

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«МОСКОВСКИЙ ФИЗИКО-ТЕХНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
(ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ)»

НР

НАУКА В РЕГИОНЫ

Введение в функциональную морфологию нервной системы

И.С. Ерохин, В.А. Скобеева, Т.А. Чернов

Методические материалы
по биологии



Иннопрактика

МФТИ
Долгопрудный, 2018

УДК ???
ББК ???
А23

И.С. Ерохин, В.А. Скобеева, Т.А. Чернов

А23 Введение в функциональную морфологию нервной системы: Методические материалы по биологии/И.С. Ерохин, В.А. Скобеева, Т.А. Чернов — Долгопрудный, МФТИ, 2018 — 46 стр.

УДК ???
ББК ???

Источники иллюстраций:

Wikipedia

Тейлор Д., Грин Н., Стаут У. // Биология в 3-х томах М: Мир, 1990

M.Trepel, Neuranatomie: Struktur und Funktion, 5. Auflage, Urban & Fischer, Munchen, 2012

BRS Cell biology and histology / Leslie P. Gartner, James L. Hiatt, Judy, M. Strum. — 6th ed // 2011 Lippincott Williams & Wilkins

и др.

В данном пособии даётся структурированная информация об устройстве, развитии и функционировании основных элементов нервной системы человека.

Книга предназначена с углубленным изучением биологии, учителям биологии, руководителям кружков и факультативов по биологии. а также всем людям увлекающимся биологией и интересующихся внутренним строением человеческого организма, работой мозга и нервной системы.

Ерохин Игорь Сергеевич, кандидат биологических наук, практикующий врач-хирург, Скобеева Виктория Александровна, Кандидат биологических наук, доцент департамента молекулярной и биологической физики МФТИ, младший научный сотрудник МГУ, Чернов Тимур Александрович, Кандидат биологических наук, доцент департамента молекулярной и биологической физики МФТИ.

Содержание

Введение в функциональную морфологию нервной системы	4
Эволюционное и индивидуальное развитие нервной системы	5
Морфологическая классификация нейронов (по форме)	17
Функциональная классификация нейронов	20
Макроглия центральной нервной системы	25
Макроглия периферической нервной системы	32
Центральная нервная система	35
Система желудочков головного мозга и центральный проток спинного мозга. Циркуляция спинномозговой жидкости	43

Введение в функциональную морфологию нервной системы

Осваивая современные направления интерактивной техники и технологий, школьники сталкиваются с необходимостью понимания собственных свойств и функций организма человека, то есть возникает потребность в знании особенностей восприятия, анализа и ответа организма на ту или иную получаемую информацию. В этом руководстве мы попытаемся разобрать основы функциональной морфологии нервной системы человека.

Нервная система обеспечивает контроль всех функций тела человека, объединяя разные системы и органы в единый организм. Также нервная система осуществляет связь человека с внешней средой.

Нервная система состоит из центральной части и периферической части. Информацию из внешней среды и от внутренних систем организма получают сенсорные органы и образования. Единственным типом ткани, формирующим нервную систему, является нервная ткань. Функциональной единицей нервной ткани является нейрон (нейрон). Функциональные роли клеток других типов тканей (структурно-соединительные, питательные и защитные) в нервной системе осуществляют специализированные клетки нейроглии.

Функционально в нервной системе выделяют соматическую (анимальную) и вегетативную (автономную) части. Соматическая нервная система отвечает за осознанный контроль тела (сомы), то есть иннервирует скелетные мышцы, кожу и некоторые внутренние органы (язык, гортань, глотка и внешние сфинктеры) сознательно контролируемые человеком. Вегетативная нервная система контролирует слаженную работу внутренних систем и органов тела, сознательно не регулируемые волей человека, обеспечивает гомеостаз. В свою очередь, вегетативная нервная система делится на симпатическую и парасимпатическую части.

Эволюционное и индивидуальное развитие нервной системы

Нервная ткань обладает специфическими только для нее качествами – возбудимостью и проводимостью. Эти свойства эволюционно возникают одновременно со свойствами мышечной ткани – возбудимостью и сократимостью.

Так, у гидры – представителя первой группы настоящих многоклеточных животных – книдарий (раньше этот тип вместе с гребневыми называли кишечнополостные) – нервные клетки образуют обособленную популяцию, которая образует сеть из примерно 5000 нейронов. Четкого деления на чувствительные и моторные или вставочные нейроны, а также проводящих путей у гидры еще нет, чувствительная клетка может прямо передавать сигналы эпителиально-мышечным клеткам. Но распространение сигнала – прерогатива нервных клеток, и здесь мы видим становление самой примитивной из нервных систем – нервной системы *диффузного*, или *сетчатого* типа.

Дальнейшая эволюционная история нервной системы – это так или иначе история деления на большие скопления нейронов – *нервные узлы* или *ганглии*, по мере усложнения организма собирающиеся в тот или иной тип мозга, – и *проводящие пути*, соединяющие эти ганглии с органами чувств и мышцами и друг с другом. Нервные клетки как клеточная популяция довольно рано обособляются и в индивидуальном развитии, хотя здесь все очень сильно зависит от типа животного.

Первичная дифференцировка клеточной судьбы начинается всегда с более общей детерминации, и первой здесь определяется покровная или просто трофическая внезародышевая ткань, особенно в случае развития амниот. Определение судьбы нервных клеток всегда, несмотря на очень большую разницу в механизмах формирования плана строения у организмов разных групп, включает несколько общих для всех механизмов.

В первую очередь это налаживание тесных взаимодействий между соседями, причем эти взаимодействия предполагают выбор клетками своей судьбы в зависимости от выбора соседей. Так, дифференцировка нервных клеток у всех типов настоящих многоклеточных животных требует активности сигнального пути NOTCH (по-русски так и говорится). Этот сигнальный путь обеспечивает формирование из одной группы клеток нейронов и их «команды поддержки» – нейроглии, которая будет выполнять по отношению к своим сестринским клеткам защитную, питающую и поддерживающую функцию.

Теперь мы поговорим о том, как формируется зачаток нервной системы у позвоночных. Несмотря на впечатляющие успехи головоногих моллюсков и муравьев в решении различных задач, цивилизацию построили представители типа хордовых. Именно у них нервная система располагается на спинной стороне тела и представлена нервной трубкой, на переднем конце которой возникает расширение – головной мозг.

После того, как в ходе оплодотворения из женской гаметы (яйцеклетки) и гаплоидной мужской гаметы (сперматозоида) образуется диплоидная клетка – зигота, начинается развитие нового многоклеточного организма.

Зигота млекопитающих проходит процессы *дробления, компактизации* и изменения внутренней структуры, все это время, двигаясь по фаллопиевой трубе в сторону матки и затем внутри матки к месту имплантации. При этом увеличивается количество составляющих зародыш клеток и происходит их дифференцировка на наружный слой, из которого в будущем разовьется *трофобласт*, и *внутреннюю клеточную массу*, которая даст начало собственно зародышу. Общий размер и форма эмбриона сохраняются; также все это время зародыш продолжает находиться внутри сохраняющейся от яйцеклетки блестящей оболочки, называемой *zona pellucida* (русское название *блестящая оболочка* малоупотребимо).

На 7-й день зародыш человека (на этом этапе он называется *бластоциста*) добирается до места имплантации в матке, *zona pellucida* прорывается, бластоциста выходит из оболочки и прикрепляется к стенке матки. Большая часть ее элементов формирует различные экстраэмбриональные структуры, и только один слой (*эпибласт*) формирует собственно эмбрион. Из эпибласта на этом этапе формируется плоская структура – *зародышевый диск*. Для понимания дальнейших этапов формирования нервной системы важно осознать, что на этом раннем этапе эмбрион имеет именно плоскую форму.

