

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	8
Благодарности	9

Часть I. Введение в гистологию

Глава 1. Предмет и задачи гистологии. Уровни структурно-функциональной организации живого	13
Контрольные вопросы	15
Глава 2. Краткий исторический очерк развития микроскопии, гистологии и эмбриологии	16
Контрольные вопросы	30
Глава 3. Методы исследования в гистологии и эмбриологии	31
3.1. Методы исследования в гистологии	31
3.2. Методы исследования в эмбриологии	43
Контрольные вопросы	44

Часть II. Цитология

Глава 4. Основы общей цитологии	47
4.1. Морфофункциональные системы клетки	49
4.1.1. Покровная система клетки (плазмолемма)	50
4.1.2. Внутренняя метаболическая среда (цитоплазма) и ее компартменты	59
4.1.3. Опорно-двигательная система клетки	74
4.1.4. Система реактивности клетки (восприятия, трансформации и передачи сигналов)	80
4.2. Воспроизведение клеток	81
4.3. Рост и дифференцировка клеток	86
4.4. Реактивные изменения и гибель клеток	88
4.5. Заключение	92
Контрольные вопросы	92

Часть III. Учение о тканях (общая гистология)

Глава 5. Общие принципы организации, развития и классификации тканей	95
5.1. Ткани как структурные компоненты живых систем	95
5.2. Формирование источников развития тканей у некоторых позвоночных. Зародышевые листки и эмбриональные зачатки тканей. Стволовые тканевые клетки	96
5.3. Эмбриональный гистогенез	101
5.4. Классификация тканей	106
Контрольные вопросы	110

Глава 6. Система эпителиальных тканей и их производные	111
6.1. Эпителии кожного типа	114
6.2. Эпителии кишечного типа	119
6.3. Эпителии почечного типа	120
6.4. Эпителии целомического типа	121
6.5. Эпителии нейроглиального типа	122
6.6. Железистые эпителии и железы	123
6.7. Физиологическая и репаративная регенерация эпителиев и желез	125
Контрольные вопросы	126
Глава 7. Система тканей внутренней (метаболической) среды	127
7.1. Ретикулярная ткань	127
7.2. Кровь и лимфа как ткани	128
7.3. Кроветворение (гемопоз)	138
7.4. Возрастные изменения и реактивность системы крови	147
7.5. Соединительные ткани	147
7.5.1. Рыхлая соединительная ткань	147
7.5.2. Жировая ткань	157
7.5.3. Слизистая ткань	158
7.6. Эндотелий	158
7.7. Взаимодействия клеток системы крови и соединительной ткани в условиях воспаления и регенерации тканей	159
Контрольные вопросы	161
Глава 8. Соединительные ткани с опорно-механической функцией	162
8.1. Плотные соединительные ткани	162
8.2. Скелетные ткани	163
8.2.1. Хрящевые ткани	163
8.2.2. Костные ткани	166
Контрольные вопросы	173
Глава 9. Мышечные ткани	174
9.1. Скелетная поперечнополосатая мышечная ткань	174
9.2. Сердечная поперечнополосатая мышечная ткань	179
9.3. Гладкая мышечная ткань	182
9.4. Мионевральная ткань	185
9.5. Миоидные клетки	186
Контрольные вопросы	187
Глава 10. Ткани нервной системы	188
10.1. Нейроны	190
10.2. Нейроглия	195
10.3. Нервные волокна и нервные окончания. Синапсы	197
10.4. Рефлекторные дуги	204
10.5. Регенерация гистологических элементов нервной ткани	205
Контрольные вопросы	206
Глава 11. Реактивность и регенерация тканей	207
11.1. Реактивность тканей	207
11.2. Физиологическая регенерация и регенерационный гистогенез	208
Контрольные вопросы	210

Часть IV. Частная гистология

Введение в гистологию органов и систем человека	213
Глава 12. Система кожных покровов	214
12.1. Развитие и строение кожи	215
12.2. Железы и придатки кожи	221
12.3. Возрастные изменения, реактивность и регенерация кожи	228
Контрольные вопросы	230
Глава 13. Пищеварительная система	231
13.1. Передний отдел пищеварительного тракта	232
13.1.1. Полость рта, губы, щеки, зубы, десны, язык	232
13.1.2. Большие слюнные железы	242
13.1.3. Твердое и мягкое нёбо. Миндалины	245
13.1.4. Глотка и пищевод	247
13.2. Органы среднего и заднего отделов пищеварительного тракта	251
13.2.1. Желудок	251
13.2.2. Тонкая кишка	257
13.2.3. Толстая кишка. Червеобразный отросток. Прямая кишка	263
13.3. Поджелудочная железа	267
13.4. Печень, желчевыводящие пути и желчный пузырь	270
Контрольные вопросы	278
Глава 14. Сердечно-сосудистая система	279
14.1. Артерии	281
14.2. Сосуды микроциркуляторного русла	284
14.3. Вены	290
14.4. Лимфатические сосуды	292
14.5. Сердце	293
Контрольные вопросы	298
Глава 15. Дыхательная система	299
15.1. Воздухоносные пути (полость носа, гортань, трахея и внелегочные бронхи)	300
15.2. Легкие	304
15.2.1. Внутрелегочные бронхи	304
15.2.2. Респираторный отдел легких	305
15.3. Плевра	309
Контрольные вопросы	310
Глава 16. Система органов мочеобразования и мочевыведения	311
16.1. Почки	312
16.2. Мочевыводящие пути	319
Контрольные вопросы	322
Глава 17. Система органов кроветворения и иммунной защиты	323
17.1. Костный мозг	323
17.2. Тимус	326
17.3. Лимфатические узлы и лимфоидные образования в органах	328
17.4. Селезенка	331

17.5. Иммуитет и его виды	334
17.6. Клеточные основы кооперации в иммунных реакциях	336
Контрольные вопросы	338
Глава 18. Эндокринная система	339
18.1. Гипоталамус	341
18.2. Гипофиз	343
18.3. Эпифиз	348
18.4. Щитовидная железа	349
18.5. Околощитовидные железы	354
18.6. Надпочечники	356
18.7. Дисперсная группа эндокринных клеток (APUD-серия клеток)	360
Контрольные вопросы	362
Глава 19. Нервная система	363
19.1. Периферические нервы	364
19.2. Чувствительные узлы	365
19.3. Спинной мозг	367
19.4. Головной мозг	371
19.4.1. Ствол головного мозга	371
19.4.2. Мозжечок	373
19.4.3. Кора большого мозга	377
19.5. Оболочки спинного и головного мозга	381
19.6. Вегетативная нервная система	384
19.7. Параганглии	387
Контрольные вопросы	389
Глава 20. Сенсорная система (органы чувств)	390
20.1. Орган зрения	390
20.2. Орган обоняния	402
20.3. Орган вкуса	404
20.4. Орган равновесия и слуха	406
20.5. Орган осязания	414
Контрольные вопросы	416
Глава 21. Система опоры и движения организма	417
21.1. Кость как орган	417
21.2. Соединения костей	421
21.3. Хрящи	422
21.4. Мышцы	422
21.5. Сухожилия	427
Контрольные вопросы	428
Часть V. Воспроизведение человека (медицинская эмбриология)	
Глава 22. Половые системы	431
22.1. Развитие половых клеток (прогенез)	431
22.2. Органы мужской половой системы	440
22.2.1. Яички	441
22.2.2. Семявыносящие пути и железы	444
22.2.3. Половой член	448

22.3. Регуляция функции яичек	449
22.4. Органы женской половой системы	451
22.4.1. Яичники	451
22.4.2. Матка, маточные трубы, влагалище	457
22.5. Овариально-менструальный цикл	465
22.6. Эмбриональное развитие человека	469
22.6.1. Оплодотворение и дробление	469
22.6.2. Имплантация и гаструляция	475
22.6.3. Нейруляция и сегментация мезодермы	480
22.7. Плодный период	482
22.8. Внезародышевые органы и ткани. Плацента	490
22.9. Критические периоды и аномалии развития	501
Контрольные вопросы	507
Заключение. Медицинское значение курса гистологии	508
Список литературы	511
Предметный указатель	512

Глава 19

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Реактивные свойства, присущие организму человека, заключаются в способности воспринимать раздражения и отвечать на них адекватными реакциями. Это стало возможным благодаря развитию (наряду с иммунными и эндокринными органами) комплекса связанных между собой невральных образований, в состав которого входят как специализированные органы, так и одиночные клетки и их группы.

Гистологическими элементами, способными воспринимать раздражения и возбуждаться в ответ на стимулы, являются нервные клетки, или нейроны (см. главу 10). Последние являются ведущим клеточным дифферентом органоспецифических нервных тканей, каждой из которых присущи особенности функциональной специализации в составе конкретных органов. Большинство авторов, однако, не разделяет эту точку зрения. Действительно, рассматривая нервную систему с позиции взаимосвязи ее ведущих гистологических элементов, можно сделать вывод о существовании в организме единой *нейронной сети (нервной ткани)*. Это связано с особенностями нейрогистогенеза, когда часть нервной клетки — перикарион — находится в одном органе, а отростки простираются далеко за пределы этого органа. Кроме того, отростки нейронов, входя в другие органы нервной системы, формируют синаптические связи с множеством других нейронов, а с помощью эфферентных волокон взаимодействуют с исполнительными органами. По мнению А.А. Заварзина (1954), в нервной системе признаки, характерные для строения органа, доминируют над признаками, присущими структуре тканей, а строение органов перекрывается признаками, свойственными строению всей нервной системы. В нервной системе отражается вся сложность организации целостного организма.

С учебной целью в нервной системе будут рассмотрены ее гистологические элементы, объединенные в ткани в составе конкретного органа.

Нервная система функционирует на основе *рефлексов* — ответных реакций организма, осуществляемых при посредстве центральной нервной системы. И.М. Сеченов впервые в книге «Рефлексы головного мозга» (1863) обосновал положение о том, что все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения представляют собой рефлексы. Морфологическим субстратом рефлексов являются рефлекторные дуги, состоящие из цепи афферентных, ассоциативных и эфферентных нейронов (см. главу 10).

Нервную систему в анатомическом отношении делят на *центральную* и *периферическую*. Центральная нервная система (ЦНС) состоит из головного и спинного мозга. К периферической нервной системе (ПНС) относятся

нервы, отходящие от головного и спинного мозга (черепные и спинномозговые), чувствительные узлы и окончания периферических нервов. Нервная система в физиологическом отношении подразделяется на *соматическую* (цереброспинальную) и *автономную* (вегетативную). Первая иннервирует все тело, за исключением внутренних органов, сосудов и желез, вторая — регулирует деятельность висцеральных органов.

