веществе. — Различные «склерозы» мозга являются, в сущности, глиозами.

Различают обыкновенно «протоплазматическую» неvroглию, с короткими отростками, и «волокинистую», с длинными лучами; первая свойственна серому, вторая белому веществу мозга. — В последнее время Rio-Hortega, ученик R. Cajal'я (6), описывает под названием «микроглии» или «мезоглии» особый вид межклеточных элементов, встречающихся повсюду, как в белом, так и особенно в сером веществе, и не обнаруживающих селекций к веществам, окрашивающим неvroглию. Это мелкие тельца с небольшим темным ядром, скудной протоплазмой и немногочисленными, усеченными шипами и ветвящимися на концах отростками. Они мезодермального происхождения (откуда и название мезоглии), исходят из капли мягкой оболочки и tela chorioidea. Развиваясь у зародыша поздно, гораздо позднее обыкновенной глии, они вначале бывают круглыми, потом становятся звездчатыми. При патологических условиях опять принимают круглую форму и делаются фагоцитами, превращаясь в зернистые шары и пр.

О гистогенезе неvroглии и о той разновидности ее, которая называется эпендимой, речь будет ниже.

Существенной частью каждого нервного волокна является осевой цилиндр, т. е. тонкая, окрашивающаяся кармином, фуксином и др. красками нить, которая тянется по всей длине волокна. В своем начале и на конце нервное волокно состоит лишь из осевого цилиндра; поэтому в сером мозговом веществе, служащем местом начала для одних и местом окончания для других волокон, находится много голых осевых цилиндров. Но при переходе в белое вещество (отчасти уже в сером) осевые цилиндры покрываются миалиновыми (мякотными) оболочками или влагалищами. Миалин — сложное по составу, содержащее фосфор, жировидное вещество; он не красится кармином, фуксином и пр., но принимает черную или темносинюю окраску при обработке препаратов гематоксилином по способу Weigert'a или Pal'я, почему этим методом и пользуются обыкновенно при исследовании белого вещества и вообще мякотных волокон.

На волокнах периферических нервов, кроме миалиновой оболочки (отсутствующей, впрочем, у симпатических волокон), имеется еще наружная, Schwann'овская оболочка, которую внутри мозга заменяют упомянутые выше влагалища из неvroглии. Новейшие эмбриологические исследования показали, что эта оболочка

и по своему происхождению (из элементов эктодермы) родственна глии. Held называет ее даже прямо «периферической глией».

Еще Ranvier, описавший «кольцевидные перехваты» на периферических мягкотных волокнах, высказал мнение, что каждый межкольцевой отрезок Schwann'овской оболочки, содержащий одно ядро, представляет собою, вместе с заключенным в нем миелином, эквивалент одной клетки. Этот взгляд, оспаривавшийся Kölliker'ом, нашел подтверждение в исследованиях Reich'a (7), сделавших вероятным происхождение миелина из протоплазмы Schwann'овских клеток, так как в этой, окружающей ядра, протоплазме Reich'у удалось доказать присутствие зерен, реагирующих как лецитин, и других, содержащих, повидимому, протонин (оба вещества—составные части миелина). Далее, Reich, а также Немиллов (8), Дойников (9) и др. нашли, что плазма Schwann'овской клетки пронизывает сеть всю толщу миелина, образуя как бы его остов, который местами укрепляется более толстыми перекладинами; к таким местам принадлежат и давно известные Schmidt-Lantermann'овские «насечки» или «зарубки». Этот остов состоит главным образом из белковых веществ, между прочим и из неврокератина, как полагали уже Ewald и Kühne, заметившие первые сетевидные фигуры в миелиновой оболочке.

Stübel (10), исследуя нервы лягушек и жаб, раздражавшиеся предварительно индуктивным током, находил сети перекладин в их миелине расширенными, в сравнении с нервами, не подвергавшимися раздражению; при местном наркозе и при охлаждении нерва этого расширения сети, несмотря на раздражение, не наступало. Таким образом, по опытам Stübel'я, деятельность нерва сопровождается морфологическими изменениями в миелиновой оболочке его волокон.

О тонком строении и химизме центральных, внутримозговых нервных волокон данных имеется меньше. Немиллов на основании своих исследований приходит к заключению, что они построены одинаково с периферическими. Что заменяющая Schwann'овскую оболочку глия пронизывает миелиновые влагалища и образует их остов, доказывает, как упомянуто выше, в особенности Paladino. Происхождение миелина центральных волокон из протоплазмы нервных клеток доказывается большинством новейших авторов.