Зародышевый диск дифференцируется на три слоя клеток, они называются *зародышевые листки*. Наружный листок – *эктодерма*, промежуточный – *мезодерма*, внутренний – *энтодерма*. По центру наружного слоя (эктодермы) затем формируется плоская структура вытянутой формы – *нервная пластинка*. Боковые края нервной пластинки выпячиваются, с этого момента они называются *нервные валики*. Постепенно нервные валики начинают смыкаться так, что формируется сначала желобок, а когда они окончательно сомкнутся – трубка (*нервная трубка*) (рис. 1)

Из нервной трубки в дальнейшем формируется *центральная нервная система*, и такое ее происхождение во многом определяет ее организацию. У позвоночных стенки нервной трубки дают начало тканям различных структур ЦНС, которые группируются вокруг системы *мозговых желудочков* и *спинномозгового канала* (производные полости нервной трубки).

Сомкнувшиеся края нервной пластинки отслаиваются, мигрируют и формируют отдельную структуру – *нервный гребень* (рис. 1), который иногда называют четвертым зародышевым листком. Нервный гребень в дальнейшем дает начало компонентам *периферической* и *автономной нервных систем*, *паутинной* и *мягкой мозговым оболочкам*, а также некоторым другим структурам и органам.

Процесс формирования нервной пластинки и ее замыкания в нервную

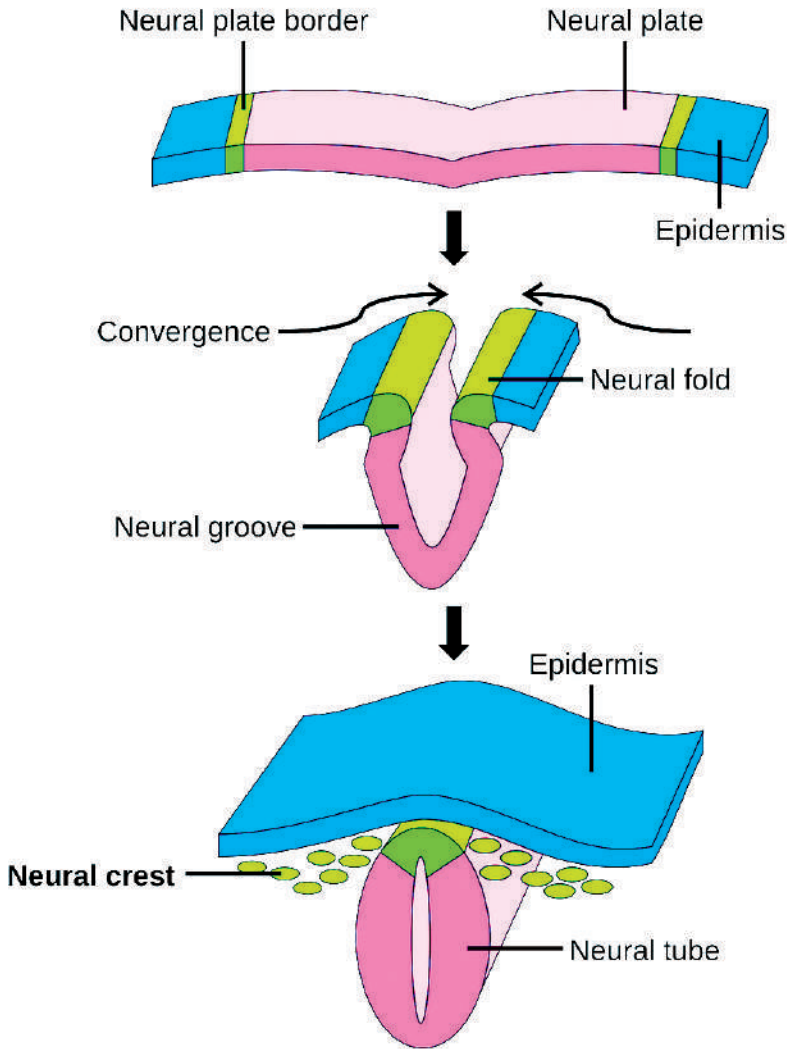


Рис. 1. Формирование нервной трубки и нервного гребня (схема)

трубку называется *нейруляцией*.

После формирования нервной трубки ее передний отдел начинает расширяться, формируются сначала три первичных мозговых пузыря

(передний мозг, средний мозг и ромбовидный мозг (задний мозг), а затем из них пять вторичных мозговых пузыряей).

При этом передний мозг делится на *конечный мозг* и *промежуточный мозг*, а ромбовидный (первичный задний) мозг делится на собственно *задний мозг* и *продолговатый мозг* (рис. 2, рис. 3).

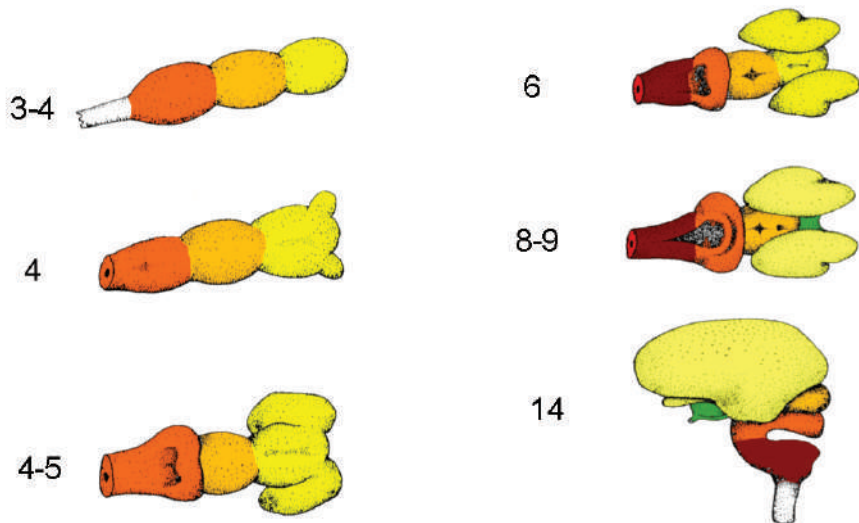


Рис. 2. Первая колонка.

Стадия трех мозговых пузырей: прозэнцефалон (первичный передний мозг), мезэнцефалон (первичный средний мозг), ромбэнцефалон (ромбовидный мозг, первичный задний мозг).

Вторая колонка.

Стадия пяти мозговых пузырей и переход к ней:

телэнцефалон (конечный мозг), диэнцефалон (промежуточный мозг), мезэнцефалон (средний мозг), метэнцефалон (вторичный задний мозг), миэленцефалон (продолговатый мозг).

Цифрами обозначены недели.

Таким образом, структуры трехпузырной стадии – это *передний мозг* (прозэнцефалон), *средний мозг* (мезэнцефалон) и *ромбовидный мозг* (задний, ромбэнцефалон).