Источниками развития органов нервной системы являются нервная трубка, нервный гребень и эмбриональные нейральные плакоды (утолщение эктодермы по бокам формирующейся нервной трубки в головной части зародыша). Из туловищного отдела нервной трубки развивается спинной мозг, из краниального — головной мозг. Из нервного гребня образуются чувствительные, симпатические и интрамуральные узлы, а также хромаффинные клетки надпочечников, параганглиев и нейроэндокринные клетки APUD-серии. В развитии стромальных элементов и оболочек мозга и нервов принимают участие гистологические элементы мезенхимы.

Параллельно с развитием головного и спинного мозга происходит формирование чувствительных и периферических автономных ганглиев.

19.1. ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ НЕРВЫ

Периферические нервы состоят из пучков миелиновых и безмиелиновых нервных волокон, одиночных нейронов или их скоплений и оболочек (см. главу 10). Тела нейронов находятся в сером веществе спинного и головного мозга и чувствительных узлах (ганглиях). В составе нервов находятся чувствительные (афферентные) и двигательные (эфферентные) нервные волокна, но чаще те и другие. Между нервными волокнами располагается *эндоневрий*, представленный тонкими прослойками рыхлой соединительной ткани с сосудами (рис. 19.1).



Рис. 19.1. Строение периферического нерва: 1 — эндоневрий; 2 — периневрий; 3 — эпиневрй; 4 — кровеносный сосуд; 5 — жировые клетки; микрофотография, обработка осмиевой кислотой (увеличение малое)

Периневрий окружает отдельные пучки нервных волокон. Он содержит 5–6 пластов однослойного эпителия эпендимоглиального типа, лежащего на базальной мембране, разделенного прослойками рыхлой соединительной ткани. Периневрий является продолжением эпителия оболочек мозга (см. ниже). По жидкости периневрального пространства могут распространяться вирусы (например, бешенства).

Наружная оболочка — *эпиневрй* — представляет собой поверхностную соединительнотканную оболочку нерва, состоящую из плотной соединительной ткани с кровеносными и лимфатическими сосудами, нервными

окончаниями, жировыми клетками (см. рис. 19.1). Одиночные нейроны и их скопления в составе нервов, как правило, встречаются в автономной нервной системе.

19.2. ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ УЗЛЫ

Чувствительные узлы расположены по ходу спинномозговых, а также черепных нервов.

Источниками развития тканевых элементов спинномозгового узла являются клетки нервного гребня и мезенхима. Клетки нервного гребня дифференцируются в аполярные нейробласты, дифференцированные полярные нейробласты, молодые и зрелые нейроны. На стадии молодого нейрона обнаруживаются ганглионарные глиоциты, которые окружают тело нейрона и переходят на их отростки. В органогенезе аксоны биполярного нейробласта вступают в спинной мозг в составе заднего корешка (рис. 19.2).

Дендриты в составе чувствительной части смешанного спинномозгового нерва направляются на периферию, где формируют рецепторы. В процессе дифференцировки биполярного нейробласта в ложноуниполярный нейрон отростки (аксон и дендрит) тесно сближаются, образуют несколько витков вокруг тела, а затем Т-образно расходятся. Ганглионарные глиоциты формируют вокруг нейрона капсулу, снаружи появляются базальная мембрана и коллагеновые волокна (рис. 19.3). Плазмолеммы нейрона и глиоцита формируют многочисленные контакты по типу интердигитации. Здесь возможны метаболические взаимодействия глиоцита и нейрона.

Отростки нейронов, которые направляются в спинной мозг, принято называть центральными, а направляющиеся на периферию и заканчивающиеся рецепторами — периферическими. Оба отростка становятся миелинизированными. Соединительнотканнные структуры узла возникают из мезенхимы.

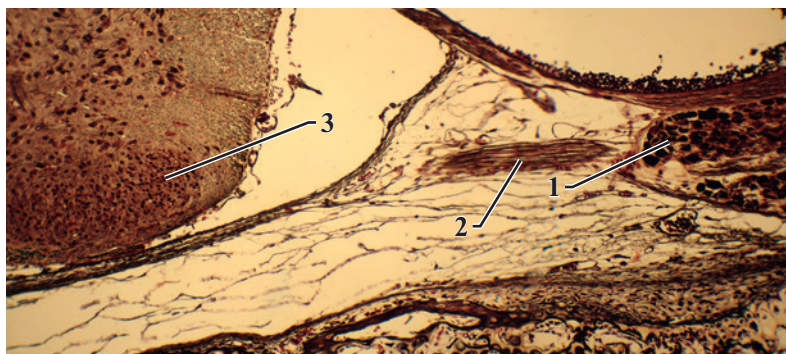
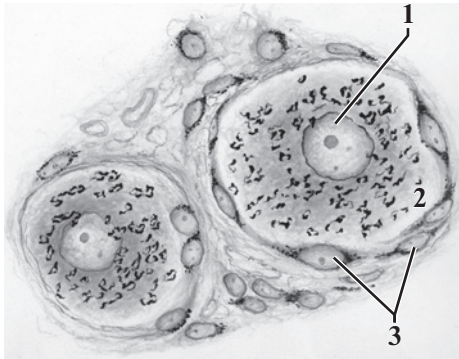
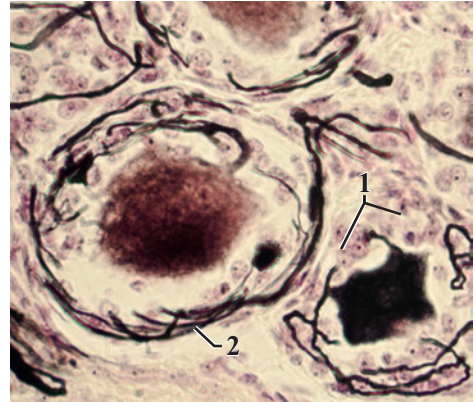


Рис. 19.2. Развитие спинного мозга и спинномозгового (чувствительного) узла: 1 — спинномозговой узел; 2 — формирующийся задний корешок спинного мозга; 3 — задний рог спинного мозга; микрофотопанорама, импрегнация нитратом серебра (увеличение малое)



а



б

Рис. 19.3. Строение ложноуниполярного нейрона: а — схема; 1 — ядро; 2 — цитоплазма; 3 — глиоциты ганглия; б — микрофотография: 1 — глиоциты ганглия; 2 — отросток нейрона; импрегнация нитратом серебра, увеличение большое

Спинномозговой узел имеет соединительнотканную капсулу, от которой вглубь узла проникают кровеносные сосуды в прослойках соединительной ткани. Ведущий клеточный дифферон нервной ткани узла представлен псевдоуниполярными (ложноуниполярными) нейронами. В сформированном спинномозговом узле тела псевдоуниполярных нейронов лежат на периферии узла группами, разделенными прослойками соединительной ткани, тогда как нервные волокна проходят через центральную часть узла (рис. 19.4).

Тела нейронов имеют грушевидную или округлую форму, размеры тел нейронов переменны — от 30 до 120 мкм в диаметре. Нейроны малого диаметра отвечают за болевую и температурную чувствительность; большие — специализированы на проприорецепции. Количество нейронов в узле у человека достигает 30 тыс. и более. В цитоплазме крупных нейронов хорошо развит синтетический аппарат. По электронной плотности цитоплазмы различают темные, светлые, а также переходные формы нейронов. В цитоплазме чувствительного нейрона синтезируются нейромедиатор ацетилхолин, а также различные пептиды (субстанция Р, холецистокинин и др.).

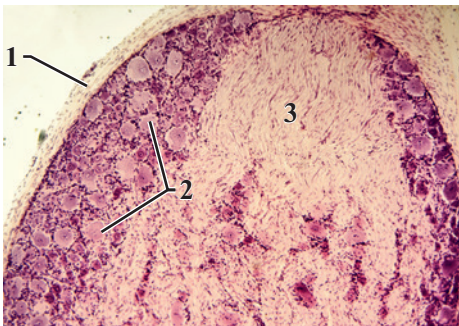


Рис. 19.4. Строение чувствительного узла: 1 — капсула; 2 — группа ложноуниполярных нейронов; 3 — нервные волокна; микрофотография, окраска гематоксилином и эозином (увеличение малое)

Реактивные изменения. При повреждении периферических нервов, спинного и головного мозга в зависимости от тяжести травмы в чувствительных нейронах наблюдаются хроматолиз, разрушение митохондрий, эксцентричное расположения ядра. В ряде случаев происходит гибель

нейронов. Ганглионарные глиоциты размножаются, отростки клеток проникают в перикарион нейрона, поглощают реактивно измененные органеллы нейрона. На месте погибших нейронов возникают скопления мелких макрофагоподобных клеток.

19.3. СПИННОЙ МОЗГ

Спинальный мозг расположен в позвоночном канале, является частью центральной нервной системы.

Развитие. Источником развития спинного мозга является туловищный отдел нервной трубки. Кроме того, в развитии органа принимает участие мезенхима. В составе нервной трубки стволовые матричные клетки интенсивно митотически делятся и дивергентно дифференцируются в нейробласты, глиобласты и эпендимобласты. Вскоре в стенке нервной трубки формируются три зоны: вентрикулярная, промежуточная и маргинальная (краевая вуаль).

В вентрикулярной (эпендимной) зоне наблюдаются митотически делящиеся матричные клетки. Промежуточная зона (плащевая, мантийная) образована нейробластами и глиобластами, которые мигрировали из вентрикулярной зоны. Из клеток промежуточной зоны в дальнейшем образуется серое вещество спинного мозга. Нейробласты в этой зоне митозом уже не делятся. Они дифференцируются, образуя отростки, в нейроны (рис. 19.5). Из внутренних клеток вентрикулярной зоны дифференцируются эпендимоциты, выстилающие центральный канал спинного мозга.

Глиобласты, выселяясь в толщу промежуточной зоны, сохраняют способность делиться митозом. Из отростков нервных клеток и глиобластов формируется наружная — маргинальная зона (краевая вуаль) нервной трубки. Позднее эта зона образует белое вещество спинного мозга. Таким образом, в туловищном отделе нервной трубки нейроны занимают центральное, а их отростки — периферическое положение, формируя в последующем серое и белое вещество спинного мозга.

Дифференцировка нейронов спинного мозга происходит гетерохронно. Первыми развиваются моторные (двигательные) нейроны передних рогов спинного мозга, затем ассоциативные (комиссуральные, канатиковые, пучковые) и последними — нейроны студневидного (роландова) вещества, а также клетки Реншоу (тормозные нейроны в передних рогах спинного мозга).

