



О нервных клетках Ауербаш'ова и Meissner'ова сплетения толстых кишек.

Б. И. Лаврентьева,

и. д. прозектора при кафедре нормальной гистологии.

(С таблицей рисунков).

В 1914 году мною было предпринято исследование иннервации прямой кишки млекопитающих. По независящим от меня обстоятельствам работа эта до сего времени не может считаться законченной, и лишь часть результатов, имеющих самостоятельный интерес, является предметом настоящего сообщения.

При исследовании нервов прямой кишки, кардинальным пунктом изучения были для меня нервные узлы, залегающие в Ауербаш'овом и Meissner'овом сплетении органа. Полученные наблюдения заставили меня, однако, несколько расширить область исследования,—и симпатические ганглии изучались мною по всему тракту толстых кишек.

Литература вопроса о строении периферических симпатических ганглиев многочисленна и подробно реферирована Оррел'ем (21) и Михайловым (20). Наиболее полные данные, полученные применением методов серебрения и „прижизненной“ окраски метиленовой синью, имеются в работах Догеля (2—5), Ramon у Сажаля (24), Михайлова (17—20) и La Willa.

На основании указанных литературных данных тонкое строение периферических симпатических ганглиев рисуется в следующем виде

1) *Форма нервных клеток.* Подавляющее большинство нервных клеток периферических симпатических ганглиев мультиполярны (Kölliker, 9, Ramon у Сажаля, 24, и др.). В меньшем количестве встречаются биполярные (Догель, 5) и униполярные клетки (Huber, 7, La Willa, 13).

2) *Капсула нервных клеток.* Все нервные клетки периферических симпатических нервных узлов имеют тонкую капсулу с

отчетливо обнаруживающимися ядрами клеток („сателлитов“, по Сажалю).

3) *Дендриты*. Количество дендритов, их форма и величина сильно варьируют в нервных клетках одного и того же узла. Описания дендритов у отдельных авторов сильно расходятся. На основании формы дендритов, их величины и количества большинство авторов классифицирует нервные клетки периферических симпатических узлов на целый ряд типов.

Короткие, отходящие недалеко от тела клетки, дендриты описаны большинством исследователей. Отходя от тела клетки в большом количестве, дендриты эти быстро древовидно делятся, образуя вокруг клетки как бы корону или розетку („nido dendritico“ Сажаля). В больших симпатических нервных узлах разветвления этих коротких дендритов покрыты капсулой нервной клетки и являются внутрикапсулярными образованиями (Сажаля, 24). В периферических симпатических ганглиях Догель (5, S. 191) не мог установить, покрываются ли такие дендриты капсулой, или прободают её при отходе от клетки. Нервные клетки с такими короткими дендритами Догель называет клетками 1-го типа или моторными клетками („cellulas de Dogiel“, по Сажалю).

Нервные клетки несколько иного вида имеют длинные дендриты. Отходя от тела клетки, дендриты эти многократно делятся и распространяются в нервном узле, образуя своими разветвлениями сплетение („das allgemeine peripherische Geflecht“, Догель, 3). По Р. Сажалю разветвления таких дендритов, охватывая со всех сторон тела близлежащих нервных клеток, образуют особые аппараты в виде корзинок или гнезд („nidos pericellularos“). Большинство авторов (Sala, 25, Huber, 7, Van Gessuchten, 30, Тимофеев, 28) не признают за этими „гнездами“ значения аппарата, лежащего непосредственно на нервной клетке. По Gessuchten'у такие „nidos pericellularos“ могут быть образованы и проходящими через узел волокнами, поскольку они проходят между тесно лежащими нервными клетками, изгибаются, переплетаясь между собою, образуя сплетение. По Догелю (5, S. 145), описываемые дендриты образуют вокруг нервных клеток сплетения, охватывая со всех сторон нервные клетки, но не соприкасаются с поверхностью нервной клетки, отделяясь от последней капсулой. Нервные клетки, посылающие такие дендриты, Догель (5) выделяет, как особый тип (клетки 3-го типа).

Михайловым (20) описано 9 основных типов мультиполярных симпатических клеток, причем большинство этих типов характеризуется наличием длинных дендритов, образующих чрезвычайно разнообразные концевые аппараты, в виде свободно лежащих булавовидных утолщений, пластинок, бляшек, а также сетей и корзин, охватывающих тела и рвные клеток симпатических нервных узлов. Характер этих окончаний—перикапсулярный, т. е. концевые разветвления не соприкасаются с телом клетки. По мнению Михайлова бляшки, образованные дендритами и лежащие на нервных клетках, представляют собою как-бы „микроскопический экран“, на который передаются еще неизвестным нам способом раздражения с нервной клетки, охватываемой таким аппаратом.

Совершенно особый интерес представляют описанные впервые R. Saja Гем (24, S. 1172) в кишечном тракте лягушки и Догелем у млекопитающих нервные клетки с длинными дендритами, выходящими из границ симпатического ганглия. Отличаясь своей крупной величиной, эти клетки (Догель, 4) посылают небольшое количество (1—6) дендритов. Последние имеют вид гладких нитей, делятся дихотомически в пределах ганглия и побивают нервный узел, идя вначале по ходу нервных стволиков, выходящих из узла. Продолжая делиться, эти дендриты пробивают далее *mucularis propria* и достигают *t. mucosa* кишечника, „Возможно,—говорит Догель,—что они оканчиваются в окружности Lieberkühn'овских желез“. Клеткам этого рода („клетки 2-го типа“), упомянутый автор приписывает особое физиологическое значение: согласно его схеме (4, S. 686) они являются чувствительными клетками симпатической нервной системы. Тонкие, длинные дендриты этих клеток проникают в *mucosa* кишек и являются чувствительными, центробежными проводящими путями, причем периферические раздражения, воспринимаемые ими, передаются ахон'у клетки. Последний, согласно наблюдениям Догеля, еще до выхода из нервного узла дает некоторое количество тонких коллятералей и далее, следуя по нервным стволикам, входит в соседний ганглий, где вновь отдает коллятерали, пока, наконец, не оканчивается в одном из симпатических нервных узлов. Коллятерали и конечные разветвления ахон'ов клеток 2-го типа образуют „интерцеллюлярное сплетение“, стоящее в связи с дендритами клеток 1-го, „моторного“ типа.