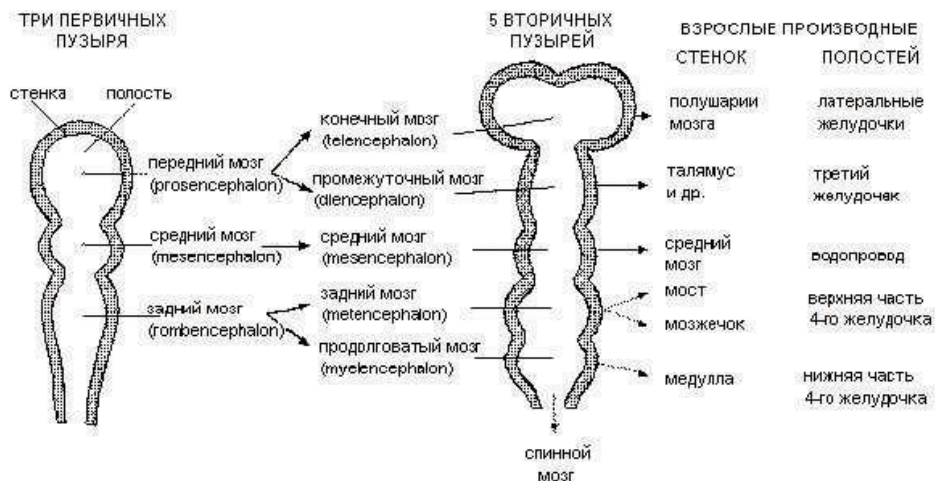


Рис. 3. Соответствие структур друг другу на различных этапах формирования центральной нервной системы

Структуры пятипузырной стадии – **конечный мозг (телэнцефалон)**, **промежуточный мозг (диэнцефалон)**, **средний мозг (мезэнцефалон)**, **задний мозг (метэнцефалон)** и **продолговатый мозг (миэлэнцефалон)**.

У взрослого млекопитающего конечному мозгу соответствует кора головного мозга и ряд подкорковых структур, окружающие боковые мозговые желудочки.

Промежуточному мозгу – все структуры (кроме путей), где упоминается таламус и гипофиз (группируются вокруг третьего мозгового желудочка).

Средний мозг – это **средний мозг**. Полость его – водопровод мозга.

Эмбриональный вторичный задний мозг (метэнцефалон) развивается в **мост** и **мозжечок**.

Эмбриональный продолговатый мозг (миэлэнцефалон) по-русски так и остается у взрослых продолговатым мозгом, но латинское название этой структуры взрослого организма иное – **medulla oblongata**. В русском также употребляется название **медулла**.

Мост, мозжечок и медулла делят между собой четвертый мозговой желудочек.

Трехпузырная стадия соответствует третьей–четвертой неделе эмбрионального развития, пятипузырная формируется на втором месяце.

Совпадение русских названий структур разных стадий друг с другом и выборочное несовпадение их с латинской международной номенклатурой создает значительную путаницу. Также часто говорят о структурах взрослого организма, условно объединяя их в отделы под названием эмбриональной структуры, от которой они произошли. В случае заднего мозга, к примеру, может не уточняться, о какой стадии идет речь. Поэтому всегда следует разораться, о чем именно идет разговор в данном конкретном случае.

Все клетки нервной системы происходят от нейроэктодермы, кроме *микроглии*, которая берет начало от желточного мешка на одном из ранних этапов онтогенеза. Отличаясь по происхождению, микроглия рассматривается в составе нервной ткани.

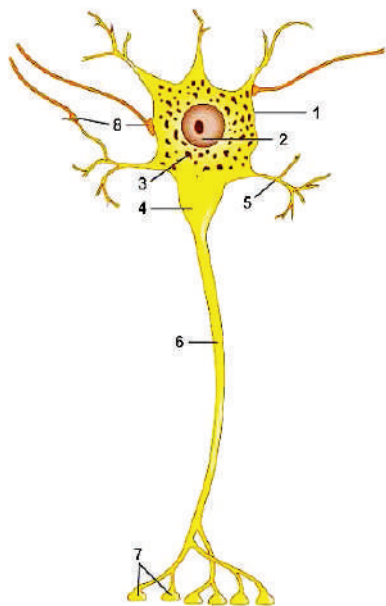
Понятие о нейроне

Основная функциональная единица нервной системы – *нейрон*. Нейрон – это специализированный тип клетки, осуществляющий передачу нервного импульса.

С этой функцией тесно связаны характерные морфофункциональные особенности нейрона. Нейроны специализированы по форме для передачи нервного импульса.

Нейроны обладают значительной разницей потенциалов между наружной и внутренней поверхностью плазматической мембраны, что связано со специфическими свойствами электропроводимости.

Нейроны способны к нейросекреции, то есть синтезируют и секретируют (выделяют) особые вещества – нейромедиаторы. Одновременно нейроны обладают специализированными приспособлениями, делающими их чувствительными к отдельным химическим веществам и электрическому току.



1. Тело нейрона
2. Ядро с ядрышком
3. Шероховатая эндоплазматическая сеть (тельца Ниссля)
4. Аксонный холмик
5. Дендрит
6. Аксон
7. Терминаль аксона

Рис. 4. Внешнее строение нейрона (упрощенно)

Нейроны, как правило, не способны к делению, а ДНК в ядре нейрона находится в большой степени в форме эухроматина (деспирализованной, раскрученной формы), с которого постоянно идет транскрипция – нейроны интенсивно синтезируют!

На все это тратится много энергии, поэтому нейроны весьма прожорливы в отношении глюкозы и кислорода.

Форма нейрона оптимизирована для нервной передачи.

Во внешнем строении нейрона (рис. 4) выделяют *тело нейрона*

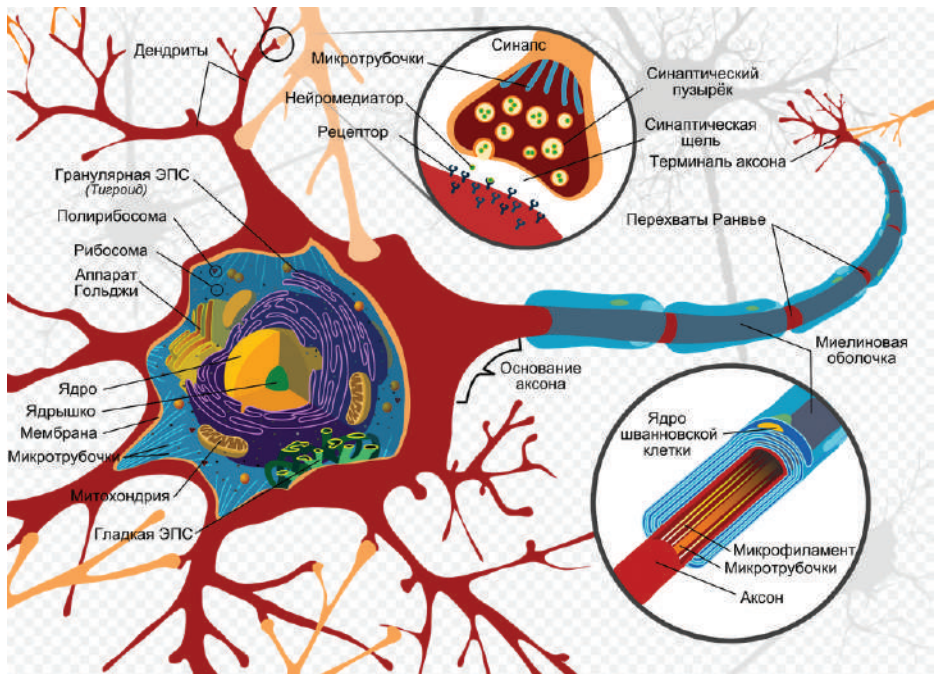


Рис. 5. Нейрон, синапс, миелинированный периферический аксон (упрощенная схема)

(синонимы: *сoma, перикарион*) и отростки (*нейриты*), в общем случае включающие в себя ∞ -многочисленные *дендриты* и один *аксон*.

В теле нейрона (рис. 4, рис. 5) находится синтетический аппарат клетки – структуры, поддерживающие ее жизнедеятельность (*ядро* с одним или несколькими *ядрышками*, *митохондрии*, *рибосомы* и т.д.), а также синтез и упаковку *нейромедиаторов* (*шероховатый ЭПР*, *аппарат Гольджи*, разнообразные *везикулы* и т.д.).