Наряду с дифференцировкой нейронов в органогенезе спинного мозга

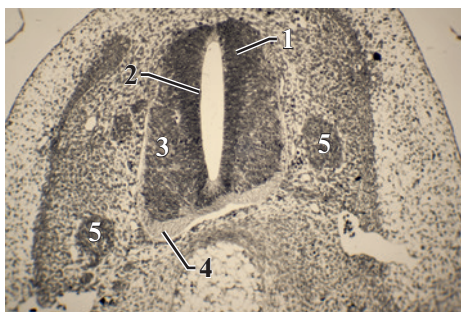


Рис. 19.5. Строение туловищной части нервной трубки зародыша млекопитающего: 1 — нервная трубка; 2 — вентрикулярная зона; 3 — промежуточная зона; 4 — краевая (маргинальная) зона; 5 — чувствительный узел; микрофотография, окраска железным гематоксилином (увеличение малое)

устанавливаются связи между нервными клетками, а также между нейронами и исполнительными структурами в составе формирующихся рефлекторных дуг. Отсутствие межклеточных контактов у части нейронов является одной из причин массовой их гибели по механизму апоптоза (см. главу 10).

Процесс межклеточной интеграции сопровождается образованием клеточных скоплений, называемых ядрами. Образующие их нейроны имеют ветвящиеся дендриты, тогда как аксоны (нейриты) объединяются в компактные пучки. В процессе развития аксоны моторных нейронов выходят из спинного мозга, образуя передние корешки, и направляются в закладки скелетных мышц. Задние рога формируются центральными отростками чувствительных нейронов спинномозгового узла, которые вступают во взаимодействия с нейронами серого вещества спинного мозга. Миелинизация отростков нейронов начинается с 4-го месяца эмбриогенеза и продолжается после рождения. При этом глиобласты дифференцируются на астроциты и олигодендроциты (см. главу 10). Развитие спинного мозга тесно связано с процессом межнейронной интеграции с нейронами головного мозга и формированием двусторонних связей между органами. Мезенхима формирует ткани мозговых оболочек (см. ниже), кровеносные сосуды.

Строение. В спинном мозге различают серое и белое вещество. На поперечном срезе спинного мозга серое вещество имеет вид буквы Н. Выделяют передние (вентральные), боковые, или латеральные (нижние шейные, грудные, два поясничных), и задние (дорсальные) рога серого вещества спинного мозга.

Серое вещество представлено телами нейронов и их отростками, нервными окончаниями с синаптическим аппаратом, макро- и микроглией и сосудами.

Белое вещество окружает снаружи серое вещество и образовано пучками мягкотных нервных волокон, которые формируют проводящие пути на протяжении всего спинного мозга. Эти пути направляются в сторону головного мозга или нисходят из него. Сюда же относятся волокна, направляющиеся в выше- или нижележащие сегменты спинного мозга. Кроме того, в белом веществе находятся астроциты, отдельные нейроны, гемокapилляры.

В белом веществе каждой половины спинного мозга (на поперечном срезе) различают три пары столбов (канатиков): задний (между задней срединной перегородкой и медиальной поверхностью заднего рога), боковой (между передним и задним рогами) и передний (между медиальной поверхностью переднего рога и передней срединной щелью).

В центре спинного мозга проходит канал, выстланный эпендимоцитами, среди которых различают малодифференцированные формы, способные, по данным некоторых авторов, к миграции и дифференцировке в нейроны. В нижних сегментах спинного мозга (поясничном и сакральном) после полового созревания происходит пролиферация глиоцитов и зарастание центрального канала, образование *интраспинального органа*. В составе последнего находятся глиоциты и секреторные клетки, вырабатывающие вазоактивный нейропептид. Орган подвергается инволюции после 36 лет.

Нейроны серого вещества спинного мозга являются *мультиполярными*. Среди них различают нейроны с немногочисленными слабобетвящимися дендритами, нейроны с ветвящимися дендритами, а также переходные формы.

В зависимости от того, куда идут отростки нейронов, выделяют: *внутренние* нейроны (интернейроны), отростки которых заканчиваются синапсами в пределах спинного мозга; *пучковые* нейроны, аксоны которых идут в составе пучков (проводящих путей) в другие отделы спинного мозга или в головной мозг; *корешковые* нейроны, аксоны которых покидают спинной мозг в составе передних корешков. Нейроны, сходные по строению и функции, в сером веществе группируются в ядра. О закономерностях группировки нейронов и их функциях можно судить по пластинам Рекседа (I–X). Пластины с I по V соответствуют задним рогам; VI–VII — промежуточной зоне; VIII–IX — передним рогам; X — нейронам, расположенным возле центрального канала. В центре заднего рога располагается собственное ядро заднего рога, у основания заднего рога — грудное ядро (Кларка), латеральнее и несколько глубже располагаются базиллярные ядра, в промежуточной зоне — медиальное промежуточное ядро. В дорсальной части заднего рога из глубины кнаружи последовательно располагаются мелкие нейроны студневидного вещества, далее — мелкие нейроны губчатой зоны и, наконец, пограничная зона, содержащая мелкие нейроны (рис. 19.6).

Аксоны чувствительных нейронов из спинномозговых узлов входят в спинной мозг через задние корешки и далее в краевую зону, где делятся на две ветви: короткую нисходящую и длинную восходящую. По боковым ответвлениям от этих ветвей аксона импульсы передаются на ассоциативные нейроны серого вещества. Болевая, температурная и тактильная чувствительность проецируется на нейроны студневидного вещества и собственного ядра заднего рога (пластины I–III). В составе студневидного вещества находятся интернейроны, продуцирующие опиоидные пептиды, которые влияют на болевые ощущения (так называемые «ворота боли»). Импульсы от внутренних органов передаются на нейроны ядер промежуточной зоны (пластины VI–VII). Сигналы от мышц, сухожилий, суставных капсул и других структур (проприорецепция) направляются на ядро Кларка и другие ядра. Аксоны нейронов этих ядер формируют восходящие проводящие пути.

В задних рогах спинного мозга много диффузно расположенных нейронов, аксоны которых заканчиваются в пределах спинного мозга той же или противоположной стороны серого вещества. Аксоны этих нейронов выходят в белое вещество и тут же делятся на нисходящую и восходящую ветви. Распространяясь на уровне IV–V сегментов спинного мозга, эти ветви образуют в совокупности собственные пучки белого вещества, непосредственно прилежащие к серому веществу. При этом различают задний, боковой и передний собственные

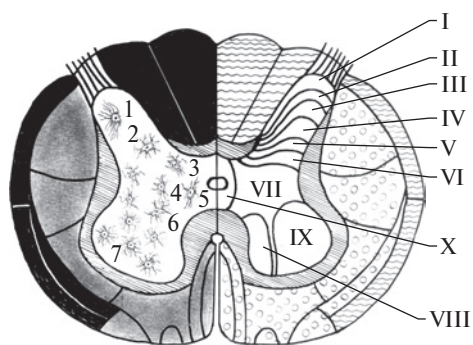


Рис. 19.6. Схема строения спинного мозга: правая половина — пластины Рекседа (пояснения в тексте); левая половина: 1 — студневидное вещество; 2 — собственное ядро; 3 — грудное ядро Кларка; 4 — базиллярное ядро; 5, 6 — промежуточные ядра; 7 — ядра переднего рога

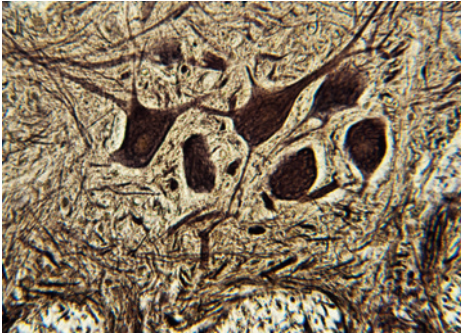


Рис. 19.7. Группа моторных нейронов передних рогов спинного мозга: микрофотография, импрегнация нитратом серебра (увеличение большое)

ческих нервов достигают скелетных мышц, где заканчиваются на каждом мышечном волокне нервно-мышечным синапсом (моторной бляшкой).

Моторные нейроны — это крупные мультиполярные клетки (диаметр 100–140 мкм). Общее их количество составляет 2–3 млн. Каждый моторный нейрон иннервирует от единиц до тысяч мышечных волокон, образуя двигательную единицу. На поперечном срезе спинного мозга моторные нейроны группируются в ядра; на продольном — в колонки. Моторные нейроны каждой колонки иннервируют только одну мышцу. Различают медиальную, центральную и латеральную группы (ядра) моторных нейронов.

Медиальная группа нейронов иннервирует мышцы туловища, центральная — мышцы тазового и плечевого пояса, латеральная — мышцы конечностей. Нейроны в функциональном отношении подразделяются на альфа-мотонейроны большие, альфа-мотонейроны малые и гамма-мотонейроны. Альфа-мотонейроны большие передают импульсы на экстрафузальные мышечные волокна, вызывая быстрые фазические сокращения. Альфа-мотонейроны малые поддерживают тонус скелетных мышц. Гамма-мотонейроны направляют аксоны к интрафузальным мышечным волокнам нервно-мышечного веретена. Синапсы покрывают примерно 50% поверхности тела и дендритов моторных нейронов. Среднее число синапсов на моторном нейроне спинного мозга человека достигает 25–35 тыс. Одновременно функционально активными могут быть тысячи синапсов. Каждый моторный нейрон испытывает множественное влияние, идущее от нейронов спинального и супраспинального уровней. При этом возможно возвратное торможение моторного нейрона благодаря тому, что коллатераль аксона моторного нейрона контактирует с вставочным тормозным интернейроном (клеткой Реншоу, пластина VI), а аксоны клетки Реншоу оканчиваются на теле моторного нейрона.

Наряду с соматическими рефлексорными дугами через спинной мозг проходят автономные (вегетативные) рефлексорные дуги (см. ниже).

Глиоциты представлены протоплазматическими и фиброзными астроцитами серого вещества спинного мозга. Отростки астроцитов формируют

пучки. Все эти пучки белого вещества относятся к собственному аппарату спинного мозга. От аксонов, входящих в состав собственных пучков, отходят коллатерали, заканчивающиеся синапсами на моторных нейронах. Благодаря этому создаются условия для лавинообразного нарастания числа нейронов, передающих импульсы по рефлексорным дугам собственного аппарата спинного мозга.

В передних рогах (пластина IX) располагаются моторные (двигательные) нейроны (рис. 19.7). Их аксоны выходят из спинного мозга по передним корешкам и в составе перифери-

глиальные мембраны вокруг кровеносных сосудов. Олигодендроциты входят в состав оболочек нервных волокон. В сером и белом веществе располагаются мелкие клетки дифферона микроглиоцитов (см. главу 10).

19.4. ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг является высшим центром регуляции всех жизненных функций организма. Состоит из ствола мозга и плащевой части.