Физиологическое значение миелина еще не выяснено. Возможность химического взаимоотношения между ним и осевым цилиндром уже давно указывалась Waller'ом, и дальше этого общего предположения нельзя идти и теперь. Проводником нервного возбуждения служит, во всяком случае, осевой цилиндр.

Насколько нам до сих пор известно, по крайней мере у позвоночных, каждый осевой цилиндр — как центрального, так и периферического нервного волокна — связан с определенной нервной клеткой, является продолжением ее отростка. Еще Deiters (в 1865 г.) показал, что у нервных клеток существует два рода отростков: один отросток отличается тонкостью, правильной цилиндрической формой и видимым (при прежних способах окраски) отсутствием ветвей; только этот отросток переходит в осевой цилиндр нервного волокна, почему Deiters и назвал его осевым цилиндрическим; короче его называют, по предложению Kölliker'a, аксоном ¹⁾. Остальные отростки нервной клетки, более грубые, неправильной формы и сильно ветвящиеся, Deiters назвал протоплазматическими. Нис дал им более удобное название дендритов (древовидных отростков).

Если осевой цилиндр каждого нервного волокна можно считать продолжением аксона нервной клетки, то отсюда нельзя сделать обратного вывода, т. е. что аксоны всех нервных клеток переходят в волокна. Golgi, применивший впервые (в 1883 г.) черную окраску (импрегнацию) нервной ткани раствором азотно-кислого серебра, нашел с помощью этого способа, что нервные клетки по характеру их аксонов представляют два типа. У одних (рис. 2) аксон, не ветвясь или отдавая лишь тонкие боковые веточки (коллатерали), переходит в осевой цилиндр нервного волокна; у других (рис. 3) он вскоре распадается на ветви, которые также делятся, не покидая серого вещества, так что в результате получается сеть (rete nervosa), где, по автору, ветви различных аксонов анастомозируют друг с другом.

¹⁾ Менее употребительные синонимы его: «нервный отросток» (Golgi), «нейрит» (Rauher), «Deiters'ов отросток».

Взаимоотношения нервных элементов и весь общий план строения нервной системы выяснились в особенности трудами испанского анатома Рамбона у Сажаля (11), применявшего способ Golgi преимущественно на мозгах новорожденных и небольших животных. Подтвердив существование двух упомянутых типов клеток, он высказался, однако, решительно против связи нервных элементов путем анастомозов. Все отростки нервных клеток, как дендриты, так и аксоны, оканчиваются, по Сажалю, свободными концевыми разветвлениями (*arborizaciones terminales*). Разница между двумя типами клеток заключается лишь в длине аксонов. У первого, более распространенного типа аксон продолжается в осевой цилиндр нервного волокна и оканчивается свободным разветвлением где-нибудь на периферии, например в мышце (как у двигательной клетки спинного мозга, представленной на рис. 2), или в другом отделе мозга. У клеток 2-го типа (называемых часто «клетками Golgi») осево-

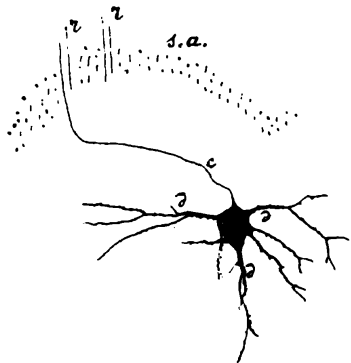


Рис. 2. Клетка 1-го типа (из переднего рога спинного мозга); *d* — ее дендриты, *a* — аксон, идущий в передний корешок (*r*); *s. a.* — белое вещество. Обраб. азотнокислым серебром, по Golgi. Увелич. в 300 раз.

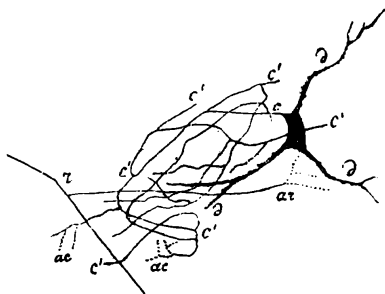


Рис. 3. Клетка 2-го типа (из продолговатого мозга); *d* — дендриты, *a* — аксон, *a'* — его ветви, *ac* — древовидные окончания веток. У *ar* видно такое же окончание ветки постороннего волокна (*r*), принадлежащего соседнему чувствительному корешку. Обраб. по Golgi.