Аксон – отросток нейрона, проводящий исходящий импульс, то есть по направлению от тела нейрона. Аксон содержит *аксоплазму* (цитоплазму аксона), *нейрофиламенты* и *нейротрубочки* – специализированные элементы цитоскелета, по которым перемещаются *синаптические* пузырьки, митохондрии и другие органеллы. У нейрона бывает только один аксон, но он может ветвиться, образуя *коллатерали*.

Аксон соединяется с телом нейрона через *аксонный бугорок* (синонимы: *аксонный холмик, основание аксона*) и заканчивается *терминалью* (*концевым участком, пресинаптической структурой*). Эти части нейрона обладают некоторыми особыми свойствами, которые будут рассмотрены позднее.

Дендриты – отростки аксона, передающие нервный импульс по направлению к телу нейрона. У разных нейронов может быть разное количество дендритов, ветвящихся в большей или меньшей степени.

Подробнее о внешнем строении нейрона

Сома нейрона (тело нейрона, перикарион) – это нейрон минус отростки. Нейрон – это клетка, и в нем присутствуют как специализированные нейрональные, так и обычные органеллы, которые в свою очередь могут обладать своей морфологической и функциональной спецификой и иногда получают особые названия.

Аксон – отросток нейрона, проводящий исходящий (в сторону от тела нейрона) импульс. От тела нейрона отходит только один нейрон, но он может ветвиться под прямым углом, образуя коллатерали. Диаметр аксона может быть разным; от диаметра во многом зависит проводимость аксона. Длина аксона также бывает разной; некоторые достигают метра.

Аксон берет начало от особого участка сомы – аксонного бугорка (аксонного холмика), а на конце аксон обычно обильно ветвится. Веточки, которые он образует, называются *телодендрии*. Телодендрии оканчиваются синаптическим окончанием или терминалью, от которой импульс передается следующей клетке (клетке–мишени).

Аксоны бывают *миелинизированными*, то есть покрытыми прерывающимися участками миелина – вещества с электроизолирующими свойствами, – и *немиелинизированными*. Миелин не выделяется ней-

роном! Это функция глиальных клеток, изолирующих аксоны буквально своими телами.

Дендриты – отростки нейронов, принимающие химический сигнал через *рецепторы* или электрический импульс через *целевые контакты* на терминалях и передающие электрический импульс по направлению к телу нейрона. Обычно дендриты обильно ветвятся, что позволяет принимать сигнал сразу из многих источников. Помимо ветвления, дендриты образуют *шипика*, увеличивающие поверхность, доступную для контакта.

Субклеточные структуры нейрона

Особенность *плазматической мембраны (плазмалеммы)* нейронов – присутствие в ней рецепторов. Рецепторы – белки, чувствительные к *нейромедиаторам* – веществам, с помощью которых осуществляется передача возбуждения и торможения от нейрона к нейрону. Следует отличать эти рецепторы от рецепторов в контексте чувствительного анализатора. Эти рецепторы – молекулы, а те – клетки.

Перейдем к рассмотрению цитоплазмы нейрона, ее органелл и включений.

Ядро нейрона обычно крупное, примерно сферическое, расположено приблизительно по центру. *Ядрышко* большое и хорошо заметное. Хорошо заметно большое количество эухроматина в ядре. Это хорошо согласуется с тем, что нейроны, с одной стороны, не делятся, и с другой – постоянно что-то в больших количествах синтезируют.

Хорошо заметная отличительная черта нейрона – *тельца Ниссля* (*субстанция Ниссля, вещество Ниссля, тигроид*). Они формируются из богатой рибосомами шероховатой ЭПС нейрона и скоплений рабочих полисом. Эти структуры обладают характерным внешним видом, за что удостоились особого названия. Как уже говорилось, нейроны много синтезируют, поэтому нейрону нужно много рабочих

рибосом, поэтому тигроида в нейроне много. Тельца Ниссля представлены в большом количестве по всему телу нейрона, а также в дендритах. В аксонах и аксонных бугорках эти структуры не встречаются. В соме также не вся шероховатая ЭПС представлена тигроидом, она встречается и в обычной форме. Кроме шероховатой ЭПС, в нейронах встречается гладкая.

К ядру нервной клетки примыкает *комплекс Гольджи*.

В цитоплазме присутствуют и другие обычные для клеток мембранные органеллы, такие как митохондрии, лизосомы и т.д. Синаптическая передача осуществляется при помощи вырабатываемых нейроном сигнальных веществ – нейромедиаторов, которые упаковываются в *синаптические пузырьки (везикулы)*.

В нейронах встречаются включения, не являющиеся органеллами. Примеры включений – гранулы пигмента *меланина*, отложения *липофусцина* (увеличиваются с возрастом), *липидные капли*.

Компоненты цитоскелета – *нейротрубочки, нейрофиламенты и микрофиламенты*.

Нейротрубочки – это микротрубочки нейрона. Они имеют диаметр около $24 \mu\text{m}$ и состоят из белка *тубулина*. Они придают нейрону форму и поддерживают ее, образуя каркас клетки. Во внутриклеточном транспорте микротрубочки выполняют роль направляющих, по которым транспортные белки перемещают пузырьки и органеллы.

Нейрофиламенты (нейрофибриллы) – специфическое название промежуточных филаментов нейрона. Нейрофиламенты имеют диаметр около $10 \mu\text{m}$ и состоят из разных белков. Их основная роль в нейроне – участие в формировании и регенерации аксонов. Нейрофиламенты формируют структурную основу аксона и контролируют его диаметр (от которого в числе прочего зависит проводимость). Также нейрофиламенты участвуют в формировании цитоскелета сомы.

Микрофиламенты имеют диаметр около $6 \mu m$ и состоят из белка *актина*. В основном ассоциированы с плазматической мембраной нейрона, участвуют в изменении и поддержании формы нейрона, а также в формировании и росте нейритов (отростков нейрона). Так, микрофиламенты обнаруживаются на кончиках растущих аксонов.

Все эти органеллы, структуры и включения встречаются в цитоплазме сомы.

Цитоплазма дендритов отличается от цитоплазмы сомы отсутствием комплекса Гольджи. В терминалях (окончаниях, принимающих входящий сигнал) дендрита много митохондрий и мало других органелл. В аксонном бугорке обильно представлены микротрубочки и нейрофиламенты, при этом не обнаруживаются комплекс Гольджи, шероховатая ЭПС и вообще рибосомы – а значит, и тельца Ниссля.

В *аксоплазме* (цитоплазме аксона) представлены практически все те же органеллы, что и в соме, кроме комплекса Гольджи. Шероховатая ЭПС не формирует в аксонах тельца Ниссля. Через аксонный бугорок возможен транспорт в обе стороны между аксоном и сомой.

Морфологическая классификация нейронов (по форме)

Нейроны очень отличаются по размеру. Самые крупные клетки в человеческом теле – это нейроны (клетки Беца в поле 4 коры головного мозга достигают 120 микрон в «диаметре»). Самые мелкие клетки – тоже нейроны («диаметр» гранулярных клеток мозжечка – около 5 микрон).