Развитие. Краниальный отдел нервной трубки в эмбриогенезе человека подразделяется на три мозговых пузыря (передний, средний и ромбовидный). В дальнейшем за счет складок и изгибов формируются пять отделов мозга: конечный и промежуточный мозг, средний сохраняется неделимым, ромбовидный подразделяется на продолговатый и задний мозг. Конечный мозг, вначале непарный, в дальнейшем формирует два полушария большого мозга. Производные среднего и ромбовидного мозговых пузырей образуют ствол мозга и являются древними образованиями, в которых сохраняется принцип сегментарности. Последний исчезает в производных промежуточного и конечного мозга, как образования филогенетически более молодых, в которых концентрируются интегративные функции.

Стволовыми клетками для развития органоспецифической нервной ткани и нейроглии головного мозга служат матричные клетки, расположенные в вентрикулярной зоне краниальной части нервной трубки. Матричные клетки интенсивно делятся асимметричным или симметричным митозом. При асимметричном митозе одна клетка дифференцируется в радиальный глиоцит, а другая является предшественницей нейрона. Последняя мигрирует из вентрикулярной зоны в промежуточную зону, размножается симметричным митозом и дочерние клетки дифференцируются в нейробластическом направлении. Часть клеток вентрикулярной зоны остается на месте и формирует эпендимную выстилку желудочков мозга. Пролиферация и дифференцировка матричных клеток в разных отделах головного мозга происходят гетерохронно. При формировании коры важную роль в миграции нейробластов по направлению к поверхности мозга играют радиальные глиоциты (мюллеровы волокна). Тела клеток располагаются в матричной зоне, а отростки простираются до наружной поверхности нервной трубки. По отросткам радиальных глиоцитов происходит направленная миграция нервных клеток из глубоких в поверхностные слои формирующихся корковых структур мозга. Кроме вертикальной миграции, существует и тангенциальная миграция интернейронов коры.

Из мезенхимы развиваются сосуды, а из стволовых кроветворных клеток — клетки микроглии.

19.4.1. Ствол головного мозга

К стволу головного мозга относят продолговатый мозг, мост, мозжечок и образования среднего и промежуточного мозга. По мере перехода спинного мозга в продолговатый теряется характерная форма серого вещества спинного

мозга, но принцип локализации ядер по функции сохраняется: чувствительные ядра занимают дорсальную, а двигательные — вентральную части ствола. Между ними располагается ретикулярная формация.

В *чувствительных ядрах* находятся нейроны, которые по строению не аналогичны псевдоуниполярным нейронам спинномозгового узла. Это мультиполярные пучковые нейроны. Последние получают импульсы от нейронов спинномозговых узлов по отросткам, идущим в составе клиновидного и тонкого пучков, а также от чувствительных нейронов таких ганглиев, как полулунный, коленный, каменистый, яремный, верхний пучковидный.

В *двигательных ядрах* ствола мозга находятся мультиполярные нейроны, осуществляющие моторную иннервацию скелетных мышц головы и шеи. Нейроны автономных ядер продолговатого и среднего мозга направляют свои аксоны в автономные ганглии.

В *ассоциативных (переключательных) ядрах* много нейронов, которые обеспечивают переключение импульсов из спинного мозга и ствола мозга на нейроны коры и в обратном направлении. Ствол головного мозга связан с периферическими органами чувствительными и двигательными волокнами черепных нервов. Аппарат черепных нервов вполне аналогичен собственному аппарату спинного мозга. Собственный внутренний аппарат ствола головного мозга обеспечивает связи между его частями.

Рефлекторные дуги построены не из простой цепочки нейронов, а включают группы нейронов, в которых возможно осуществление пре- и постсинаптического торможения и модификация (от лат. *modificatio* — видоизменение) с помощью нейропептидов интернейронов потока афферентных и эфферентных сигналов. Группировки нейронов являются общим принципом внутренней организации корковых и ядерных структур мозга. Объединять нейроны в единую функциональную систему могут коллатерали афферентного отростка и интернейроны (продуцирующие нейропептиды), модифицирующие проведение нервного импульса.

Различные части ствола головного мозга тесно взаимосвязаны благодаря наличию внутреннего собственного рефлекторного аппарата. Важная роль в уста-

новлении этих взаимосвязей принадлежит также аппарату двусторонних связей спинного мозга и стволовой части головного мозга, который включает восходящие и нисходящие пути.

В состав ствола мозга входит *ретикулярная формация* — восходящая диффузно активирующая система головного мозга. В ее сети располагаются мультиполярные нейроны (размером от 5 до 120 мкм) с мало ветвящимися отростками (рис. 19.8). Ретикулярная формация получает импульсы через афферентные пути, но сами импульсы проходят через нее

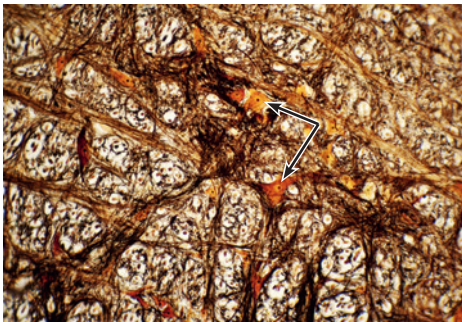


Рис. 19.8. Строение нейронов (стрелки) ретикулярной формации ствола головного мозга; микрофотография, импрегнация нитратом серебра (увеличение среднее)

в 4–5 раз медленнее, чем через прямые пути. Отростки нейронов ретикулярной формации направляются в кору большого мозга, мозжечка, в ядра ствола мозга, где формируют синапсы (холин-, адрен-, дофаминергические и др.) с нейронами. Так осуществляется интегративная функция ретикулярной формации.

Нисходящие волокна нейронов ретикулярной формации взаимодействуют с моторными нейронами спинного мозга. При этом они тормозят их активность. Считается, что ретикулярная формация принимает участие в формировании эмоций, восприятии боли, осуществляет контроль стереотипных движений, тонуса мышц.

Филогенетически новой надстройкой в ростральной части ствола является *промежуточный мозг* (таламический мозг и гипоталамическая область). Составная часть таламического мозга — таламус (зрительный бугор) состоит практически из серого вещества, разделенного прослойками белого вещества на ядра. К ним подходят восходящие (афферентные) проводящие пути и формируются синапсы с нейронами таламуса. Отростки последних образуют связи (лучистый венец) с нейронами гипоталамуса, нейронами коры большого мозга и нейронами различных центров промежуточного мозга.

Гипоталамическая область ствола мозга — высший вегетативный центр, содержащий комплекс ядер (более 40), тесно связанных с ЦНС с помощью афферентных и эфферентных путей (см. главу 18). Гипоталамус участвует в регуляции температуры, кровяного давления, водного, жирового обмена и др. Среди ядер гипоталамуса особо выделяются те, которые синтезируют нейрогормоны (см. главу 10). В отличие от нейронов, например, коры большого мозга, нейроны гипоталамических ядер обладают двойной чувствительностью: к действию нейромедиаторов, выделяемых в области межнейрональных синапсов; к действию физико-химических факторов окружающей среды (температура, осмотическое давление, концентрация глюкозы и др.).

19.4.2. Мозжечок

Мозжечок — крупная часть головного мозга, где в процессе гистогенеза наблюдается перемещение клеток серого вещества изнутри кнаружи. Так возникают полушария с большим числом борозд и извилин. Белое вещество заключено в глубине органа, где располагаются ядра мозжечка. Мозжечок связан со стволом мозга тремя парами ножек. Он играет роль системы, координирующей и контролирующей сложные автоматически выполняемые движения человека. Это достигается с помощью многочисленных афферентных и эфферентных связей нервных клеток мозжечка с нейронами ядер ствола мозга и спинного мозга. Например, сигналы от опорно-двигательного аппарата приходят в мозжечок по спинно-мозжечковым путям от нервно-мышечных и сухожильных веретен. Мозжечок интегрирует информацию, поступающую из спинного мозга, органов равновесия (вестибулярных ядер), ретикулярной формации и коры большого мозга (через нейроны ядер моста). Нейроны ядер мозжечка, в свою очередь, связаны синаптическими связями с нейронами ядер таламуса и нейронами ретикулярной формации ствола мозга. Так

мозжечок играет роль контролирующего устройства, прослеживающего каждое движение.

Развитие. Мозжечок образуется в первые недели эмбриогенеза за счет разрастания дорсолатеральной стенки нервной трубки в области заднего мозга. Кора мозжечка в эмбриогенезе формируется относительно поздно. Гладкая на ранних стадиях развития область закладки мозжечка в последующем становится складчатой. Борозды и извилины на разрезе имеют характерную для мозжечка картину — «древо жизни». Матричные клетки вентрикулярной зоны нервной трубки путем миграции по отросткам радиальных глиоцитов формируют наружный клеточный слой мозжечка. Отсюда клетки, дифференцируясь в нейробласты, мигрируют в обратном направлении, встречаясь с нейробластами следующей волны миграции из вентрикулярной зоны. Такая встречная миграция двух потоков нейробластов способствует по мере их созревания формированию послойной структуры коры мозжечка и образованию характерных для нее внутренних межнейрональных связей.

Строение. В мозжечке различают кору и белое вещество. В коре мозжечка различают три слоя: молекулярный (наружный), ганглионарный (средний) и зернистый (внутренний).

В *ганглионарном слое* лежат грушевидные нейроны (клетки Пуркинье). От вершины тела этих клеток отходят 2–3 дендрита, которые дают первичные, вторичные и третичные ветви (рис. 19.9). На дендритах имеются многочисленные синапсы в виде шипиков (до 40 тыс. на одной клетке). Средние размеры тела грушевидных нейронов составляют от 30 до 70 мкм. Располагаются они в один слой. От основания этих клеток отходит аксон в сторону зернистого слоя, образующий начальное звено эфферентных тормозных путей мозжечка. В зернистом слое от аксонов формируются возвратные коллатерали, которые контактируют с соседними грушевидными нейронами. Два-три дендрита грушевидного нейрона направляются в молекулярный слой и располагаются в одной плоскости, перпендикулярной длине извилины.

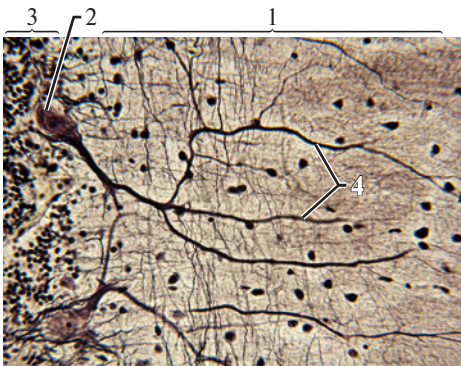


Рис. 19.9. Строение мозжечка: 1 — молекулярный слой; 2 — слой грушевидных нейронов (клеток Пуркинье); 3 — зернистый слой; 4 — дендриты грушевидных нейронов; микрофотография, импрегнация нитратом серебра (увеличение среднее)

В *молекулярном слое* различают корзинчатые и звездчатые нейроны. Корзинчатые нейроны лежат в нижней трети молекулярного слоя непосредственно над слоем грушевидных нейронов. Аксоны корзинчатых нейронов длинные и образуют многочисленные коллатерали, за счет которых формируются «корзинки» вокруг тел грушевидных нейронов. Один корзинчатый нейрон может установить связь через коллатерали аксона с 240 грушевидными нейронами (рис. 19.10, 2).