Таким образом может быть осуществлен, по мнению Догеля, периферический рефлекс симпатической нервной системы. Эти наблю-

дення Догеля подтверждаются данными, полученными Закусевым (27) при исследовании симпатических ганглиев у рыб.

Существование первичных клеток симпатической системы с очень длинными дендритами, выходящими из пределов ганглия и идущими далее по ходу нервных стволиков, подтверждается многими авторами (Сажа́л, 24, La Willa, 13, Kölliker, 9, Михайлов). По Михайлову, длинные дендриты симпатических первичных клеток, выходящие из пределов ганглия, идут в соседние ганглии, где оканчиваются свободно или образуют вокруг клеток разнообразные перикапсулярные аппараты. Данных (за исключением работы Закусева), подтверждающих проникновение дендритов в *t. mucosa* и оканчивающихся там, в литературе не имеется. Ра́мон у Сажа́л (24), Нубер (7, S. 109) и Kölliker (9, S. 869) смотрят на концепцию Догеля, как на чрезвычайно интересную гипотезу, пытающуюся объяснить периферические рефлексы в симпатической нервной системе.

4) *Осевоцилиндрические отростки нервных клеток.* Считается безусловно доказанным, что нейриты большинства симпатических нервных клеток, выходя из нервных узлов, идут по нервным стволикам, откуда направляются к гладким мышцам или к железам, образуя соответствующие моторные аппараты (Арнштейн, 1, Плошко, 22). Lenhossek (15), Догель, R. Сажа́л (24), La Willa (13), Михайлов (19), Смирнов (26) и Лаврентьев (14) наблюдали отхождение от аксонов симпатических нервных клеток коллатералей. По Ра́мон у Сажа́лю и Догелю коллатерали эти клеток являются аппаратом, связывающим симпатический нейрон с рядом других симпатических нейронов. Выше мною изложена схема Догеля, согласно которой нейриты и их коллатерали клеток 2 го типа являются исключительно таким аппаратом, передающим раздражение „моторным“ клеткам 1 го типа. При исследовании нервных узлов уростры мне удалось в одном поле зрения показать несомненную связь 2-х симпатических нейронов при помощи коллатерали, отходящей от нейрита (14).

5) *Окончания нервных волокон в периферических симпатических ганглиях.* Догель и R. Сажа́л различают два вида нервных волокон, оканчивающихся в симпатических ганглиях. Волокна „первого типа“ (Догель), „*fibras endogenas*“ (Сажа́л)—тонкие, при входе в ганглий они образуют „интерцеллюлярное сплетение“ (Догель), ветви которого входят в соприкосновение с протоплазматическими отростками нервных клеток. По Догелю эти волокна

являются нейритами, их коллатералами и конечными разветвлениями клеток второго типа, а также коллатералами нейритов клеток первого типа. По Ramon у Cajal'ю „*fibras endogenas*“, оканчивающиеся на теле нервных клеток, происходят из коллатералей нейритов симпатических клеток и длинных дендритов (24, S. 1175). Таким образом оба названных автора относят этот вид волокон к симпатическим.

Волокна „второго типа“ (Догель) „*fibras exogenas*“ (Cajal) суть волокна центрального происхождения. В кишечнике они происходят из центральных волокон, подходящих по нервным стволикам в брыжжейке, где они теряют мякоть и входят в Auerbach'ово и Meissner'ово сплетение в качестве безмякотных волокон. На нервных клетках такие волокна образуют компактный перипеллюлярный аппарат, много раз описанный.

6) *Рефлексы в симпатической нервной системе.* Вопрос о нейронах, при помощи которых осуществляются рефлексы в симпатической нервной системе, а в частности в кишечнике, до настоящего времени является не решенным. Согласно основной схеме Langley'я (10, 11) процесс передачи возбуждения из центральной нервной системы органам, иннервируемым симпатической и автономной системами, осуществляется всегда связью лишь 2-х нейронов, центрального и периферического. Таким образом по ходу импульса возможен лишь один перерыв. Опыты с перерезкой преганглионарных и постганглионарных волокон с последующим перерождением и с никотином заставляют Langley'я отрицать возможность связи клеток симпатических ганглиев между собою (коллатерали, комиссуральные клетки). Рефлексы в симпатической нервной системе по Langley'ю могут быть осуществлены лишь путем обратной (целлюлитической) передачи чувствительного раздражения по аксону на соответствующую коллатераль этого же аксона. Этот взгляд находится в противоречии с данными R. Cajal'я, Догеля и других морфологов, устанавливающими несомненную связь симпатических нейронов между собою. Kölliker (9) по поводу теории Langley'я говорит: „Endlich sind noch Reflexerscheinungen zu erwähnen, die im Gebiete der Ganglia mesenterica inferiora sich finden sollen (S. Langley and Anderson, Journ. of Physiol., v. XII, №№ 5—6, 1894). Diese sogenannten Reflexe sind aber von dem, was die Physiologie Reflexe nennt, wesentlich verschieden und spielen sich einzig und allein an centrifugalen Fasern ab, indem procellulare motorische Fasern auch centripetal leiten

und durch Collateralen eine Reiche sympatischer Ganglien und post-cellulären Fasern erregen sollen (sie die Schemata B u. C in Langley, S. 7). Die Annahme einer solchen centripetalen Leitung motorischer Fasern steht vorläufig mit allen, was wir über die Leitungen der Nerven-elementen wissen, in so geringen Einklänge, dass ich keine Veranlassung finde, weiter auf dieselbe einzugehen“. Kölliker (8) считает возможным допустить существование двух видов нервных клеток в симпатической нервной системе—чувствительных и двигательных. Что касается периферических симпатических ганглий в кишечного тракта, то опыты с никотином заставили Langley'я для этого отдела сделать исключение из своей основной схемы строения симпатической системы. Относительно ганглиев кишечника Langley говорит следующее: „...the nerve-cells of the plexuses of Auerbach and Meissner do not belong to the cells of the sympathetic but are cells of a different nature“ (12).