Классификация нейронов по количеству отростков

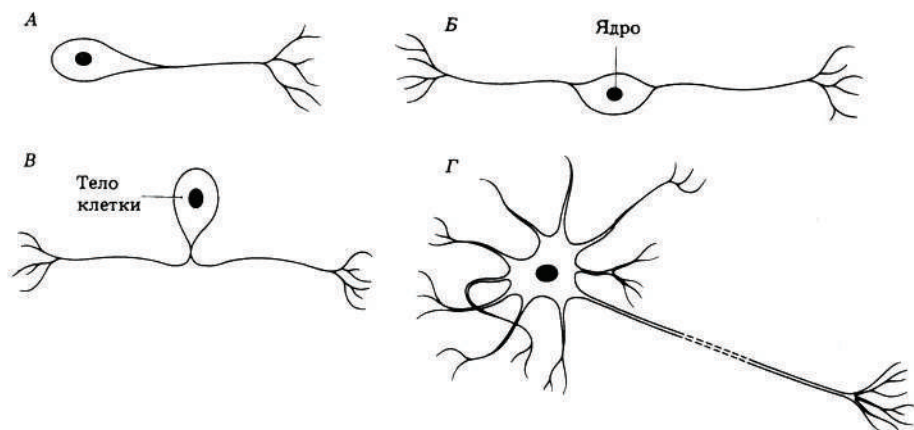


Рис. 6. Нейроны и их отростки

А: Униполярный нейрон

Б: Биполярный нейрон

В: Мультиполярный нейрон

Г: Псевдоуниполярный нейрон

В нервной системе существует много разных типов нейронов. Они сильно отличаются друг от друга по форме. Среди этого разнообразия морфологических типов выделяется несколько больших групп (рис. 6), классифицируемых по количеству отростков (нейритов).

Униполярный нейрон – нейрон, у которого с самого начала есть только один отросток – аксон. Этот тип не характерен для взрослых позвоночных и обычно встречается в незрелой эмбриональной нервной системе.

Биполярные нейроны имеют один аксон и один дендрит, которые могут ветвиться. Биполярные нейроны встречаются в вестибулярном ганглии и ганглии улитки вестибулярно-улиткового нерва (VIII черепной нерв), в сетчатке глаза и обонятельном эпителии в носу.

Псевдоуниполярный нейрон обладает одним отростком, который разделяется на два, а эти два уже могут дальше ветвиться. Этот отросток и его ветви функционально являются аксонами. Такой нейрон образуется на эмбриональной стадии из биполярного нейрона – его аксон и дендрит срастаются ближе к телу нейрона и вместе начинают работать как аксон (рис. 7). Псевдоуниполярные нейроны встречаются в спинномозговых ганглиях (узлах) и ганглиях черепных нервов (кроме VIII черепного нерва, в котором нейроны биполярные), а также в среднемозговом ядре тройничного (V черепного) нерва



Рис. 7. Формирование псевдоуниполярного нейрона (схема)

в стволе мозга. Если в литературе речь идет о взрослом позвоночном и упоминаются униполярные нейроны, речь обычно идет о псевдоуниполярных.

У *мультиполярных нейронов* один аксон и много дендритов. Большинство нейронов в нервной системе позвоночных – мультиполярные. Среди них – двигательные нейроны, вставочные нейроны, пирамидальные клетки коры головного мозга и клетки Пуркинье в мозжечке.

Описаны так называемые *безаксонные нейроны*, не обладающие выраженным аксоном. Они наблюдаются в отдельных участках как периферической нервной системы (спинальные ганглии), так и центральной нервной системы (ядра таламуса) Все наблюдаемые нейриты безаксонных нейронов выглядят как дендриты; функция нуждается в уточнении.

Классификация нейронов по длине аксонов

Традиционно выделяют нейроны с длинными аксонами (*нейроны Гольджи тип I*) и нейроны с короткими аксонами (*нейроны Гольджи тип II*). Пример нейронов первого типа – гигантские пирамидальные нейроны или клетки Беца, пример нейронов второго типа – различные вставочные нейроны.

Функциональная классификация нейронов

Основная функция нейронов – прием, обработка, интеграция и передача нервного импульса.

Функциональная классификация подразделяет нейроны в зависимости от направления этого импульса.

Чувствительные (сенсорные, афферентные) нейроны получают с помощью клеток-рецепторов различного типа стимулы из внешней и внутренней среды и передают ее в центральную нервную систему для обработки и анализа. Находятся, к примеру, в задних рогах спинного мозга.

Вставочные нейроны (интернейроны, промежуточные нейроны, ассоциативные нейроны, интеркалирующие нейроны) передают импульс от нейронов к другим нейронам, часто усиливая или ослабляя (*модулируя*) его по сложным критериям.

Благодаря вставочным нейронам возможна сложная обработка информации в центральной нервной системе. Вставочные нейроны выстраиваются в сложные цепочки внутри разных отделов нервной системы и между ними, разнообразно маршрутизируя нервный импульс и регулируя его передачу. Вставочные нейроны находятся в центральной

нервной системе. Большинство нейронов в центральной нервной системе являются вставочными.

Двигательные нейроны (моторные нейроны, мотонейроны, эфферентные нейроны) передают импульс от центральной нервной системы к мышцам, сосудам и железам. Находятся, например, в передних рогах спинного мозга.

Секреторные нейроны выделяют (секретируют) гормоны, которые по их аксонам поступают в кровь, ликвор (*спинномозговую жидкость*) или депонирующий орган (*нейрогипофиз*). В центральной нервной системе секреторные нейроны сосредоточены в гипоталамо-гипофизарной системе головного мозга; присутствуют также в отдельных участках периферической нервной системы.

Нейрология

Помимо нейронов, нервная ткань состоит и из других типов клеток. Эти клетки собирательно называют *глиальные клетки*, нейроглия или просто *глия*. Термин этот происходит от греческого слова «клей», что отражает недостаток понимания функциональной роли глиальных клеток в те времена, когда его придумали (да и сейчас, в общем-то, мы знаем недостаточно).

В реальности глиальные клетки очень различаются между собой и выполняют очень разные функции. Рассматривать мы будем их также по отдельности.

Микроглия

Микроглия, с функциональной точки зрения, – это специализированные макрофаги (крупные подвижные амебообразные иммунные клетки) нервной системы. В качестве таковых, они умеют активно

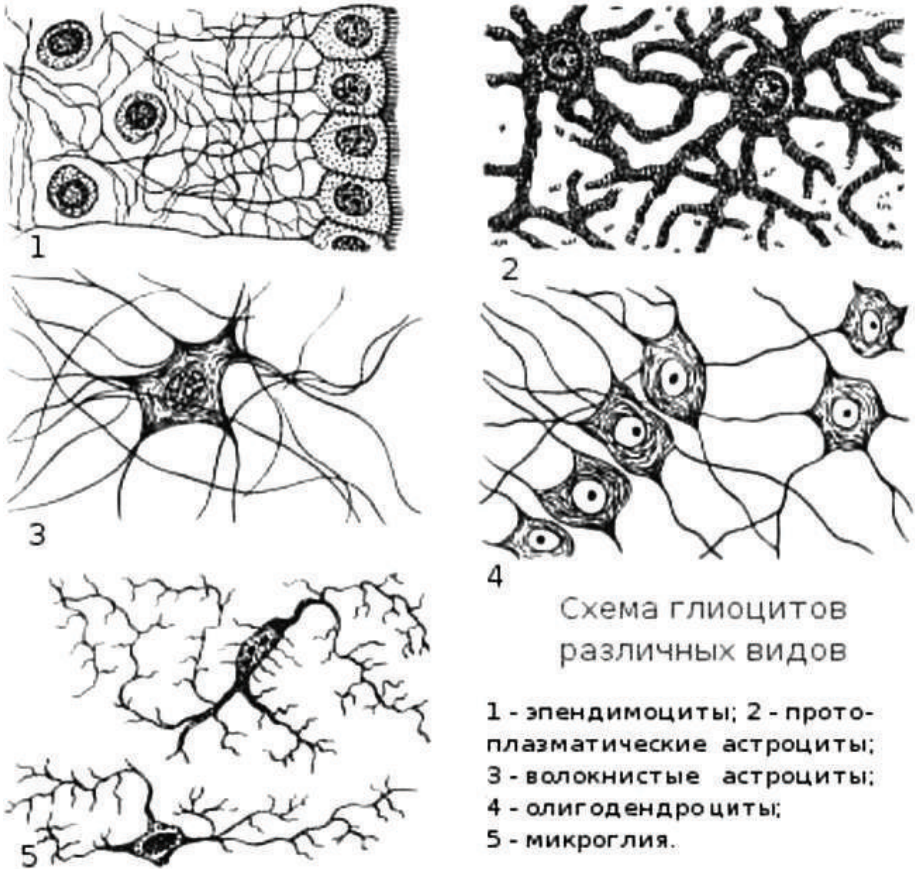


Рис. 8. Типы глиальных клеток

передвигаться и менять форму. Ранее считалось, что микроглия берет начало в костном мозге (несмотря на название, он не является частью нервной системы) и проникает в нервную систему, но по современным данным она берет начало от желточного мешка.