цилиндрический отросток оканчивается свободными ветвями уже в пределах серого вещества мозга, почему Сажаля и называет их клетками с коротким отростком. (На рис. 3, изображающем такую клетку, местами видны и древовидные окончания веток аксона.) Физиологическая роль этих элементов, не дающих начала волокнам, еще не вполне выяснена; Сажаля и большинство других исследователей считают их посредниками в передаче возбуждения соседним клеткам (распространителями возбуждения).

Вся нервная система, по учению Р. у Сажаля, складывается из анатомически независимых, не связанных *per continuitatem*, нервных единиц или нейронов ¹⁾. Под словом «нейрон» следует понимать нервную клетку со всеми ее отростками, как дендритами, так и аксоном, вплоть до последних их разветвлений. Вследствие свободного окончания всех отростков нервное возбуждение может передаваться с нейрона на нейрон только *per contiguitatem*, путем соприкосновения или контакта конечных ветвей одного нейрона с отростками и телом другого — подобно тому, как передается через контакт проводников электрический ток ²⁾.

¹⁾ Термин введен Waldeyer'ом, брошюра которого (1891 г.) не мало содействовала в свое время успеху Сажаляевского учения.

²⁾ На рис. 3 видна веточка чувствительного волокна, соприкасающаяся своим окончанием (*ar*) с дендритом клетки (*d*).

Все части клетки, все отростки ее участвуют, по Сажалю, в проведении нервного тока. Но тогда как в дендритах возбуждение передается от конечных ветвей к телу клетки («целлюлипетально»), аксон, напротив, проводит в направлении от тела клетки или «клеткобежно» («целлюлифугально»). Р. у Сажа называют это законом динамической поляризации нервных элементов.

Так как аксон начинается иногда не от тела клетки, а от дендрита, и в этом случае часть дендрита, находящаяся между клеточным телом и началом аксона, должна, очевидно, проводить в клеткобежном направлении, то Сажа позднее изменил формулировку теории в том смысле, что и дендриты, и тело клетки проводят аксипетально, т. е. в направлении к аксону.

Оправдывается ли закон поляризации во всех случаях без исключения, вопрос, конечно, еще спорный. Но надо сказать, что клеткобежной передачей возбуждения по осевым цилиндрам объясняется очень многое не только в анатомии и физиологии нервной системы, но и в патологии.

Ariens Kappers (12) делает попытку свести поляризацию нейронов на явления гальванотропизма, ставя ее в зависимость от электрических изменений, сопровождающих процесс проведения раздражений. Ток действия производит в теле клетки и в дендритах (содержащих упоминаемые ниже зерна хромофила) скопление анионов (нуклеиновых кислот), а в аксоне (не содержащем зерен) скопление катионов. Поэтому дендриты поворачиваются (растут) к источнику раздражения, «стимулопетально», тогда как аксон «стимулофугален».

Из нейронов, расположенных последовательно — так, что конечные ветви осевых цилиндров одних нейронов соприкасаются с дендритами и телами следующих, — образуется то, что называют проводящим путем. С физиологической точки зрения эти пути делятся на восходящие или центростремительные и нисходящие или центробежные. Из закона динамической поляризации вытекает само собою, что расположение нейронов в тех и других путях должно быть различным: в центростремительных осевые цилиндры будут направлены к центру, в центробежных, напротив, от центра к периферии.

К наименее сложным проводящим путям принадлежат простые рефлекторные дуги. Примером их может служить изображенная схематически на рис. 4 дуга спинномозгового рефлекса. Она состоит всего из двух нейронов — чувствительного (ss') и двигательного (ca), которые только отчасти лежат в спинном мозгу, так как остальная их часть, в виде чувствительного и двигательного волокон (s и a), входит в состав периферического нерва (as); оба нейрона, в этом смысле, могут быть названы периферическими.

Клетка двигательного периферического нейрона (a) заложена в сером мозговом веществе. Что же касается чувствительного нейрона, то в сером веществе находится только конечное разветвление его осевого цилиндра (s'). Клетка чувствительного периферического волокна лежит всегда вне мозга.

У спинномозговых чувствительных корешков, как в данном случае, эта клетка помещается в межпозвоночном узле (g). У черепномозговых чувствующих нервов она заложена в одном из черепных узлов, каковы — ganglion Gasseri, ganglion Corti, ganglion jugulare и т. п.