Звездчатые нейроны лежат выше корзинчатых и бывают малые с ко-

роткими и большие с длинными отростками. Первые устанавливают контакты с дендритами грушевидных нейронов. Вторые, наряду с этим, могут направлять аксон в состав корзинки вокруг тела грушевидных нейронов. Корзинчатые и звездчатые нейроны являются ассоциативными и оказывают тормозное действие на грушевидные нейроны (см. рис. 19.10).

В *зернистом слое* главный вид клеток — это зерновидные нейроны (клетки-зерна) с небольшим ядром (5–8 мкм в диаметре) и узким ободком цитоплазмы. Нейрон имеет 3–6 тонких дендритов с концевыми веточками наподобие птичьей лапки. Здесь моховидные волокна, входящие в мозжечок, формируют синапсы, и вся структура называется «*клубочком мозжечка*». Аксон зерновидного нейрона (клетки-зерна) идет в молекулярный слой, где Т-образно делится (рис. 19.10, 3). Параллельно идущие волокна аксона образуют синаптические связи с дендритами грушевидных, корзинчатых и звездчатых нейронов. Длина параллельных нервных волокон зерновидных нейронов достигает 3 мм. В зернистом слое есть еще большие звездчатые нейроны (клетки Гольджи), тормозные. Различают два вида этих нейронов: звездчатые с коротким аксоном, звездчатые с длинным аксоном. Дендриты звездчатых нейронов распространяются в молекулярном слое, а аксон вплетается в «*клубочки мозжечка*», тормозя передачу нервного импульса грушевидному нейрону (рис. 19.10, 4). Нейроны с длинными отростками обеспечивают связь между разными областями коры мозжечка (вертикальная сочетательная система мозжечка). Клетки Лугаро лежат между зернистым и ганглионарным слоями. Они имеют длинные горизонтально идущие дендриты, а аксон имеет разветвления в молекулярном слое, контакты с грушевидными, корзинчатыми и звездчатыми нейронами.

Белое вещество находится под корой мозжечка. В глубине белого вещества локализируются ядра мозжечка (рис. 19.11). Белое вещество состоит из афферентных и эфферентных волокон, которые направляются в ствол мозга в составе ножек мозжечка.

Афферентные волокна мозжечка. Различают два вида волокон, по которым возбуждающие импульсы поступают в кору мозжечка. Это моховидные и лиановидные волокна.

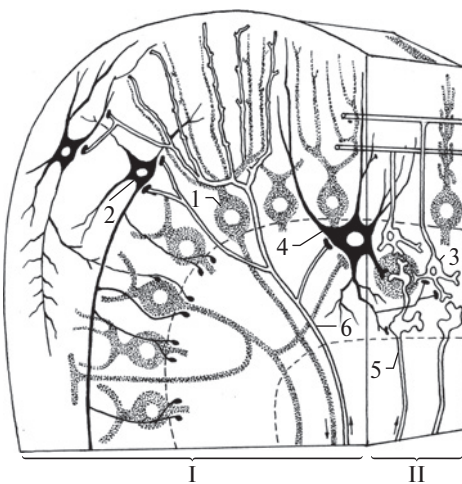


Рис. 19.10. Схема синаптических связей нейронов в коре мозжечка: I — поперечный срез извилины; II — продольный срез извилины; 1 — грушевидный нейрон; 2 — корзинчатый нейрон; 3 — зерновидный нейрон; 4 — звездчатый нейрон (клетка Гольджи); 5 — моховидное волокно; 6 — лиановидное волокно (по Я. Сентаготаи, с изменениями по А.А. Клишову, 1989)

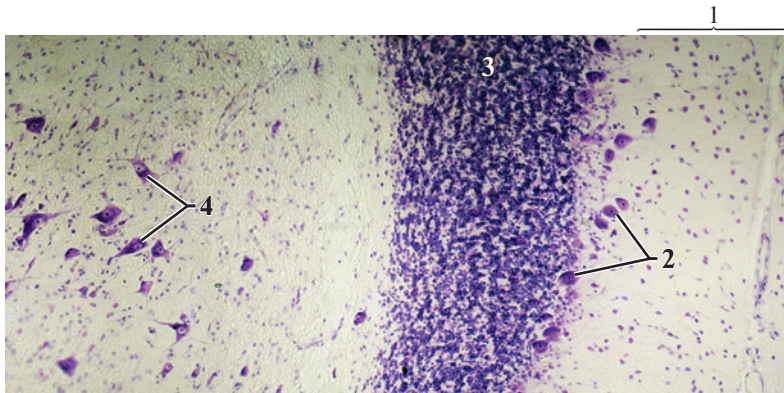


Рис. 19.11. Строение мозжечка кошки: 1 — молекулярный слой; 2 — слой грушевидных нейронов; 3 — зернистый слой; 4 — нейроны ядра белого вещества; микрофотопанорама, окраска метиленовым синим (увеличение малое)

Моховидные (мшистые) волокна берут начало от нейронов, формирующих спинно-мозжечковые пути, вестибулярных ядер, ретикулярной формации ствола и др. Они заканчиваются в «клубочках мозжечка» (рис. 19.10, 5). Один аксон передает импульсы примерно на 10 зерновидных нейронов, а те, в свою очередь, на многие грушевидные нейроны. Большое число импульсов от нейронов коры большого мозга поступает в мозжечок по аксонам нейронов собственных ядер моста по мостомозжечковому пути.

Лиановидные (лазящие) волокна проникают в мозжечок в составе оливо-мозжечковых путей (рис. 19.10, 6). Нейроны оливы продолговатого мозга, в свою очередь, через цепь нейронов среднего мозга получают управляющие импульсы от базальных ядер конечного мозга. Последние являются центрами, обеспечивающими выполнение произвольных движений, регулируемыми тонус скелетных мышц. Лазящие волокна стелются по дендритам грушевидных нейронов. По ним импульсы проецируются на кору мозжечка на определенные грушевидные нейроны, то есть «точка в точку». Поступающая информация в коре мозжечка перерабатывается и на основе этого производится коррекция двигательных актов (оказывается тормозное действие).

Эфферентные волокна мозжечка. Эти волокна формируют пути, составленные нейритами грушевидных нейронов и нейронами ядер мозжечка (см. рис. 19.11). Один грушевидный нейрон своим аксоном формирует синаптические связи с десятками нейронов ядер мозжечка; с одним нейроном ядра мозжечка связываются более 800 грушевидных нейронов. Через аксоны нейронов ядер мозжечка импульсы, сформированные в коре мозжечка (тормозные), направляются в таламические ядра, которые, в свою очередь, связаны с моторными областями коры, а также с нейронами ретикулярной формации ствола мозга.

Мозжечок сам не сохраняет память о двигательных актах, он только их регулирует. Команды на двигательные реакции идут по пирамидным и экстрапирамидным путям.

Клетки коры мозжечка очень чувствительны к действию интоксикации. Выключение мозжечка из его контролирующей деятельности сопровождается расстройством координации движений. Ярким примером этого является нарушение координации движений при алкогольном опьянении.

Глия в мозжечке представлена волокнистыми и протоплазматическими астроцитами, а также олигодендроцитами. В ганглионарном слое есть особые глиальные клетки, отростки которых идут в молекулярный слой. Это так называемые бергмановские волокна. Они поддерживают дендриты грушевидных нейронов. Микроглия в виде глиальных макрофагов представлена в молекулярном и ганглионарном слоях.

При осуществлении двигательных актов соматическая нервная система включает ряд рефлекторных аппаратов: собственный аппарат спинного мозга; собственный аппарат ствола головного мозга; аппарат двусторонних связей спинного мозга и ствола мозга, а также коры большого мозга. Особую роль в регуляции двигательной активности играет в составе сложной системы этих аппаратов мозжечок.

При осуществлении сложных двигательных актов различные отделы ствола головного мозга связаны между собой непрерывными замкнутыми круговыми нейронными цепями, по которым импульсы длительное время циркулируют. Большую роль в этих процессах играет лимбическая система (гиппокамп, лобно-теменная кора, хвостатое ядро и т.д.).

19.4.3. Кора большого мозга

Кора представлена слоем серого вещества толщиной 3–5 мм. В коре насчитывают до 15 млрд нейронов и более, а число глиоцитов в головном мозге — более 100 млрд.

Развитие. Кора большого мозга развивается из дорсальных отделов переднего мозгового пузыря. В течение первого месяца эмбриогенеза человека происходит образование слоев неокортекса. Это происходит в результате закономерной миграции нейробластов из вентрикулярной зоны вдоль отростков радиальных глиоцитов. Первыми появляются наиболее поверхностный и глубокий слои коры. Затем начинаются очередные последовательные волны миграции групп нейробластов, которые дифференцируются в нейроны V, затем IV слоя и т.д. Таким образом, нейробласты очередной волны миграции преодолевают слой нейронов более ранней волны миграции. Это создает послойную (экранную) citoархитектонику коры большого мозга. В результате миграционных процессов возникает инверсия (от лат. *inversio* — перестановка) серого и белого вещества в краниальной части нервной трубки: нейроны серого вещества формируют наружную (кору), а их отростки — внутреннюю часть нервной ткани полушарий большого мозга.

Между нейронами устанавливаются сложные взаимосвязи в соответствии с их местом в составе рефлекторных дуг. Тесные взаимоотношения в ходе гистогенеза складываются между нейронами и клетками глии.

Строение. Все нейроны коры *мультиполярные*. Среди них по форме клеток различают пирамидные и непиримидные (звездчатые, корзинчатые,

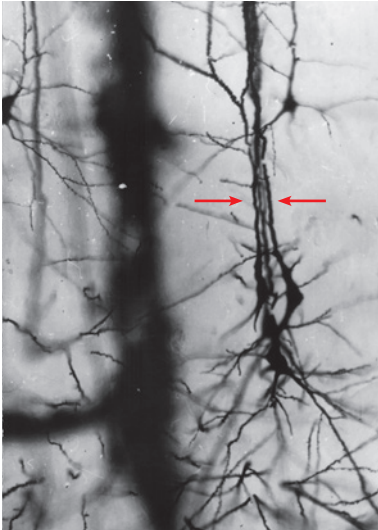


Рис. 19.12. Группа пирамидных нейронов: стрелки — пучок апикальных дендритов; метод Гольджи–Копша (увеличение среднее) (по В.П. Бабминдра, 2011)

веретенообразные, паукообразные и горизонтальные) нейроны (см. главу 10). *Пирамидные* нейроны наиболее характерны для коры, имеют тело, по форме напоминающее пирамиду, вершина которой обращена к поверхности коры. От основания пирамидной клетки отходит аксон, имеющий коллатерали (возвратные, горизонтальные, косые). От вершины и боковых поверхностей тела отходят длинные дендриты (апикальные и базальные). Апикальные дендриты группы нейронов объединяются в дендритические пучки (рис. 19.12).