Какой же вид имеют эти клетки „отличной от симпатических природы“? Единственным пока ответом мы имеем уже приведенную выше схему Догеля - чувствительных и моторных клеток „первого“ и „второго“ типов. Михайлов, описавший 8 основных типов нервных клеток в периферической симпатической системе и 9 типов—в центральной симпатической системе, не построил на основании своих данных какой либо схемы рефлекторного процесса.

Собственные исследования.

Материал и техника.

Материалом для исследования служили мне кролики, кошки, собаки, причем за последнее время я пользовался главным образом щенками, как наиболее благодарным материалом. В своих исследованиях я пользовался методом т. наз. приблизительной окраски метиленовой синью. Сравнивая различные модификации этого метода, я пришел к убеждению, что всего лучше нервные клетки окрашиваются по методу Догеля (6) (вырезывание кусочков органа и окрашивание в термостате слабым $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ 0/0 раствором метиленовой сини). Этот метод окраски был применен в большинстве моих опытов. Незначительная модификация метода состояла в следующем: раствор метиленовой сини при стоянии в чашках Petri в термостате, а также при контрольных проверках под микроскопом, под-

сыхает; т. о. концентрация раствора поваренной соли, в котором растворена метиленовая синь, повышается, и фактически окраска идет с гипертоническим раствором, что, по моим наблюдениям, сильно вредит окраске и производит деструктивные изменения в нервной ткани; поэтому для растворения метиленовой сини я брал 0,7—0,75% раствор поваренной соли. В таком гипотоническом растворе окраска наступает, по моим наблюдениям, интенсивнее и быстрее. Чашки Petri в некоторых случаях заменялись мною, далее, несложным прибором, который состоял из шнура шелковой или хлопчатобумажной ткани и 2-х маленьких стеклянных трубочек. Последние укреплялись в горизонтальном положении по одной оси так, чтобы между ними имелся перерыв в 1 1/2 сантиметра. В обе трубочки пропускался один шнур, который в месте перерыва разделялся на составляющие его нити так, чтобы в этом месте получилось подобие гамака. Один из свободных концов шнура погружался в цилиндр с раствором (1/10—1/20%) метиленовой сини, причем раствор был налит до краев цилиндра, другой же—в цилиндр с таким же раствором, но с низким стоянием жидкости. Получался таким образом сифон, и метиленовая синь медленно перетекала из одного цилиндра в другой. Исследуемый кусочек органа помещался на упомянутый гамак из нитей шнура. Весь прибор ставился в термостат, куда для увлажнения помещались также плоские чашечки с водою. Таким образом кусочек с нижней своей стороны, в месте касания с нитями, получал все время свежие порции метиленовой сини. Результат окраски таким способом, по моим наблюдениям, лучше и надежнее, нежели при обыкновенной окраске в чашечках Petri.

Для окраски я вырезывал из прямой и толстой кишек (преимущественно *colon descendens* и *flex. sigmoidea*) небольшие (1 сант.) квадратные кусочки. В вырезанных кусочках тотчас же тупым путем отпрепаровывалась слизистая оболочка от мышечной. Большая часть *t. submucosae* остается при этом со слизистой оболочкой, а вместе с нею и большая часть *Meissner*'ова сплетения; поэтому для окраски этого сплетения слизистая помещалась эпителии книзу. *Tunica muscularis propria* в свою очередь подвергалась препаровке, продольный слой ее удалялся, причём большая часть *Auerbach*'ова сплетения оставалась связанной с циркулярным слоем *); при окраске циркулярный слой помещался своей наружной

*) Это как-бы противоречит опытам *Magnusa* (16), который, отпрепаровывая продольный слой мышц от циркулярного слоя *t. muscularis propriae*

стороной кверху. Удовлетворительно окрашенные препараты, после контроля под микроскопом, фиксировались насыщенным раствором пикриновокислого аммония и сохранялись в смеси равных объемов пикриновокислого аммония, глицерина и воды. Фиксаж молибденово-кислым аммонием по Böte не употреблялся, так как я неоднократно замечал, что этот фиксаж вызывает ряд нежелательных изменений как в окраске, так и в нервных элементах (появление очень крупных варикозностей и вздутий осевых цилиндров).

Наблюдения.

При исследовании нервных клеток Auerbach'ова и Meissner'ова сплетения мне удалось наблюдать и выделить 3 основных типа нервных клеток.

1) *Мультиполярные клетки*, „моторные клетки“ Догеля (рис. 7 М.). Величина их колеблется в пределах от 0,025 до 0,54 мм. От тела клетки, имеющего обычно вид неправильного овала, отходит большое количество дендритов, которые усажены шипиками и утолщениями и имеют уплощенную форму.

В некоторых случаях дендриты коротки и, тесно переплетаясь между собою, образуют как-бы корону или розетку. Подобные дендриты с их разветвлениями находятся обычно под капсулой нервной клетки. Такие картины наблюдал Ramon у Cajal в ганглиях центральной симпатической системы, где им описаны субкапсулярные дендриты, образующие т. наз. „nido dendritico“.

Большее количество нервных клеток, относимых мною к первому типу, имеют более длинные дендриты. В этом случае они несомненно прободают капсулу, древовидно делятся, сохраняя всегда уплощенный характер. Концевые разветвления их очень тонки, и их легко можно смешать с тонкими нервными нитями, образующими перипеллюлярные аппараты на клетках. Однако при сильных увеличениях всегда удается отличить конечные разветвления дендритов по характерной угловатости и тончайшим шипикам (рис. 4 М).

кишек, как правило, получал Auerbach'ово сплетение соединенным с продольным слоем мускулатуры. Однако разница в результатах зависит исключительно от техники отсепаровывания мышечных слоев: Magnus раздирал мышечные слои иголкой, а же, чтобы не повредить нервных узлов, удалял продольный слой мускулатуры пинцетом, осторожно отделяя пучки гладких мышц продольного слоя так, что на циркулярном слое почти всегда оставался очень тонкий слой продольных мышц.

Известных анастомозов между разветвлениями дендритов и дендритами соседних нервных клеток мне не удалось обнаружить; большое количество тончайших первичных нитей „интерцеллюлярного сплетения“, обвивающих дендриты до самых конечных веточек последних чрезвычайно маскирует картину.