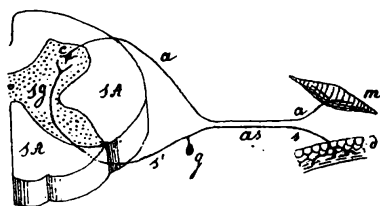


Рис. 4. Схема спинномозговой рефлекторной дуги. SA — белое, SG — серое вещество, с — двигательная клетка с дендритами, а — ее аксон, переходящий в осевой цилиндр двигательного периферического волокна и оканчивающийся разветвлением в мышце (m); g — клетка межпозвоночного узла, s — чувствительное периферическое волокно, разветвляющееся в коже (d), as — смешанный нерв, s' — волокно чувствительного корешка, соприкасающееся своим конечным разветвлением в сером веществе с клеткой с; s и s' — ветви одного отростка клетки g.

Клетки всех этих узлов обыкновенно униполярны, т.е. снабжены лишь одним отростком, но этот отросток в небольшом расстоянии от клетки делится Т-образно на две ветви; одна ветвь переходит в осевой цилиндр чувствительного периферического волокна и оканчивается свободными ветвями в коже или в другой ткани, другая же ветвь в виде осевого цилиндра чувствительного корешкового волокна направляется к серому мозговому веществу и кончается в нем разветвлении.

На первый взгляд мы встречаем здесь противоречие закону динамической поляризации: периферическая ветвь осевого цилиндра межпозвоночной клетки (з рис. 4) проводит раздражения центрипетально (от *d* к *g*). Однако, по эмбриологическим соображениям можно считать эту ветвь дендритом, а центральную ветвь (*g'*) того же отростка — аксоном клетки, так как короткая неразделенная часть отростка представляет собою, в сущности, вытянутую часть клеточного тела. У зародышей, как и у низших животных, узловые клетки биполярны (Lenhossék) (13).

Общее правило о внецентральном происхождении чувствительных периферических волокон является чрезвычайно важным приобретением, которым наука обязана преимущественно классическим исследованиям His'a. Кто раз навсегда запомнит это правило, тот значительно облегчит себе задачу изучения нервной системы.

Некоторые из черепномозговых чувствительных нервов берут начало от клеток, лежащих даже совсем на периферии, в так называемом нервном шпательном органе чувств. Так, обонятельные волокна происходят от «обонятельных клеточек» Max'a Schultze, расположенных в верхней части слизистой оболочки носа, между клетками обыкновенного эпителия; будучи не чем иным, как осевыми цилиндрами этих клеточек, названные волокна идут от них к *bulbus olfactorius* и оканчиваются там свободными ветвями. — Волокна зрительного нерва начинаются также на периферии, от ганглиозных клеток сетчатки, хотя, строго говоря, сетчатку нельзя относить к периферическим образованиям, имея в виду ее эмбриональное развитие.

У низших животных происхождение чувствительных волокон от периферически расположенных клеток составляет обычное явление.

Конечное разветвление чувствительного волокна в сером мозговом веществе приходит в контакт с двигательной клеткой и ее дендритами; нервное возбуждение передается этой клетке и распространяется по ее осевому цилиндру до его окончания в мышце. Таким образом и вызывается рефлекторное сокращение последней.

Не следует представлять себе передачу нервного возбуждения с нейрона на нейрон как простой физический процесс вроде прохождения электрического тока. Различные физиологические факты (скрытый период реакции, суммирование раздражений, изменение ритма и т. п.) указывают на то, что нервные клетки не просто проводят, а скорее перерабатывают получаемые раздражения в новый импульс или ряд импульсов, при чем нередко первое возбуждение в них задерживается, переходя, как говорится, в «заряд» или в «запасную энергию». Ниже мы коснемся еще этого вопроса.

Но ветви чувствительных корешков в сером веществе соприкасаются не с одними двигательными клетками, а также с другими нейронами и, между прочим, с теми, которые посылают свои осевые цилиндры вверх, к высшим центрам мозга. Точно также и двигательные клетки рефлекторного центра вступают в контакт не только с конечными ветками чувствительных корешков, но и с окончаниями нисходящих аксонов, по которым до них доходят импульсы от вышележащих частей мозга (см. рис. 5). И так, периферические нейроны, входящие в состав рефлекторной дуги, являются в то же время первыми

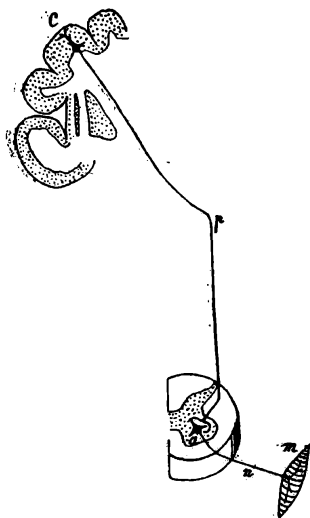


Рис. 5. Схема двигательного пути. *C* — клетка коры полушария, *p* — ее аксон; *a* — двигательная клетка спинного мозга, *n* — ее осевой цилиндр, оканчивающийся в мышце (*m*).