Величина тела пирамидных клеток варьирует от 10 до 150 мкм. Различают малые, средние, крупные и гигантские пирамидные клетки. Пирамидные клетки — это эфферентные нейроны коры, их коллатерали образуют 3/4 всех синапсов в коре.

Звездчатые нейроны имеют тело в форме звезды. Дендриты отходят во все стороны от тела звездчатого нейрона. Они в большинстве случаев короткие и лишены шипиков.

Аксоны звездчатых клеток образуют сложные разветвления около клетки. Это так называемые околоклеточные паутинообразные аксонные сети. Эти клетки встречаются в глубоких слоях коры.

Корзинчатые нейроны (мелкие и крупные) расположены во II и III слоях коры, своими многочисленными отростками образуют синаптические связи с телами пирамидных нейронов V слоя. Клетки содержат медиатор (ГАМК, гамма-аминомасляную кислоту), который тормозит передачу возбуждения.

Нейроглиоморфные нейроны встречаются во всех слоях коры. Это мелкие мультиполярные нейроны с компактной системой дендритных и аксонных ветвлений.

Биполярные нейроны — малочисленная группа клеток, от тела которых отходят аксон и дендрит (см. главу 10). Существуют и другие виды непиримидных нейронов. В целом соотношение между пирамидными и другими формами нейронов равно 85:15, то есть в пользу пирамидных нейронов.

Цитоархитектоника. В двигательной зоне коры различают шесть основных нерезко отграниченных пластинок (слоев): молекулярная, наружная зернистая, наружная пирамидная, внутренняя зернистая, внутренняя пирамидная (ганглионарная), мультиформная (рис. 19.13).

В I (наружной) *молекулярной пластинке* почти нет тел нейронов. Обнаруживаются единичные горизонтально ориентированные нейроны, тангенциальные ветвления нервных волокон нижележащих нейронов и глиальные клетки.

II пластинка, *наружная зернистая*, содержит мелкие звездчатые и пирамидные нейроны размером около 10 мкм. Аксоны этих нейронов оканчиваются

в III, IV и VI пластинках коры, а дендриты поднимаются в молекулярную пластинку.

III пластинка, самая толстая, содержит *средние и крупные пирамидные нейроны*. Аксоны этих клеток образуют ассоциативные нервные волокна, идущие через белое вещество и соединяющие соседние участки коры.

IV пластинка, *внутренняя зернистая*, содержит в основном мелкие звездчатые нейроны. Аксоны этих клеток разветвляются в пределах соседних пластинок коры. Эта пластинка хорошо развита в зрительной и слуховой зонах коры. Пластинка состоит из сенсорных звездчатых нейронов, имеющих многочисленные ассоциативные связи с нейронами других типов.

V пластинка, *внутренняя пирамидная (ганглионарная)*, в прецентральной извилине образована крупными пирамидными нейронами (клетками Беца). Апикальные дендриты нейронов направляются в молекулярную пластинку. Аксоны этих клеток идут в белое вещество, образуя комиссуральные и проекционные нервные волокна, и прежде всего пирамидные пути.

VI пластинка, *мультиформная*, содержит также много эфферентных полигональных нейронов. Кроме того, здесь есть веретеновидные нейроны. Дендриты нейронов шестой пластинки пронизывают всю толщину коры, достигая молекулярной пластинки.

Миелоархитектоника — это закономерное расположение нервных волокон белого вещества. Различают *ассоциативные волокна*, которые связывают между собой корковые области одного и того же полушария или объединяют нейроны в функциональный комплекс (например, зрительный анализатор). Источником ассоциативных волокон являются пирамидные нейроны II и III слоев. Аксоны пирамидных нейронов направляются горизонтально или уходят в белое вещество и вновь возвращаются в кору.

Комиссуральные (каллозальные) волокна связывают между собой полушария, объединяя их функциональную активность. Эти волокна проникают в кору через мозолистое тело и заканчиваются во всех слоях коры.

Проекционные волокна подразделяются на афферентные и эфферентные. Первые (восходящие) связывают подкорковые центры полушарий и ствола

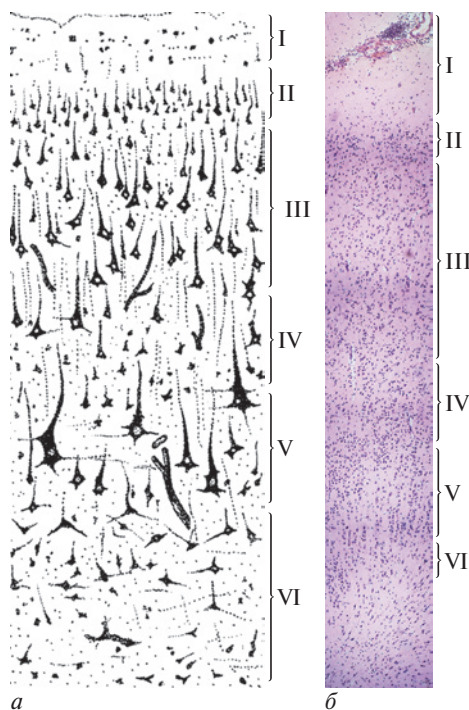


Рис. 19.13. Послойное расположение нейронов в коре полушарий большого мозга: *a* — схема: I — молекулярный; II — наружный зернистый; III — пирамидный; IV — внутренний зернистый; V — ганглионарный; VI — полиморфных нейронов; VII — белое вещество; *б* — микрофотопанорама, окраска гематоксилином и эозином (увеличение малое)

мозга с нейронами коры. Войдя в кору, проекционные волокна взаимодействуют с дендритами и телами нейронов практически всех слоев. Восходящие волокна имеют большой диаметр и толстую миелиновую оболочку. Вторые — эфферентные (нисходящие) волокна образованы аксонами нейронов коры и направляются к подкорковым центрам и в спинной мозг.

Закономерностями послойного (экранного) расположения нейронов и волокон не исчерпывается нейронная организация коры большого мозга. Например, в сенсомоторной коре описаны вертикальные колонки, характеризующиеся гнездным расположением эфферентных пирамидных нейронов и дендритными пучками. Следовательно, существует иная (вертикальная) организация нейронов коры. Все это вместе с физиологическими экспериментами по характеристике импульсной активности нейронов, иннервирующих вибриссы или сетчатку глаза, создало предпосылки для обоснования принципа модульной организации неокортекса.

Модуль — динамичная, относительно автономная самоорганизующаяся нейронная структура, которая возникает под влиянием афферентных импульсов и тормозящего действия интернейронов. Он имеет форму цилиндра (колонки) диаметром до 500 мкм с вертикальной ориентацией длинной оси. Примером модульной организации является локальная нейронная сеть. Это

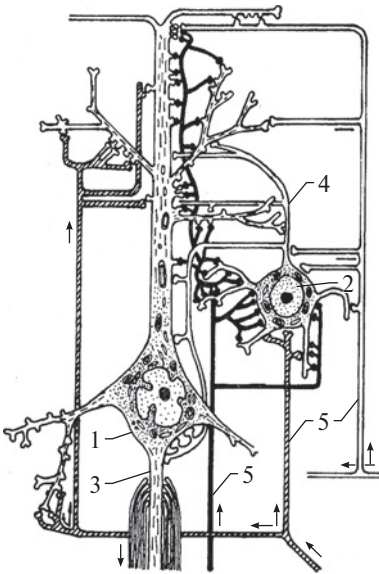


Рис. 19.14. Схема синаптических связей в коре большого мозга: 1 — пирамидный нейрон; 2 — интернейрон; 3 — аксон пирамидного нейрона; 4 — аксон интернейрона; 5 — афферентные волокна и синаптические связи на пирамидном нейроне и интернейроне (по Н.Н. Боголепову, 1979)

группа пирамидных нейронов III и V слоев, апикальные дендриты которых собраны в пучок (до 20 дендритов). Между дендритами возникают контакты щелевого типа. Такое группирование и взаимосвязь нейронов позволяют синхронизировать их работу, создавать единый вход для приходящих импульсов. Результатом этого является формирование эфферентного импульсного «залпа».

Чрезвычайно большое значение для понимания основ деятельности мозга имеют межнейронные синаптические взаимодействия, которые обеспечиваются большой группой *интернейронов* (рис. 19.14).

Синаптические аппараты имеют сложную ультраструктуру, обладают белоксинтезирующей системой, функционируют с помощью разнообразных медиаторов. На поверхности дендритов одного пирамидного нейрона может быть до 4–6 тыс. специальных рецепторных аппаратов — шипиков. Наличие в последних актомиозинового комплекса позволяет изменять площадь синаптического контакта, следовательно, влиять на синаптическую связь.

С помощью иммуноцитохимических методов удалось идентифицировать интернейроны с различными медиаторами — норадренергические, серотонинергические, ГАМКергические, глицинергические и пептидергические. Последние в качестве медиатора используют более 50 биологически активных пептидов. Например, они продуцируют: тиреотропный гормон, соматостатин, вещество Р, лютропин, ВИП, метионин-энкефалин, лейцин-энкефалин, β -эндорфин, гастрин, холецистокинин, нейротензин, бомбезин, инсулин, брадикинин, АКТГ, пролактин, вазопрессин, окситоцин. Нейропептид вещество Р служит медиатором, специфически связанным с передачей информации о боли от периферических болевых рецепторов в центральную нервную систему. Нейроны, содержащие энкефалины, регулируют поступление болевых сигналов в головной мозг. Эндорфины и энкефалины — морфиноподобные вещества, вырабатываемые нейроэндокринными клетками, рассеянными по разным отделам головного мозга.

Глутаминовая и аспарагиновая аминокислоты оказывают сильное возбуждающее действие на большинство нейронов. ГАМК относится к обычным тормозным медиаторам головного мозга. Не менее трети синапсов мозга используют в качестве медиатора ГАМК. Глицин служит тормозным медиатором в спинном мозге. В тканях головного мозга найдены простагландины, которые оказывают возбуждающее или тормозное действие на нейроны. Интернейроны и их медиаторы оказывают модифицирующее влияние на деятельность пирамидных нейронов внутри локальных связей.