Наконец, нередко встречаются клетки с очень длинными дендритами; однако характер таких клеток ничем не отличается от описанных выше форм. Дендриты таких клеток длинные, тонкие, но никогда не покидают пределов узла; пробегая между нервными клетками узла, они своими разветвлениями как-бы охватывают тела нервных клеток, причем получаются картины т. наз. „nidos pericelularos“ Сажаля. Всякий раз подробное исследование при сильных увеличениях показывало мне, что эти разветвления никакого отношения к нервным клеткам узла не имеют. Равным образом ни разу мне не удалось наблюдать, чтобы дендриты и их разветвления образовали особые „перикапсулярные аппараты“ на нервных клетках, как это описано Догелем (5) и Михайловым (19).

Между нервными клетками с очень короткими дендритами и клетками с длинными дендритами существует целый ряд переходных форм. Поэтому выделять клетки с очень длинными, но не выходящими из пределов узла дендритами в особый тип, по моему мнению, нет никаких оснований.

Осевоцилиндрический отросток клеток описываемого типа отходит или от тела клетки, или,—что часто наблюдается,—от одного из дендритов (рис. 4 М). Ахон обычно тонок, имеет гладкий вид, иногда в пределах ганглия он отдает коллатерали. Проследить ход последних так, как это было сделано мною в ганглиях уретры (14), здесь мне не удалось. Выходя из нервного узла, ахон входит обычно в пучок нервных волокон, соединяющих узлы сплетения, проходит иногда через несколько соседних узлов и, выходя из нервного стволика, провизкает между отдельными клетками гладких мышц, где, вероятно, и оканчивается. Ахон'ы нервных клеток первого типа, лежащих в Meissner'овом сплетении, направляются к слизистой оболочке, образуя на уровне t. muscularis mucosae нежное сплетение.

2) *Мультиполярные клетки с длинными дендритами, выходящими из пределов ганглия, „чувствительные клетки“ Догеля, „cellulas estrellados de largas expansiones“ Сажаля (24).* Описанные подробно Догелем, клетки эти имеют большой размер, нежели клетки первого типа (до 0,065 mm). Тело их овально,

дендриты имеют вид длинных, гладких нитей. Мне удалось наблюдать, что некоторые из этих дендритов покидают пределы ганглия, входя в состав нервных стволиков, соединяющих отдельные узлы. Дальнейший ход таких длинных дендритов мне проследить не удалось. Осевоцилиндрический отросток отходит от тела клетки, имеет большую толщину, нежели дендриты, не представляет варикозностей. Отхождения коллатералей от аксон'a я не наблюдал. В ганглиях Auerbach'ова сплетения эти клетки встречаются в очень незначительном количестве, значительное число их можно обнаружить лишь в узлах Meissner'ова сплетения. Окрашиваются клетки данного типа очень трудно.

3) *Униполярные и биполярные клетки.* Эти клетки находятся главным образом в ганглиях Auerbach'ова сплетения, в ганглиях же Meissner'ова сплетения они встречаются редко и притом исключительно в тех узлах сплетения, которые при препаровке остаются в связи с tunica muscularis propria. Если клетки эти хорошо окрашены метиленовой синью, то уже при беглом обзоре узла они резко отличаются от всех других типов симпатических нервных клеток: размер их обычно превосходит размер клеток первых двух типов (продольн. диаметр. от 0,06 до 0,07 mm.); они имеют, далее, форму неправильного овала, большую часть удлиненного, хотя очень часто встречаются и грушевидные формы; поверхность их—ровная, каких-либо шипов и выростов на них никогда не замечается; клетки снабжены чрезвычайно толстой капсулой, чем сильно напоминают клетки спинных узлов. В этой капсуле отчетливо выступают ядра клеток (сателлитов), которые часто образуют явственные вдавления на теле клетки (рис. 7, 4). Особенно характерным для данных клеток является, однако, присутствие в них метиленофильной зернистости, мелкой и чрезвычайно равномерно распределенной по всему телу нервной клетки. Нервные клетки данного типа являются биполярными или униполярными, причем существует целый ряд переходных форм между типичными диполярами с широко расставленными отростками и униполярами, что напоминает картины развития клеток спинных узлов у млекопитающих.

Остановлюсь подробнее на описании биполярных клеток (рис. 3). От одного из полюсов этих клеток (реже от двух) отходят два мощных отростка, направляющихся обычно в разные стороны. В начальной своей части эти отростки ничем не отличаются друг от друга. Они толсты, имеют совершенно гладкие контуры и по-

характеру сходны с обычными нейритами симпатических нервных клеток. Один из отростков на некотором расстоянии от клетки делится дихотомически или отдает ряд коллатералей. В результате многократного деления и отхождения коллатералей получаются тонкие варикозные нити, входящие в несомненный контакт с отростками и телами нервных клеток первого типа, образуя перипеллюлярные аппараты. Другой отросток биполярной клетки всегда покидает нервный узел и входит в состав нервных стволиков, соединяющих узлы сплетения. Мне удавалось проследить такие отростки, сохраняющие характер нейрита, на большом протяжении; часто они мчновали несколько соседних узлов, но дальнейший их ход проследить не оказалось возможным. Часто оба отростка покидают узел, в котором лежит такая биполярная клетка, причем один отросток направляется в близлежащий узел, где оканчивается, образуя нити, приходящие в непосредственное соприкосновение с нервными клетками первого типа.

Что касается *униполярных клеток* (рис. 1, U_1 , U_2 ; рис. 2; рис. 4 и рис. 7), то в них от более узкого полюса клетки отходит один мощный отросток. На некотором расстоянии от тела клетки этот отросток делится Т-образно, образуя две ветви, характер которых аналогичен двум описанным ветвям биполяров. И здесь обе ветви толсты, гладки и напоминают строением нейриты. Одна из ветвей (иногда—более тонкая, имеющая тогда вид коллатерали) делится на целый ряд тонких варикозных нитей, путем последовательного дихотомического деления или путем отхождения коллатералей. Эти тонкие варикозные нити образуют перипеллюлярные аппараты, соприкасаясь с отростками и телами нервных клеток первого типа (рис. 1, N; рис. 4, N, к). Иногда такая ветвь униполяра, являющаяся несомненным нейритом, покидает узел, входя в нервный ствол, по которому достигает соседнего нервного узла, где и рассыпается, давая концевые перипеллюлярные аппараты на нервных клетках. Другая ветвь униполяра всегда покидает нервный узел, идет по нервным стволикам, минуя иногда несколько нервных узлов и сохраняя всегда типический гладкий вид. Дальнейший ход этой ветви проследить мне не удалось; один раз лишь я мог констатировать, что такая ветвь вместе с солидным пучком нервных волокон, прободая круговой слой мышц *t. muscularis propriae*, направлялась вглубь, в Meissner'ову сплетению.