В пассивном состоянии микроглиальная клетка имеет разветвленную форму (*рамуфицированная микроглия*), более-менее неподвижна и в основном проявляет лишь химическую активность. При поступлении определенных сигналов микроглия трансформируется в подвижную (активную) амебодную форму и ведет себя подобно

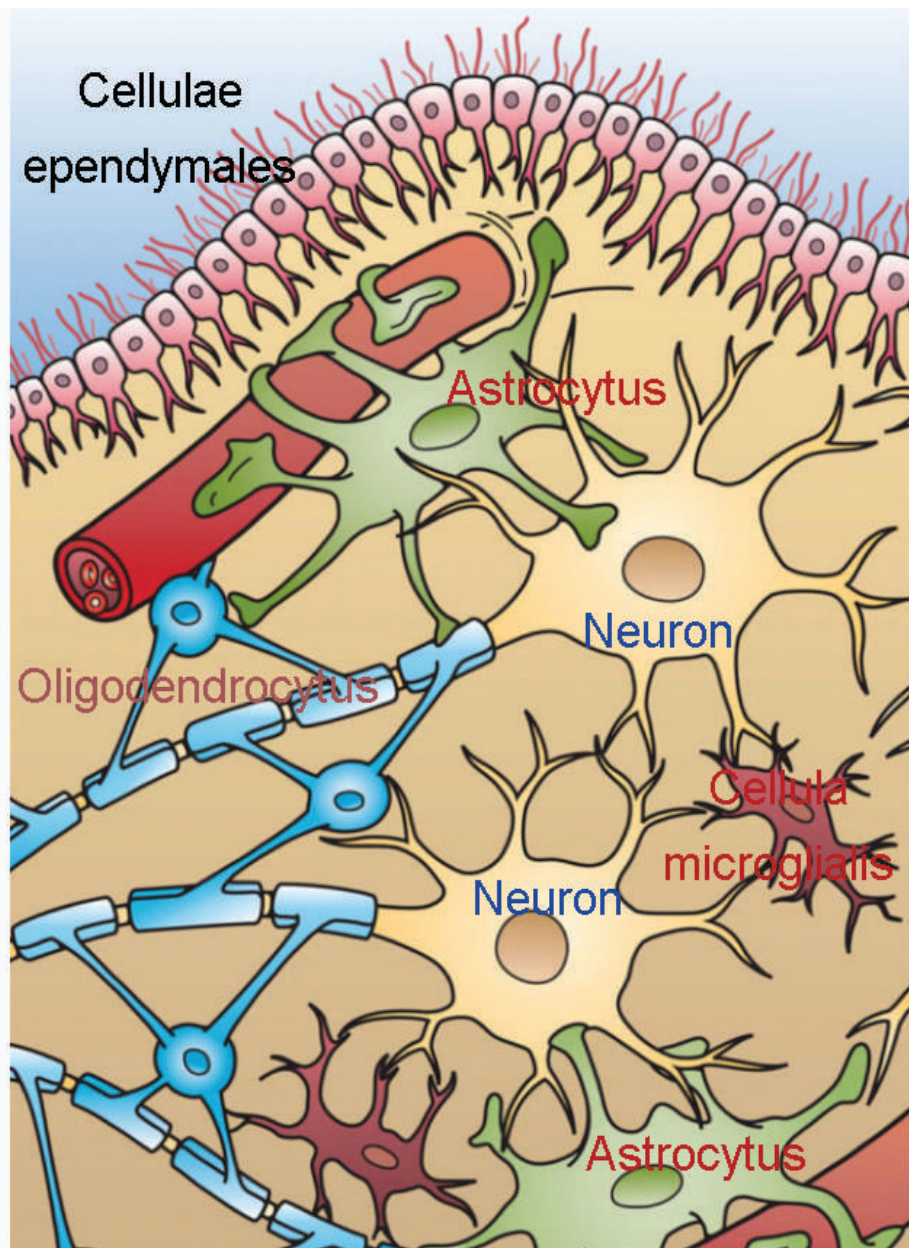


Рис. 9. Взаимодействие различных клеток в нервной ткани (обобщенная схема). Изображены нейроны, астроциты, олигодендроциты, эпендимоциты, микроглиоциты, а также капилляры.

макрофагу. Между этими крайними состояниями возможны промежуточные. Также существует особое состояние «объевшейся» микроглии, которая исчерпала свою вместимость как фагоцит. На гистологических срезах такие клетки выделяются характерной гранулярной структурой.

Представления о функции и происхождении микроглии за последнее время сильно обновились; продолжают поступать новые данные – это активная область исследований. Назовем некоторые основные вещи, которые делает микроглия.

Микроглия как макрофаг поглощает бактерий, вирусы и другие чужеродные элементы. Микроглия способна уничтожать нейроны, которые считает больными, выделяя ядовитые для них вещества. Также она утилизирует отходы собственной жизнедеятельности нервной ткани. Так, много подобной работы дают микроглие некоторые стадии развития мозга, за которыми надо подчищать большое количество отходов.

В отсутствие инфекции и воспаления микроглия активно помогает поддержанию гомеостаза при помощи химической коммуникации с множеством типов клеток. В активном состоянии, помимо фагоцитоза, микроглия осуществляет химическую коммуникацию с клетками иммунной системы – например, секретируя цитокины для привлечения Т-клеток и презентуя им антигены по прибытии. Точно так же микроглия секретирует цитокины, дающие сигнал к концу воспаления.

По завершении воспаления микроглия помогает наводить порядок вокруг поврежденного участка. Она откусывает ведущие к поврежденному участку нейриты, уничтожает ставшие ненужными синапсы, а также подает химические сигналы астроцитам и нейронам, способствуя созданию новых связей взамен испорченных.

Микроглия формируется на раннем этапе эмбрионального развития

в желточном мешке. В более ранней литературе происхождение микроглии описывается по-другому (из гемопоэтических стволовых клеток в костном мозге).

Макроглия

Все остальные глиальные клетки объединяются под названием макроглия – просто потому что они больше. Этот термин сформировался когда было больше известно о морфологии этих клеток, чем об их функции.

Все клетки макроглии, как и нейроны, формируются из нейроэктодермы (или нейроэпителлия нервной трубки и нервного гребня, если говорить о более поздних прекурсорах).