Макроглия представлена различными видами клеток. Астроциты выполняют опорную и трофическую функции в сером и белом веществе, формируют пограничные глиальные мембраны. Эпендимная глия выстилает желудочки мозга. Олигодендроглия формирует оболочки нервных волокон, участвует в метаболических процессах.

Микроглия в виде глиальных макрофагов костномозгового происхождения участвует в фагоцитозе дегенерирующих нейронов.

19.5. ОБОЛОЧКИ СПИННОГО И ГОЛОВНОГО МОЗГА

Головной и спинной мозг покрывают мягкая (сосудистая), паутинная и твердая оболочки (рис. 19.15). Оболочки мозга обеспечивают защитную, в том числе механическую (фиксация мозга в черепе и позвоночном канале), функцию, участвуют в циркуляции цереброспинальной жидкости. Мягкая и паутинная оболочки продолжаются вдоль нервов в виде периневрия (см. выше).

Твердая оболочка мозга имеет толщину около 0,5 мм и состоит из двух слоев. Наружный слой образован плотной соединительной тканью и пронизан кровеносными сосудами, питающими как саму оболочку, так и кости черепа. Вены твердой оболочки мозга образуют синусы (венозные пазухи). Внутренний слой твердой оболочки мозга состоит из тонкой пластинки соединительной ткани и пограничного клеточного слоя. Последний представлен плоскими фибробластоподобными глиальными клетками (нейротелием). Глубже располагаются узкое субдуральное пространство и паутинная оболочка.

очередь, гемокапилляры имеют собственную базальную мембрану. Все перечисленные гистологические элементы (базальные мембраны гемокапилляра и мозга, периваскулярные отростки астроцитов) составляют гематоэнцефалический (ликворно-энцефалический) гистион (барьер).

Циркуляция жидкости. В нервной системе постоянно происходит циркуляция цереброспинальной жидкости. Переход ее в кровь происходит в выростах паутинной оболочки (грануляциях паутинной оболочки), выступающих в венозные синусы твердой мозговой оболочки (см. рис. 19.15). Выросты паутинной оболочки в венозные синусы твердой оболочки мозга, наиболее крупные из которых называются пахионовы грануляции, служат для оттока цереброспинальной жидкости в венозный кровоток. Паутинная оболочка полностью покрывает поверхность головного и спинного мозга и на выпуклых поверхностях головного мозга может *срастаться* с мягкой оболочкой. В головном мозге, однако, паутинная оболочка не проникает в углубления между бороздами и извилинами. В этой области возникают подпаутинные (субарахноидальные) цистерны, где циркулирует цереброспинальная жидкость, которая поступает в цистерны из IV желудочка мозга, и затем жидкость циркулирует по каналам подпаутинного пространства.

Между твердой и паутинной оболочками в отдельных местах головного и спинного мозга находится узкое субдуральное пространство, заполненное интерстициальной жидкостью.

Снаружи от твердой оболочки спинного мозга находится эпидуральное пространство, заполненное жировой тканью. Напротив, твердая оболочка головного мозга плотно сращена с надкостницей черепных костей, в связи с чем в черепе отсутствует эпидуральное пространство.

Цереброспинальная жидкость, мягкая и паутинная оболочки мозга покрывают головной и спинной мозг, выполняя роль гидравлического амортизатора. С помощью отверстий в крыше IV желудочка все пространства в оболочках мозга соединяются с полостями мозговых желудочков. Исследование цереброспинальной жидкости имеет большое диагностическое значение в клинической практике. Местом образования ее в основном являются *сосудистые* сплетения, выступающие в просвет всех четырех мозговых желудочков. Сосудистое сплетение снаружи покрыто однослойным кубическим эпителием. Базальная мембрана отделяет эпителий от подлежащей соединительной ткани (рис. 19.16). Строма сплетения состоит из соединительной ткани, сосудов и нервов. На поверхности сплетения располагаются поверхностные клетки сосудистого сплетения

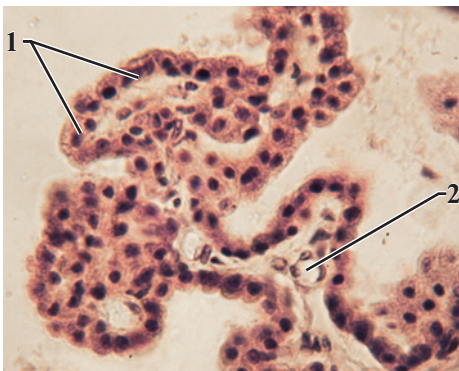


Рис. 19.16. Строение сосудистого сплетения IV желудочка головного мозга: 1 — однослойный кубический эпителий; 2 — соединительная ткань с кровеносными сосудами; микрофотография, окраска гематоксилином и эозином (увеличение среднее)

(клетки Колмера), развивающиеся из моноцитов крови и выполняющие фагоцитарную функцию.

Следует отметить, что в центральной нервной системе нет лимфатических сосудов, которые могли бы отводить избыток жидкости, и потому роль арахноидальных ворсинок очень велика. Транспортировка ликвора между полостью III желудочка и первичной капиллярной сетью медиальной эминенции гипоталамуса осуществляется при активном участии таницитов — клеток эпендимной выстилки. Для них характерно наличие длинных отростков, обеспечивающих контакт с первичной капиллярной сетью. В цитоплазме таницитов описана система мембранных полостей и пузырьков, с помощью которых осуществляется внутриклеточный транспорт не только ликвора, но и многих гормонов.

19.6. ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Вегетативная (автономная) нервная система является частью единой системы. Она иннервирует внутренние органы, кровеносные сосуды, железы, принимает участие в иннервации скелетных мышц, регулирует процессы кровообращения, дыхания, обмена веществ, питания, выделения, терморегуляции и пр. Ее называют автономной, но автономность этой системы, хотя и функционирует она независимо от сознания, относительна, так как все стороны ее деятельности находятся под контролем коры большого мозга. И соматическая, и вегетативная системы построены по одной схеме, но развиваются дивергентно: соматическая система — вместе с органами движения, а вегетативная — вместе с внутренними органами.

Вегетативная нервная система подразделяется на симпатическую и парасимпатическую. Стимуляция симпатической нервной системы увеличивает частоту и силу сердечных сокращений, вызывает сужение сосудов внутренних органов, повышает артериальное давление, расширяет бронхи, зрачки, снижает тонус желудочно-кишечного тракта, оказывает адаптационно-трофическое влияние на ткани. Стимуляция парасимпатической нервной системы снижает силу и частоту сердечных сокращений, снижает артериальное давление, приводит к усилению перистальтики кишечника и др. Вегетативная нервная система подготавливает и обеспечивает соматические эффекты соответствующими метаболическими процессами.

В вегетативной нервной системе различают центральные и периферические отделы. *Центральные отделы* симпатической нервной системы представлены ядрами боковых рогов тораколюмбального отдела спинного мозга. В парасимпатической нервной системе центральные отделы включают ядра среднего и продолговатого мозга, а также ядра боковых рогов сакрального отдела спинного мозга. Парасимпатические волокна краниобульбарного отдела выходят в составе III, VII, IX и X пар черепных нервов.

Периферические отделы вегетативной нервной системы образованы нервными стволами, ганглиями и сплетениями.

Вегетативные рефлекторные дуги начинаются чувствительным нейроном, тело которого лежит в спинномозговом узле (ганглии), как и в соматической рефлекторной дуге (рис. 19.17).

Ассоциативные нейроны находятся в боковых рогах спинного мозга. Здесь нервные импульсы переключаются на промежуточные преганглионарные нейроны, отростки которых покидают центральные ядра и достигают вегетативных ганглиев, где передают импульсы на двигательный нейрон. В связи с этим различают нервные волокна преганглионарные и постганглионарные. Первые из них покидают центральную нервную систему в составе вентральных корешков спинномозговых нервов и черепных нервов. Как в симпатической, так и в парасимпатической системах преганглионарные нервные волокна принадлежат холинергическим нейронам. Аксоны нейронов, расположенных в вегетативных ганглиях, называются постганглионарными. Они не образуют прямых контактов с эффекторными клетками. Их терминальные отделы по своему ходу формируют расширения — *варикозности*, в составе которых находятся пузырьки медиатора. В области варикозности нет глиальной оболочки, и нейромедиатор, выделяясь в окружающую среду, влияет на эффекторные клетки (например, на клетки желез, гладкие миоциты и др.).

В периферических ганглиях симпатической нервной системы, как правило, находятся адренергические эфферентные нейроны (за исключением нейронов, имеющих синаптические связи с потовыми железами, где симпатические нейроны являются холинергическими). В парасимпатических ганглиях эфферентные нейроны всегда холинергические.

Ганглии представляют собой скопления мультиполярных нейронов (от нескольких клеток до десятков тысяч). Экстраорганные (симпатические) ганглии имеют хорошо выраженную соединительнотканную капсулу, как продолжение периневрия (рис. 19.18).

Парасимпатические ганглии находятся, как правило, в интрамуральных нервных сплетениях (рис. 19.19). Ганглии интрамуральных сплетений, как и другие вегетативные узлы, содержат нейроны местных рефлекторных дуг.

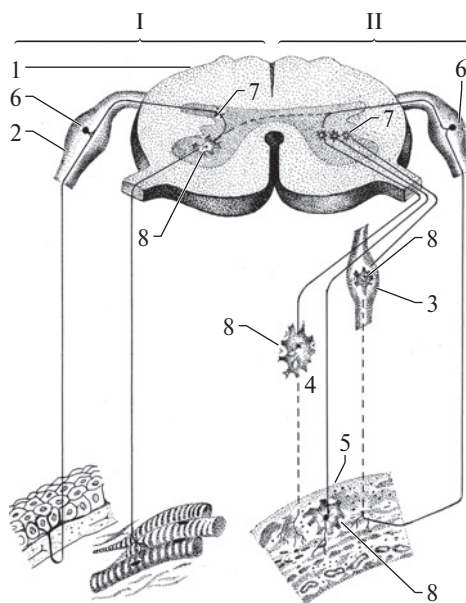


Рис. 19.17. Схема соматической и вегетативных рефлекторных дуг: I — соматическая дуга; II — вегетативные дуги; 1 — спинной мозг; 2 — спинномозговой узел; 3 — паравертебральный узел; 4 — превертебральный узел; 5 — интрамуральный узел; 6 — чувствительный нейрон; 7 — вставочные нейроны; 8 — двигательные нейроны (по В.Г. Елисееву, Ю.И. Афанасьеву, Е.Ф. Котовскому, 1999, с изменениями)