Таким образом биполярные и униполярные клетки описываемого мною вида имеют отростки, один из которых (отросток в

случае биполяров, ветвь Т-образного отростка в случае униполярных) является нейритом, входящим в соприкосновение (контакт) с моторными клетками первого типа; что касается второго отростка или второй ветви, то ее окончания и значения, к сожалению, установить не удалось.

Из имевшейся в моем распоряжении литературы я нашел лишь у одного автора указание на присутствие в ганглиях кишечника униполярных нервных клеток, похожих на описываемое мною. Сказанное относится к работе La Willa (13), с которой я мог ознакомиться лишь по подробному реферату Ramon у Cajal'a в его „Textura“. Здесь приведены цитаты из работы La Willa и репродуцированы его рисунки, причем некоторые униполярные клетки своим видом напоминают описываемый мною тип униполяров. Однако свои униполяры La Willa относит к моторным клеткам первого типа, о характере же отростков не говорит ничего. Догель описанные La Willa униполяры считает результатом недоокраски.

В виду этого я позволю себе вкратце описать основные отличия найденных мною нервных униполярных и биполярных клеток.

От клеток первого типа (моторных) они отличаются:

- а) крупной величиной,
- б) равномерной зернистостью,
- в) присутствием одного Т-образного отростка или двух отростков, но никогда не более,
- г) нейрит их обанчивается не на гладких мышцах или железах, а на нервных клетках.

От клеток второго типа (чувствительных) Догеля эти клетки разнятся:

- а) крупной величиной,
- б) присутствием только одного или двух отростков.

В заключение должен указать, что мне ни разу не удавалось наблюдать на описываемых мною клетках перичеселлюлярных аппаратов.

Окончания нервных волокон в узлах Ауерbach'ова и Meisner'ова сплетения. а) Первый вид окончаний. Мякотные нервные волокна. Мякотные нервные волокна, входящие в состав сплетений, находятся в большом количестве в прямой кишке, в несколько меньшем—в толстой. У кошки их значительно больше, нежели у собаки, у кроликов мякотные нервные волокна почти отсутствуют. Все мякотные волокна, входящие в состав сплетений и

пропикающие в узлы, очень тонки. Meissner'ово сплетение, особенно глуболежащая часть его, которая прилегает снаружи к t. muscularis mucosae очень богато мякотными нервными волокнами. В Luembach'овом сплетении их значительно меньше. Часть мякотных нервных волокон, проходя по нервным стволикам и узлам сплетений, не дает в узлах никаких аппаратов и направляется к гладким мышцам. Некоторые же мякотные волокна в ганглиях, на местах Ranvier'овских перехватов, отдают безмякотные ветви, которые, делясь, образуют перипеллюлярные аппараты на нервных клетках. Эти перипеллюлярные аппараты представляют собою как-бы корзинку, сплетенную из тонких варикозных питей. Перипеллюлярные аппараты такого типа много раз описаны в нервных узлах симпатической нервной системы (Тимофеев, 28, Смирнов, 26, Догель, 3, Плошко, 22, и др.); и необходимо лишь отметить, что эти перипеллюлярные аппараты отличаются своим компактным видом и обычно охватывают лишь тело клетки, не соприкасаясь с ее отростками; эта характерная особенность отмечена мною и в нервных узлах уретры (14).

На препаратах с сохранными tunica serosa и частью брыжжейки можно легко наблюдать, что мякотные волокна в составе крупных нервных стволиков подходят к кишке по брыжжейке, прободают tunicam serosam и слой t. muscularis propriae, направляясь к Luembach'ову и Meissner'ову сплетениям.

Безмякотные нервные волокна. Часть безмякотных нервных волокон, оканчивающихся в узлах, происходит из мякотных нервных волокон. В нервных стволиках брыжжейки и в нервных стволиках, соединяющих ганглии сплетений, многие мякотные нервные волокна теряют мякоть и продолжают в виде безмякотных волокон. Перипеллюлярные аппараты, образованные такими безмякотными волокнами, совершенно тождественны по виду с только что описанными перипеллюлярными аппаратами, образованными тонкими мякотными нервными волокнами.

Второй вид окончаний. При полной, интенсивной окраске нервных узлов, наблюдается большое количество очень тонких варикозных нитей, пробегających в узле в различных направлениях между нервными клетками и образующих как-бы сплетение (интерпеллюлярное сплетение Догеля). Нити этого сплетения подходят к дендритам клеток первого типа и соприкасаются с дендритами и телами клеток образуя несомненный контакт. (рис. 4, I; рис. 5; рис. 6, I).

Никогда я не замечал какого-либо намека на капсулу, отделяющую поверхность дендрита от нитей периделлюлярного аппарата. Очень часто варикозные нити, принадлежащие периделлюлярному аппарату, пробегают вдоль всего дендрита, завиваясь вокруг него несколькими оборотами (такие отношения описаны мною в ганглиях женской уретры, где я этот род окончаний сравниваю с т. наз. „лазающими волокнами“).

Часть нитей, соприкасаясь на своем пути с дендритами, доходит до тела нервной клетки, проникает под капсулу ее и оказывается на теле клетки несколькими пуговчатыми утолщениями (рис. 5, 6). Таким образом окончания нервных волокон второго вида в ганглиях образуют контакт главным образом с дендритами нервных клеток и поэтому не имеют того компактного вида, который характерен для периделлюлярных аппаратов, образованных мягкими нервными волокнами.