Макроглия центральной нервной системы

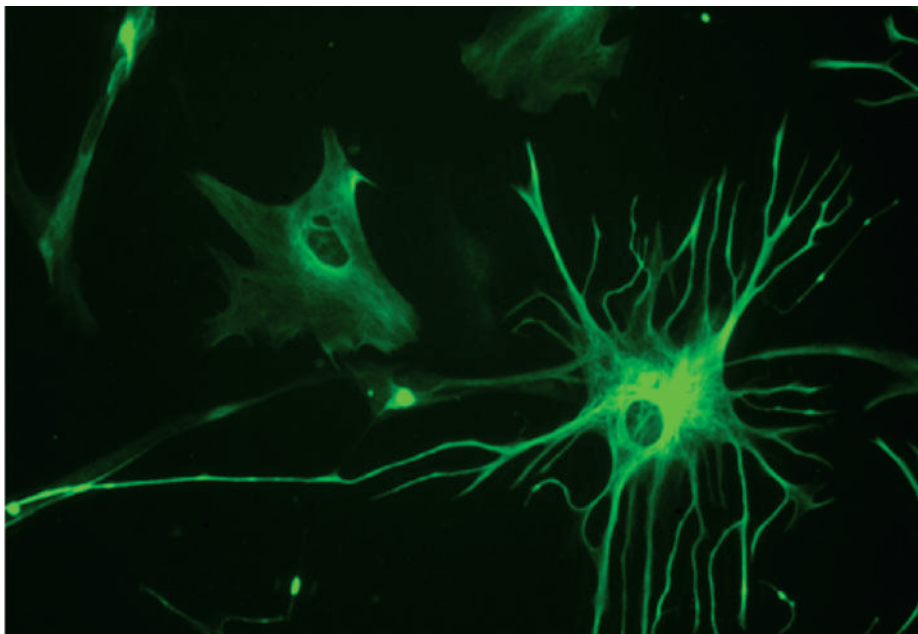


Рис.10. Человеческий астроцит в культуре

Астроциты

Астроциты – клетки характерной звездчатой формы (рис. 10, рис. 11, рис. 9), за что и получили свое название.

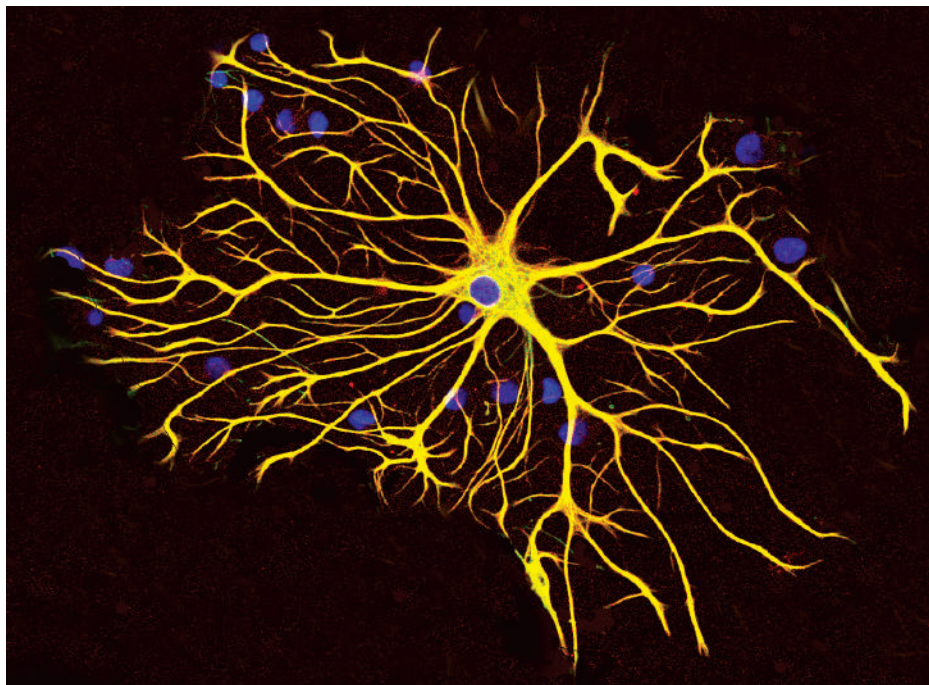


Рис.11. Крысиный астроцит в культуре. Видны ядра других клеток.

Морфологически различают *волокнистые (фиброзные) и плазматические астроциты* (рис. 8). Волокнистые астроциты в основном находятся в белом веществе. Их отростки почти не ветвятся. Плазматические астроциты – с сильно ветвящимися отростками, обнаруживаются в основном в сером веществе.

Лучевидные отростки астроцитов расширяются на конце, формируя *ножку астроцита* – своеобразную пластинчатую контактную площадку для взаимодействия с другими типами клеток.

Ножки астроцитов, обвивающие капилляры, называют *периваскулярными*, облепляющие нейрон – *перинейрональными*. Также астроциты могут находиться в контакте с клетками эпендимы.

Первоначально астроцитам приписывалась лишь структурная функция – считалось, что они просто заполняют пространство между нейронами, выполняя роль каркаса. Со временем выяснилось, что помимо этого они делают еще много других вещей.

Астроциты способны генерировать глюкозу и отдавать ее нейронам в час нужды. С этим связано содержание в них гликогена в виде гранул. Также астроциты поставляют нейронам и другие вещества, нужные для их метаболизма.

Астроциты модулируют синаптическую передачу, захватывают и секретируют нейромедиаторы и другие вещества.

Астроциты регулируют концентрацию ионов в межклеточном пространстве. Так, они захватывают излишки выделяемого нейронами при работе калия. Избыточное количество калия вокруг способно привести к нештатной деполяризации, вызывающей, эпилептическую активность, например.

Периваскулярными ножками астроцитов выстлано подавляющее большинство капилляров мозга. Астроциты секретируют вещества, модулирующие кровоток, регулируя диаметр капилляров. Хотя, вероятно, астроциты как-то участвуют в формировании гематоэнцефалического барьера и оказывают на его работу регулирующее влияние, напрямую барьерной функции они, по современным данным, не выполняют.

При повреждении нервных клеток центральной нервной системы астроциты заполняют оставшееся от погибших нервных клеток место, формируя *глиальный шрам*. Роль этого явления в регенерации нервной ткани требует дальнейшего изучения.

Существуют данные и о других функциях астроцитов в нервной ткани. Изучение роли астроцитов составляет активное направление исследований в современной нейронауке.

Олигодендроциты

Олигодендроциты – небольшие клетки с короткими отростками (рис.12, рис. 8, рис. 9). Локализованы в центральной нервной системе.