звеньями или «протоневронами» центральных путей, чувствительных и двигательных.

Увлечение «теорией контакта» породило в свое время смелую гипотезу подвижных контактов или так называемого «амебозиса» нервных клеток. Стороженики ее, допуская сократительность дендритов, объясняли втягиванием этих отростков и происходящим через то нарушением контакта, как наступление сна, так и различные функциональные расстройства. Но фиктивные основания этой гипотезы были очень сомнительны. Часто цитировавшееся наблюдение Wiedersheim'a, видевшего будто бы движения отростков нервных клеток у низшего животного с прозрачным телом (*Leptodora hyalina*), не свободны от подозрения, что наблюдавшиеся клетки были не первые (*Samassa*) (14). Далее, многими исследователями описывались изменения внешней формы дендритов (исчезновение шпиковидных придатков, четковидность), которые ставились ими в связь с различными функциональными состояниями — с возбуждением, усталостью, наркозом и пр.; но данные этих исследований довольно противоречивы, и отнюдь нельзя признать, что значение упомянутых деформаций ими действительно доказано.

И. Иванов в диссертации, посвященной специально этому вопросу (15), пришел к выводу, что описанные авторами изменения дендритов ни в каком случае не могут считаться доказательством «амебозиса» нервных клеток, а являются либо искусственным продуктом, зависящим от способа обработки препаратов, либо выражением посмертных или дегенеративных процессов клетки. Так смотрит на них и сам Cajal (*Textura*, II, стр. 1146). Некоторые из наблюдателей, как сказано, находили подобные изменения у животных при наркозе. Между тем, мне два раза случалось исследовать по способу Golgi мозговую кору людей, которым кусочки мозгового вещества были выращены при операции под хлороформом; в обоих случаях первые клетки имели совершенно нормальный вид, и дендриты их были густо усажены шипами, не варикозны. С другой стороны, я находил четкообразные дендриты на препаратах от таких животных, которые были убиты, не подвергшись предварительно ни наркозу, ни длительным раздражениям.

Впрочем, допуская даже некоторую изменяемость формы клеток и их дендритов при известных условиях, например при усталости (см. ниже), мы не имели бы еще права утверждать, что этими изменениями нарушается контакт между нейронами, не говоря уже о том, что самая теория контакта, как увидим ниже, подвергается теперь серьезным возражениям.

Способ Golgi оказал неоценимые услуги при изучении хода осевых цилиндров, и почти на нем одном¹⁾ трудами R. у Cajal'a, van Gehuchten'a, Retzius'a, Kölliker'a и многих других исследователей основалось стройное учение о нейронах, в общих чертах изложенное выше. Но Golgi'ева окраска знакомит нас только с внешним видом клеток, показывает, так сказать, их силуэты, не обнаруживая вовсе внутреннего строения. Для изучения последнего нужны были другие методы. Правда, уже давно на препаратах, окрашенных кармином, и даже на ничем не окрашенных срезах можно было видеть, что первые клетки содержат ядро с ядрышком, что в протоплазме их встречаются зернышки пигмента и т. п.; но познакомиться ближе с строением самой протоплазмы дал возможность впервые способ Nissl'a, основанный на применении анилиновых красок (метиленовой синьки и др.) с дальнейшим обесцвечиванием белого вещества. Этот способ дает замечательную окраску нервных клеток.

Рис. 6 изображает две обработанные таким образом клетки. В них видно светлое ядро с темным ядрышком, остальная же часть клеточного тела занята окрашенными зернами или глыбками, которые разделены более светлыми промежутками. Это так называемые Nissl'евские зерна (*granula*) или красящееся, хромофильное вещество клеточной протоплазмы²⁾. Находящееся же в промежутках бесцветное вещество называется ахроматическим. Nissl'евские зерна содержатся и в дендритах, но их нет в аксоне, из чего можно уже заключить, что проводником нервного возбуждения служит не красящееся, а ахроматическое вещество.