По моим наблюдениям в происхождении нитей интерделлюлярного сплетения и в образовании окончаний второго вида на дендритах и клетках участвуют нейриты описываемых мною биполяров и униполяров. Следовательно, нити интерделлюлярного сплетения — симпатического происхождения, и наличие их указывает на несомненную связь симпатических нейронов друг с другом. Для того, чтобы наиболее убедительным образом подтвердить это положение, я прибегнул к экспериментальной его проверке.

Экспериментальная часть.

Если нейроны периферической симпатической системы связаны между собою при помощи периделлюлярных аппаратов, посылаемых симпатическими нервными клетками этой же системы, то эти периделлюлярные аппараты останутся неповрежденными и в том случае, если мы методом пер рождения устраним все волокна центрального происхождения и их окончания на клетках. Таким образом возникла задача — устранить в определенном отделе кишечного тракта все подходящие волокна симпатической и автономной систем.

Вначале я решил для этого прибегнуть к иссечению всех подходящих к прямой кишке нервных волокон т. е. повторить опыт Власова (29). У собаки мною были перерезаны, с иссечением кусочков нервов, nn. erigentes, n. mesentericus, nn. hypogastrici. а через 10 дней, по заживлении брюшной раны, внебрюшинным

путем был перерезан и *p. rudendus*, который был обнажен глубоким разрезом по обоим сторонам крестца. На 25-й день после первой операции, когда явления получившейся *ischuriae paradoxae* значительно ослабли в силе, животное было убито, и симпатические ганглии прямой кишки окрашены метиленовой синью.

Исследование показало громадное количество перицеллюлярных аппаратов на клетках первого типа и их дендритах, а также значительное количество тонких мягкотных нервных волокон. Полученные данные заставили меня сомневаться, действительно ли такой операцией гарантируется полное обезнервливание прямой кишки. Всегда возможно предположить, что существуют еще не описанные нервные пути, а особенно нервные стволы, спускающиеся к *gestum* из выше лежащих отделов кишечного тракта. Тогда я поставил опыты в несколько ином виде.

В определенном участке толстой кишки (главным образом *colonis descendentes*) выкраивался четырехугольный лоскут, причем острым скальпелем рассекалась вся *tunica muscularis propria* и *tela submucosa* до *t. muscularis mucosae*. Благодаря сокращению мышц, изолированный четырехугольник довольно сильно сокращался, места разрезов широко зияли, и глубину разреза хорошо можно было контролировать невооруженным глазом. Кровотечения останавливались перевязкой сосудов на месте ранения. Чтобы предупредить прободения кишки на месте разреза, где кишечная стенка состояла лишь из *t. mucosae* и *t. muscularis mucosae*, на нее накладывалось несколько (4—8) швов, соединявших и стягивавших края разрезов. Таким образом участок *Auerbach*'ова сплетения, соответствующий вырезанному четырехугольнику, изолировался от всех нервных волокон (симпатической и автономной систем), подходящих извне.

Животные (кошки, щенки) переносили операцию очень хорошо. Вначале (3—4 дня) они получали молочную диету, а затем обычную пищу. Через 12—20 дней животное убивалось, и изолированный четырехугольник окрашивался метиленовой синью. Одновременно окрашивались контрольные кусочки из неповрежденной мышечной стенки кишки.

Всего мною было прооперировано описываемым способом 9 кошек и 2 щенка. Погибла от перитонита 1 кошка. Удачная окраска получилась в 4 случаях. Привожу наиболее характерные из них.

Опыт 2-й. Кошка. Наркоз А. С. Е. Вскрыта брюшная полость. Извлечена нисходящая толстая кишка. Четыреугольный надрез до *t. muscularis mucosae*. 8 швов на края разрезов. Шов на брюшину с мышцами. Шов на кожу. Collodium с хинином (чтобы животное не лизало раны и не вырывало швов). На 14-й день животное убито хлороформом. Изолированный кусочек окрашен по Догелю метиленовой синью. Обильное сплетение тонких варикозных нитей вокруг клеток, несомненные перичеселлюлярные аппараты. Мякотных волокон нет. В контрольных кусочках много хорошо окрашенных мякотных волокон.

Опыт 8-й. Кошка. Наркоз А. С. Е. Вскрыта брюшная полость. Извлечена нисходящая кишка. Четыреугольный разрез до *t. muscularis mucosae*. Небольшое кровотечение остановлено перевязкой сосуда в ране. 6 швов, соединяющих края разрезов. Шов на брюшину с мышцами, шов на кожу. Collodium с хинином. Заживление *per primam*. На 18-й день животное убито эфиром. Брюшная полость вскрыта. Брыжжейка тонкой кишки, спаявшаяся с оперированным местом, осторожно удалена. Четыреугольный (изолированный) кусочек окрашен метиленовой синью по Догелю. Мякотных волокон нет. В ганглиях Аuerbach'ова сплетения большое количество тонких варикозных нитей, образующих перичеселлюлярные аппараты. Хорошо окрашены двигательные окончания в гладких мышцах. В контрольном участке много мякотных волокон.

Опыт 11-й. Щенок. Наркоз хлороформом. Вскрыта брюшная полость. Извлечена *colon descendens*. Четыреугольный надрез до *t. muscularis mucosae*. 5 швов на края разрезов. Шов на брюшину с мышцами, шов на кожу. Заживление *per primam*. На 16-й день животное убито хлороформом. Брюшная полость вскрыта. К оперированному месту прилипла брыжжейка тонкой кишки, которая осторожно удалена тупым путем. Изолированный кусочек окрашен по Догелю метиленовой синью. Перичеселлюлярные аппараты на нервных клетках Аuerbach'ова сплетения и их дендритах (рис. 3, J). Хорошо окрашены униполярные клетки. Много нервных окончаний в гладких мышцах. Местами остатки перерожденных мякотных волокон. Контрольный кусочек—много мякотных волокон.

Результаты приведенных опытов показывают, что изолированные от экзогенных волокон ганглии Аuerbach'ова сплетения толстых кишек сохраняют перичеселлюлярные аппараты на клетках. Эти аппараты могут быть только местного происхождения. Следовательно, нейроны Аuerbach'ова сплетения входят в соединение между собой.

В ы в о д ы.

1) В ганглиях Аuerbach'ова и Meissner'ова сплетения толстых кишек, кроме описанных ранее моторных клеток и клеток „второго типа“ Догеля, автором найдены униполярные и бипо-

лярные нервные клетки, резко отличающиеся по своей форме и по характеру отростков от всех других симпатических нервных клеток.