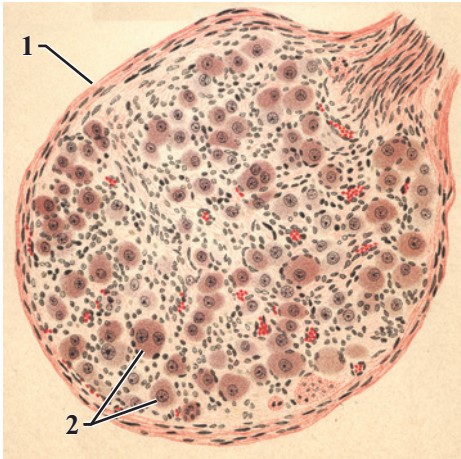


Рис. 19.18. Схема строения ганглия симпатического отдела вегетативной нервной системы (в окраске гематоксилином и эозином): 1 — соединительнотканная капсула; 2 — диффузное расположение нейронов (по J. Sobotta, 1902)

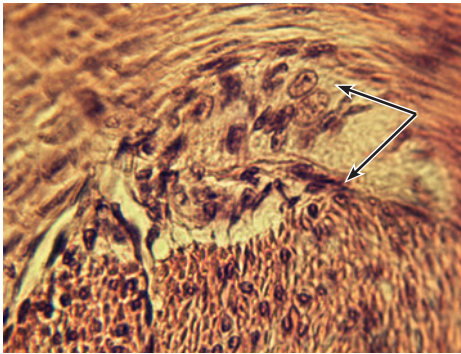


Рис. 19.19. Мышечно-кишечное (интрамуральное) нервное сплетение (стрелки), расположенное между продольным и циркулярным мышечными слоями

отростки уходят далеко от тела нейрона. Их дендриты имеют чувствительные нервные окончания, а аксон оканчивается на телах двигательных нейронов в соседних ганглиях. Клетки II типа являются чувствительными нейронами местных вегетативных рефлекторных дуг. Клетки Догеля III типа по форме тела похожи на вегетативные нейроны II типа, но их дендриты не выходят за пределы ганглия, а нейрит направляется в другие ганглии. Многие исследователи считают эти клетки разновидностями чувствительных нейронов.

Мультиполярные нейроны диаметром 20–35 мкм расположены диффузно, каждый нейрон окружен глиоцитами ганглия. Кроме того, описаны нейроэндокринные, хеморецепторные, биполярные, а у некоторых позвоночных и униполярные нейроны. В симпатических ганглиях имеются мелкие интенсивно флуоресцирующие клетки (МИФ-клетки) с короткими отростками и большим количеством гранулярных пузырьков в цитоплазме. Они выделяют катехоламины и оказывают тормозящее влияние на передачу импульсов с преганглионарных нервных волокон на эфферентный симпатический нейрон. Эти клетки называют интернейронами.

Среди крупных мультиполярных нейронов вегетативных ганглиев различают: двигательные (клетки Догеля I типа), чувствительные (клетки Догеля II типа) и ассоциативные (клетки Догеля III типа). Двигательные нейроны имеют короткие дендриты с пластинчатыми расширениями («рецептивные площадки»). Аксон этих клеток очень длинный, уходит за пределы ганглия в составе постганглионарных тонких безмиелиновых нервных волокон и оканчивается на гладких миоцитах внутренних органов. Клетки I типа называют длинноаксонными нейронами. Нейроны II типа — равноотростчатые нервные клетки. От их тела отходят 2–4 отростка, среди которых различить аксон трудно. Не разветвляясь,

Таким образом, в периферических вегетативных ганглиях имеются *местные рефлекторные дуги*, состоящие из чувствительных, двигательных и, возможно, ассоциативных вегетативных нейронов.

Интрамуральные вегетативные ганглии в стенке пищеварительного тракта отличаются тем, что в их составе, кроме двигательных холинергических нейронов, имеются тормозные нейроны. Они представлены адренергическими и пуринергическими нервными клетками. В последних медиатором является пуриновый нуклеотид. В интрамуральных вегетативных ганглиях встречаются также пептидергические нейроны, выделяющие вазоинтестинальный пептид, соматостатин и ряд других пептидов, с помощью которых осуществляются нейроэндокринная регуляция и модуляция деятельности тканей и органов пищеварительной системы.

19.7. ПАРААНГЛИИ

Параганглии, подобно мозговому веществу надпочечников, состоят из хромоаффинной ткани, развивающейся из симпатобластов нервного гребня и рассматриваются как «добавочные органы периферической нервной системы». Различают брюшные, аортальные, каротидные, внутриорганные (в сердце, коже, яичках, матке и т.д.) параганглии. Снаружи они окружены соединительной тканью, прослойки которой проникают между тяжами зернистых эндокриноцитов (рис. 19.20). Последние диаметром 10–15 мкм имеют овальную или округлую форму и содержат специфические гранулы разного размера, в которых находятся катехоламины.

Зернистые эндокриноциты окружены *поддерживающими глиоцитами*. Капилляр синусоидного типа с фенестрированными эндотелиоцитами прилежит к группе зернистых эндокриноцитов в той части, где отсутствуют поддерживающие глиоциты. Иннервация органа осуществляется симпатической нервной системой.

Регенерация в нервной системе. Нервные ткани необыкновенно чувствительны к снабжению кислородом. Если доставка кислорода задержится более чем на одну минуту, нервные клетки будут не в состоянии выполнять свои функции. Различные виды боевой травмы (радиационные поражения, ударная волна, термические воздействия, ОБ и др.) вызывают нарушения проницаемости стенок кровеносных сосудов, структуры и функций нейронов в органах центральной и периферической нервной системы. В нервных клетках происходят разрушение хромоаффинной субстанции, вакуолизация цитоплазмы, уменьшение количества РНП, расширение цистерн

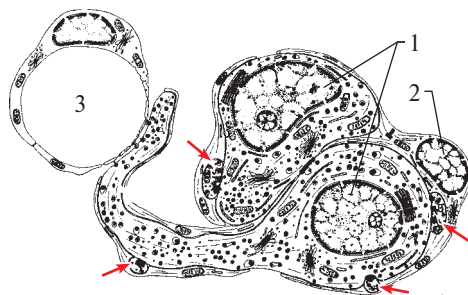


Рис. 19.20. Схема строения клеток параганглия: 1 — зернистый эндокриноцит; 2 — поддерживающий глиоцит; 3 — гемокapилляр; стрелки — нервные волокна

эндоплазматической сети и комплекса Гольджи, уменьшение числа рибосом, набухание митохондрий с деформацией и разрушением крист, кариопикноз и кариолизис. Наиболее чувствительны к повреждению нейроны пирамидного, ганглионарного и полиморфного слоев коры полушарий большого мозга, корзинчатые клетки и грушевидные клетки мозжечка, нейроны подбугровой области и ствола мозга. При этом возможно нарушение проведения нервных импульсов в области синапсов, дезинтеграции синапсов.

Посттравматический гистогенез тканей органов нервной системы имеет свои особенности в связи с отсутствием камбиальных элементов для нейронов. Пролиферация соединительнотканых элементов, клеток нейроглии, формирование коллагеновых волокон, межклеточные и межтканевые отношения в процессе гистогенеза приводят к образованию рубцов сложного тканевого состава. В последние годы развивается идея постнатального нейрогенеза, которая заключается в том, что в органах нервной системы продуцируются новые нейроны в течение всей жизни особи. Местом, где возникают новые нейроны, является субвентрикулярная зона (лобная, височная, теменная области) головного мозга, откуда возникшие нейроны мигрируют в разные области головного мозга. Возможно появление новых нейронов и в гиппокампе. Все это имеет перспективу для лечения заболеваний человека, связанных с гибелью нейронов (например, болезни Альцгеймера, сопровождающейся слабоумием).

Возрастные изменения. Нервная система у новорожденного анатомически не отличается от таковой у взрослого, но все ее отделы функционально незрелы.

Спинальный мозг у новорожденного развит лучше других отделов в связи с ранним становлением спинномозговых рефлексов. В сером веществе присутствуют все ядра, их мультиполярные нейроны отличаются от нейронов у детей более старшего возраста и взрослых лишь меньшими размерами и меньшим содержанием хромафильного вещества. В белом веществе оформлены все проводящие пути, составляющие их волокна миелинизированы (за исключением пирамидного пути). С увеличением возраста ребенка происходит интенсивный рост спинного мозга, связанный с развитием проводящих путей и корковых отделов анализаторов. Увеличиваются размеры нейронов, возрастает (в результате активной пролиферации) относительная и абсолютная масса глии, завершается процесс миелинизации нервных волокон. Возрастные инволюционные изменения спинного мозга заключаются в уменьшении численности нейронов, накоплении в них липофуцина, дегенерации миелина, пролиферации глиальных элементов.

Мозжечок у новорожденного характеризуется слабым развитием полушарий, незаконченным формированием коры и ядер, незавершенной миелинизацией волокон и относительно более развитым червем, как филогенетически древней структурой. Слои коры мозжечка окончательно не сформированы, сохраняется эмбриональный наружный зернистый слой, клетки Пуркиньи мелкие, плохо развиты ветвления их дендритов, не достигающие поверхности коры. Наиболее интенсивно мозжечок растет на первом году жизни, когда движения ребенка становятся более активными и разнообразными. Большинство афферентных волокон формируются у ребенка после рождения

(лиановидные волокна — в период со 2-й недели по 6-й месяц; моховидные волокна — на 6–8-м месяце жизни). К 7 годам количество серого вещества мозжечка увеличивается вдвое, а белого вещества — почти в 5 раз; завершается формирование слоев коры мозжечка, клетки Пуркинье достигают окончательного развития, расширяются их синаптические связи с другими нейронами. При старении количество клеток Пуркинье в коре мозжечка убывает или остается неизменным; общая численность нейронов и плотность их расположения в коре снижаются, с чем связано ослабление контроля мозжечка над двигательными функциями, равновесием и координацией движений.

Головной мозг у новорожденного составляет около 10% массы тела, однако он структурно и функционально незрелый; наименее зрелой является кора большого мозга (в коре определяются признаки незавершенной дифференцировки нейронов, но отчетливо выражено формирование нервных волокон). Активный рост и созревание нервных клеток в коре большого мозга происходит в первые недели и месяцы жизни ребенка: в возрасте 2 нед достаточно хорошо различимы слои коры. Цитоархитектоника коры, характерная для организма взрослого человека, формируется между 2 и 4 годами жизни ребенка; чуть позже (между 3 и 6 годами) оформляется миелоархитектоника коры, хотя миелинизация нервных волокон полностью не заканчивается. К 7-летнему возрасту усложняются связи между нейронами коры, увеличиваются их размеры. При старении уменьшается численность нейронов коры большого мозга, происходит замещение их клетками глии.

Контрольные вопросы

1. Принципы структурно-функциональной организации нервной системы.
2. Развитие и строение коры большого мозга и мозжечка.
3. Особенности нейронного состава рефлекторных дуг вегетативной (автономной) нервной системы.
4. Регенерация и возрастные изменения в нервной системе.