¹⁾ Отчасти также на Ehrlich'овском способе прижизненной обработки нервной ткани метиленовой синькой.

²⁾ По причине длительного вида его называют иногда «стигматодом».

Судя по некоторым опытам, хромофильное вещество расходуется при деятельности нервных клеток и накапливается снова во время их покоя, являясь как бы запасным материалом.

Так, в опытах Мэппа (16) у собак, которым на 12 часов закрывали один глаз, клетки зрительных центров, соответствовавших открытому глазу, оказывались при посмертном исследовании менее богатыми хромофильным веществом, чем клетки другой стороны. Такую же разницу Мэпп находил между мозговыми клетками собак, убитых после усиленных движений и после покоя. F. Pick (17), подвергавший продолжительной электризации корковый центр одной из конечностей у обезьяны или у кошки, наблюдал затем убыль тигроида в связанных с этим центром клетках спинного мозга. Подобные же опыты повторялись и многими другими — и почти всегда с одинаковым результатом.

Относительно прочих изменений, сопровождающих деятельность нервной клетки, данные авторов несколько разноречивее. В общем можно, кажется, считать доказанным, что нормальная деятельность сопровождается некоторым увеличением клетки и ее ядра и лишь при утомлении наступает уменьшение объема клеток и сморщивание ядер.

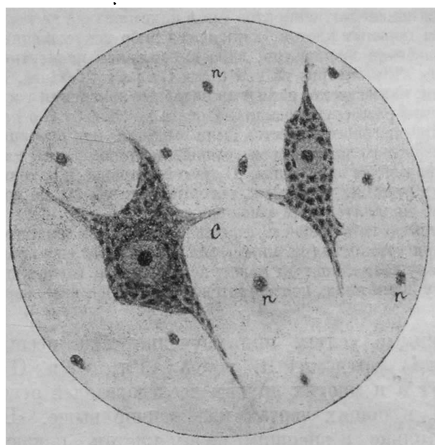


Рис. 6. Нервные клетки спинного мозга, окрашенные по Nissl'ю метиленовой синькой (синий цвет заменен на рисунке черным); с — осевой цилиндр, n — ядра невроглии. Увелич. в 600 раз.

Растворение и исчезание зерен Nissl'я или так называемый «хромолиз»¹⁾ герм. «тигролиз» наблюдается при различных патологических условиях: при анемии серого вещества (например, после перевязки артерий), при искусственной гипертермии, при отравлении различными ядами и токсинами; а также при самоотравлениях и пр. Но особенно важно для нас то, что нарушение целостности осевых цилиндров также ведет к хромолизу клеток. На этом в современной неврологии основан целый метод исследования, который может быть назван методом хромолитической реакции и состоит в определении, какая группа клеток подвергается хромолизу после перерезки данного нерва или пучка волокон; очевидно, что эта группа и должна считаться ядром перерезанных волокон.

Хромолиз, сопутствующий обыкновенно набуханию клетки и смещением к периферии («эктопией») ее ядра, начинает обнаруживаться к концу вторых суток после перерезки нервных волокон и через 2 недели достигает максимума. Когда наступает возрождение нерва, в клетках начинается медленное восстановление; если же возрождение нерва невозможно, клетки окончательно атрофируются. По некоторым данным (van Gehuchten'a и др.), ядра черепномозговых двигательных нервов сильнее реагируют на перерезку своих осевых цилиндров, чем двигательные клетки спинного мозга. Что касается чувствительных протоневронов, то клетки межпозвоночных и черепных узлов реагируют повидимому только на перерезку их периферических отростков, не отечая никакими изменениями на повреждение центральных, т. е. корешковых ветвей (Lugaro, van Gehuchten). Ядра различных центральных пучков, восходящих и нисходящих, относятся к перерезке волокон весьма неодинаково (18).

В химическом отношении хромофил, содержащий фосфорную кислоту и железо, близок к пуклеопротеинам, и некоторые авторы ставили его даже в генетическую связь с хроматином ядер. Обходя спорный вопрос о том, представляют ли его глыбки прижизненное образование, или осаждаются лишь при обработке спиртом и пр., Nissl подчеркивает только факт, что при известном способе обработки получается всегда одна

¹⁾ Лучше, следуя предложению van Gehuchten'a, избегать слова «хромотолиз», так как некоторые гистологи понимают под ним распад ядерного хроматина.