2) По своему строению описываемые клетки напоминают клетки спинных узлов.

3) Нейриты описываемых клеток вступают в контакт с симпатическими нервными клетками типа моторных Догеля при помощи концевых аппаратов, оплетающих дендриты и тела моторных клеток.

4) Таким образом описываемые нейроны могут быть или чисто-комиссуральными клетками, или же чувствительными клетками периферической симпатической нервной системы. В виду того, что перицеллюлярные аппараты на этих клетках обнаружить не удалось, последнее предположение кажется более вероятным.

5) Сплетение тонких варикозных нитей, переходящее в копцевые аппараты на нервных клетках моторного типа, происходит большею частью из нейритов униполярных и биполярных.

6) При устранении путем перерождения всех нервов симпатической и автономной систем, подходящих к определенному участку кишки, в Ауегбаш'овом сплетении этого участка сохраняются перицеллюлярные аппараты на нервных клетках, что показывает, что нейроны периферических симпатических ганглиев связаны между собой.

Заканчивая настоящий труд, с чувством глубокой признательности вспоминаю незабвенного учителя, покойного профессора Д. А. Тимофеева, его постоянное внимание и неоценимые советы в моей работе.

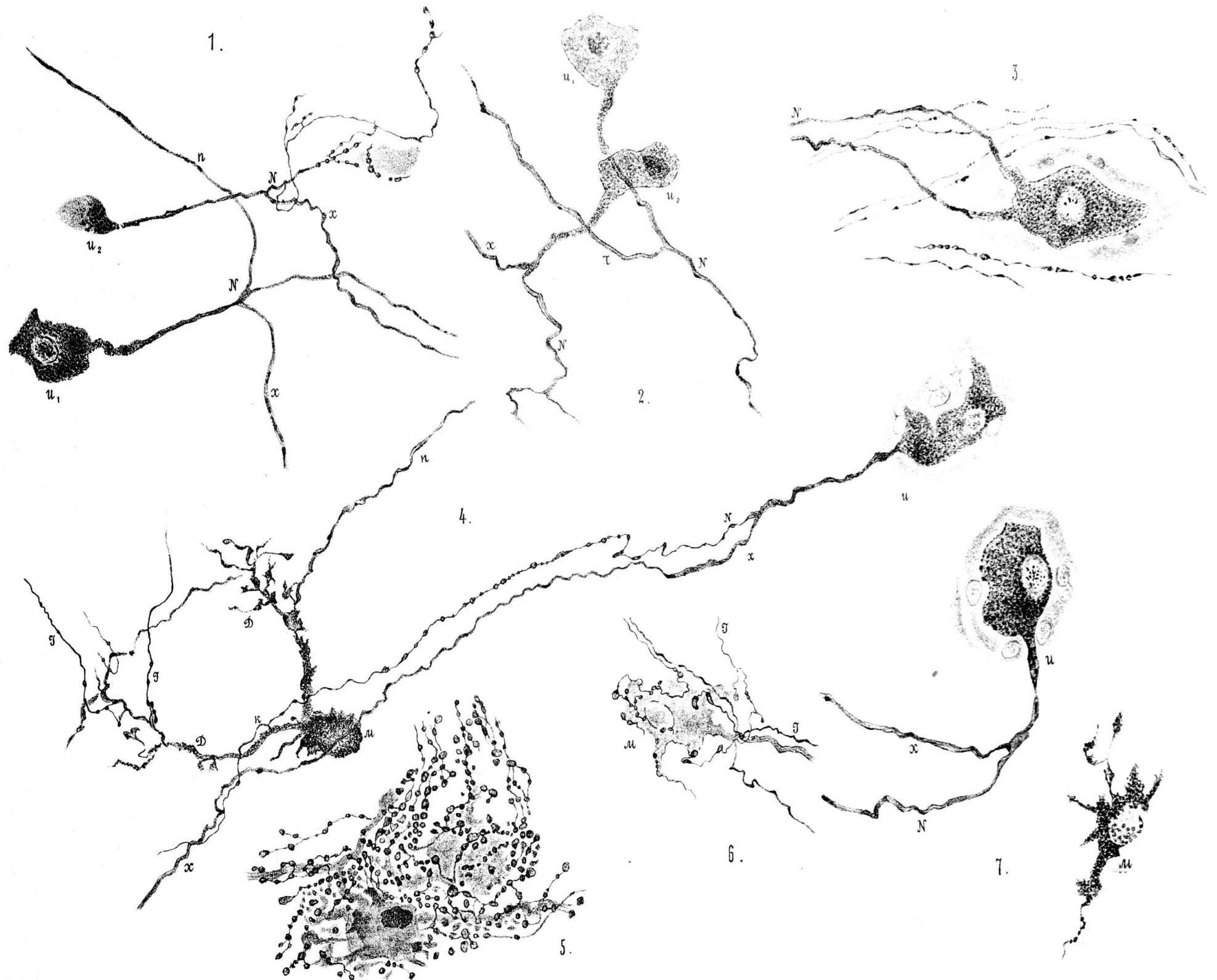
Глубокоуважаемого профессора Николая Александровича Миславского, дарящего и воодушевляющего меня неизменным интересом к моим работам и постоянными советами, прошу принять мою искреннюю благодарность.

Дорогого учителя и друга, глубокоуважаемого профессора А. Н. Миславского, сердечно благодарю за постоянное руководство и советы в лабораторной моей работе.

Л и т е р а т у р а .

1) Арнштейн. Die Nervendigungen und Ganglien der Respirationsorgan. Anat. Anzeig. Bd. XIV, 1897. 2) Догель. Zur Frage über die Ganglien der Darmgeflechte bei den Säugethieren. Anat. Anzeig., V. X, № 16, 1895. 3) Он же. Zur Frage über d. feiner. Bau d. symphat. Nervensystems b. d. Säugeth. Arch. f. microscop. Anat.,

- 1895, Bd. 46. 4) Он же. Zwei Arten symphat. Nervenzellen. *Anat. Anzeig.*, Bd. 11, 1898, H. 22. 5) Он же. Bau der Ganglien in den Geflecht d. Darm. *Arch. f. Anatomie und Phys.*, 1899. 6) Он же. Техника окрашивания нервной системы металеновой синью. СПБ., 1902. 7) Huber. Four lectures on the sympatetic nervous system. *Journ. of comparative neurologie*, vol. VII, № 2. 1897. 8) Kölliker. Ueber die feiner. anatom. u. physiolog. Bedeutung des symphat. Nervensystems. *Wiener klin. Wochenschrift*, 1894, № 40. 9) Он же. Handbuch der Gewebelehre. Leipzig, 1896, S. 856. 10) Langley. A schort account of the symphatetic sistem. *Physiologisch. Congress*, Bern, 1895. 11) Langley. On the question of comissural fibres between nerve-cells hawing the same function and situated in the same sympatetic ganglion..... *Journal of Physiology*, vol XXXI, june 30, 1904. 12) Langley and Anderson. The innervation of the pelvie and adjoining wiscera. *Journal of physiologie*, vol XIX, 1895—96. 13) La Willa. Estructura de los ganglios intestinales. *Revista trimestr. micrografica*, t. II, 1897. Цитировано по R. Cajal'ю (24). 14) Лаврентьев. Zur Frage der Morphologie und Verteilung der Nervenendigungen in der weiblichen Urethra. *Internat. Monatsschrift f. Anatom. u. Physiologie*, Bd. 30, 1913. 15) Lenchosssek. Ueber das Gangl. Sphenopalatin und den Bau d. Sympat Ganglien. *Beitrage zur Histologie des Nervensystems und d. Sinnesorgane*, Wiesbaden, 1894. 16) Magnus. Versuche am überbebenden Dünndarm von Säugethieren. *Archiv f. die ges. Physiologie*, Bd. 102, 1904. 17) Михайлов. Zur Frage von der feineren Structur d. periph. symphat Ganglien. *Anat. Anzeig.*, Bd. 33, 1908. 18) Он же. Mikroskopische Structur der Ganglien des Pl. Solaris und anderer Ganglien des Grenz. des Nerv. Sympath. *Anat. Anzeig.*, 1908. 19) Он же. Die feinere Structur der sympath. Ganglien der Harnblase bei den Säugeth. *Arch. f. microscop. Anatomie*, Bd. 72. 20) Он же. Der Bau der zentralen symphatisch. Ganglien. *International. Monatsschr. f. Anatomie und Physiologie*, Bd. 28, 1911. 21) Oppel. *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere*. II Theil, Jena, 1897. 22) Пешко. О нервных окончаниях в гортани и дыхательном горле млекопитающих. Дисс., Казань, 1896. 23) Ramon y Cajal. Neue Darstellung ven histologischen Bau des Centralnervensystems. *Arch. f. Anatomie und Physiologie*, 1893, Heft V—VI. 24) Он же. Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. I, II, 1-*ra* parte, 1904. 25) Salo. Sur la fine anatomie des ganglions de simphatique. *Archiv. italienn. de biologie*, vol 18, 1893. 26) Смирнов. Zur Kenntnis der Morphologie der symphat. Ganglienzellen beim Frosch. *Anatomische Hefte*, H. 45, 1900. 27) Sakussef. *Comptes rendues des séances de la Societe Imperiale de Naturalistes de St.-Petersbourg*. 16 dec., 1895. 28) Тимофеев. Об окончаниях нервов в мужских половых органах млекопитающих и человека. Дисс., Казань, 1896. 29) Власов. Иннервация движений мочевого пузыря. Дисс., Казань, 1903. 30) Van Gechuchten. *La Cellule*. Tome VIII, 1892, p. 90.



Объяснение рисунков.

Рис. 1. Кошка. Аuerbach'ово сплетение толстой кишки U_1 , U_2 —две униполярные нервные клетки, N—нейриты клеток, X—ветви униполяров, покидающие пределы ганглия; нейрит клетки U_2 распадается на ряд нитей интерцеллюлярного сплетения, охватывающих тела нервных клеток (на препарате не окрашенных); n—ветвь нейрита клетки U_1 , прослеженная до концевых аппарата на нервной клетке моторного типа (на рис. не уместилась). Zeiss. Arochr. 2.0 mm. Apert. 1.40. Comp.-ocul. 6.

Рис. 2. Щенок. Аuerbach'ово сплетение прямой кишки. Две униполярные клетки; N—нейриты клеток; X—ветви, покидающие пределы ганглия. Zeiss. Arochr. 2.0 mm. Apert. 1.40. Compens.-ocul. 6.

Рис. 3. Кошка. Аuerbach'ово сплетение толстой кишки. Би-полярная клетка; N—нейрит. Zeiss. Arochrom. 2.0 mm. Ap. 140. Com.-oc. 6.

Рис. 4. Собака (после перерезки и перерождения всех подходящих к прямой кишке нервов). Аuerbach'ово сплетение прямой кишки. U—униполярная нервная клетка; M—нервная клетка „моторного“ типа; N—ее нейрит; D—дендриты; K—место контакта нейрита униполяра с дендритом моторной клетки; J, J—тонкие нити интерцеллюлярного сплетения, входящие в контакт с дендритами клетки M. Zeiss. Arochr. 2.0. Apert. 1.40. Comp.-oc. 6.

Рис. 5. Кошка. Аuerbach'ово сплетение толстой кишки. Перичеллюлярные аппараты на телах и отростках нервных клеток „моторного“ типа, образуемые нитями интерцеллюлярного сплетения. Zeiss. Arochr. 2.0. Apert. 1.40. Comp.-oc. 8.

Рис. 6. Щенок (после операции „изолированного кусочка“). Аuerbach'ово сплетение изолированного от центральных нервных проводников кусочка толстой кишки. Перичеллюлярные аппараты на нервной клетке моторного типа; J—нити интерцеллюлярного сплетения. Zeiss. Arochr. 2.0. Apert. 1.40. Comp.-oc. 8.

Рис. 7. Кошка. Униполярная нервная клетка и нервная клетка моторного типа; N—нейрит униполяра; X—вторая ветвь униполяра. Zeiss. Arochr. 2.0. Apert. 1.40. Comp.-oc. 6.