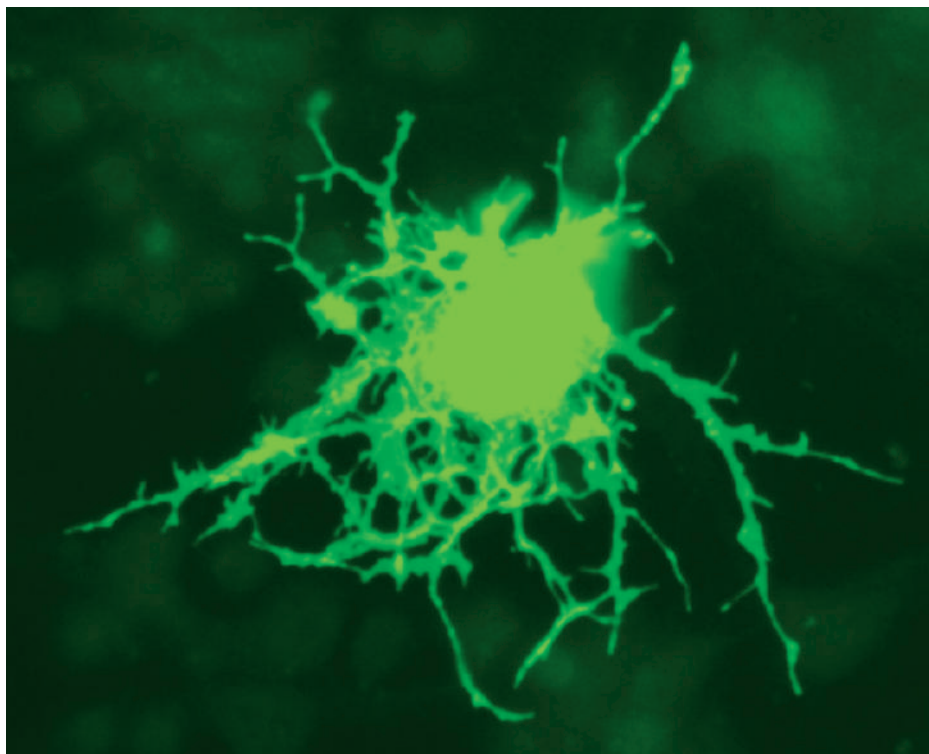


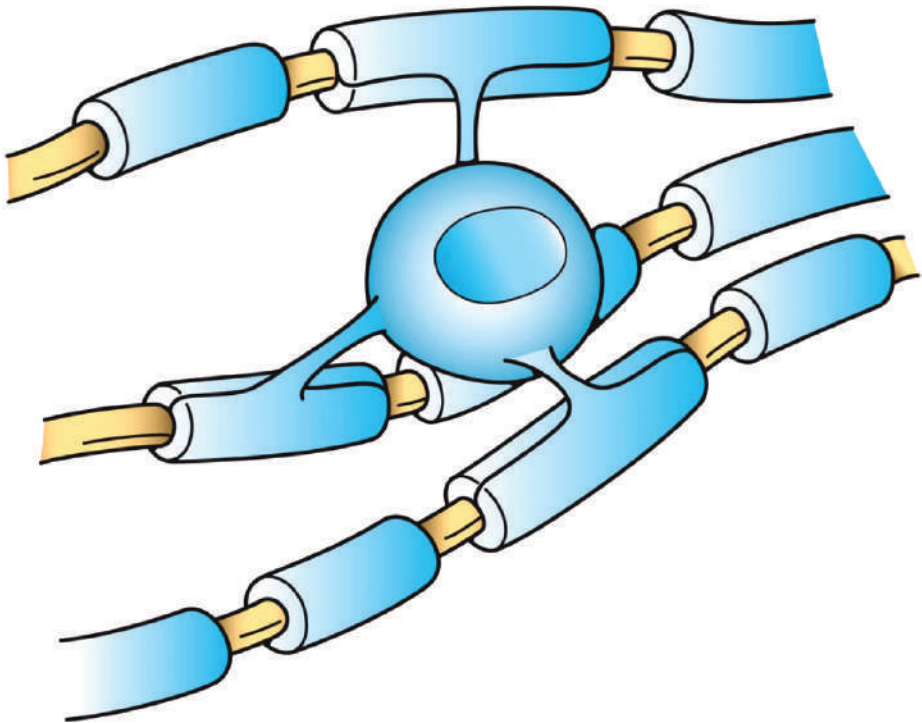
Рис. 12. Мышинный олигодендроцит в культуре

Олигодендроциты делают две основные вещи.

Во-первых, они выделяют различные вещества, необходимые для полноценного функционирования нейронов.

Во-вторых, отростки олигодендроцита выделяют обладающий свойствами диэлектрика липопротеин *миелин*, формирующий вокруг аксонов участки электрической изоляции (*миелиновые оболочки, миелиновые влагалища*). Каждый конечный отросток олигодендроцита миелинизирует один участок одного аксона, обвиваясь вокруг него. Таким образом один олигодендроцит обслуживает одновременно несколько аксонов (рис. 13).

В сочетании с неизолированными промежутками (*перехватами*

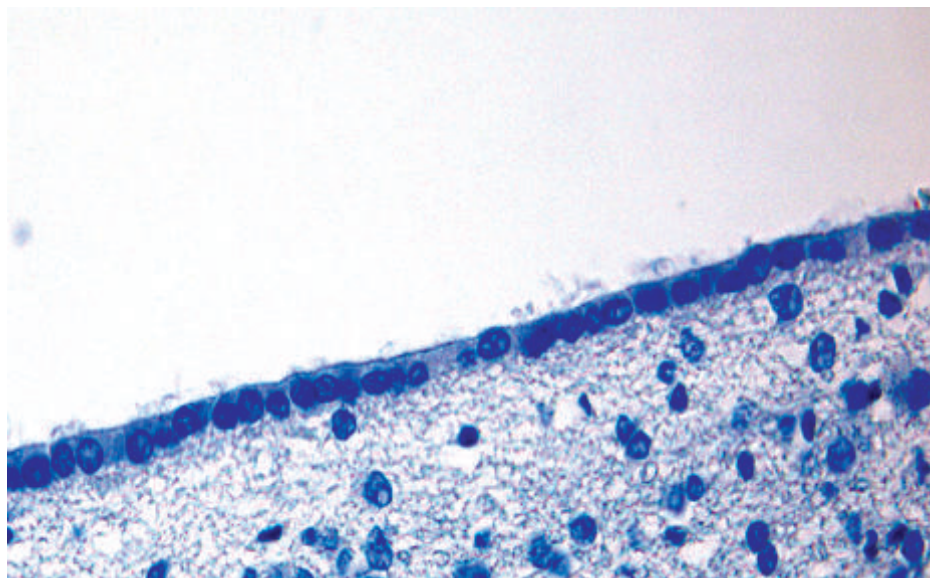


*Рис. 13. Олигодендроцит изолирует несколько аксонов.
Показано тело только одного олигодендроцита.*

Ранвье) это делает возможным скачкообразное (*сальтаторное*) проведение возбуждения – прогрессивный способ, характерный для млекопитающих.

Олигодендроциты присутствуют как в сером веществе (*перинейрональные олигодендроциты*), так и в белом веществе (*интерфасцикулярные олигодендроциты*) центральной нервной системы. Они отличаются друг от друга как морфологически, так и функционально.

Эпендимальные клетки



*Рис.14. Эпендима человека на срезе
(полоса клеток на границе ткани и фона)*

Эпендимальные клетки (*эпендимоциты*) образуют нейроэпителиальную выстилку мозговых желудочков и спинномозгового канала. По общему строению они напоминают столбчатый эпителий слизистых поверхностей (рис. 14, рис. 8, рис. 9). На поверхности, обращенной в сторону спинномозгового канала и желудочков, присутствуют *рес-*

нички (цилии), биение которых перемещает спинномозговую жидкость вдоль означенных полостей, а также *микроворсинки (микровилли)*, через которые клетка способна ликвор абсорбировать. На базальной мембране со стороны мозгового вещества имеются выпячивания, служащие контактной площадкой для ножек астроцитов.

Щелевые контакты между эпендимальными клетками допускают и обмен жидкостью между полостями и нервной тканью.

Видоизмененные эпендимальные клетки *сосудистых сплетений* желудочков мозга (*хороидные эпендимоциты*) участвуют в образовании и регуляции состава цереброспинальной жидкости. Контакты между этими клетками являются *потными* и не допускают взаимопроникновения крови из капилляров и спинномозговой жидкости, формируя *гематоликворный барьер*.

Танициты

В желудочках мозга присутствуют видоизмененные клетки эпендимы – *танициты*. У них нет ресничек и микроворонки со стороны полости желудочков, а со стороны мозгового вещества у них имеются ветвящиеся отростки, вступающие в контакт с нейронами и капиллярами. Имеются данные, что танициты играют роль в нейроэндокринных событиях, участвуя во взаимодействии кровеносной и нервной систем. Больше всего таницитов в третьем мозговом желудочке.

Питуициты

Питуициты – специализированные нейроглиальные клетки нейрогипофиза, участвующие в синтезе и аккумуляции нейрогипофизарных гормонов. Морфологически питуициты схожи с астроцитами.

Макроглия периферической нервной системы

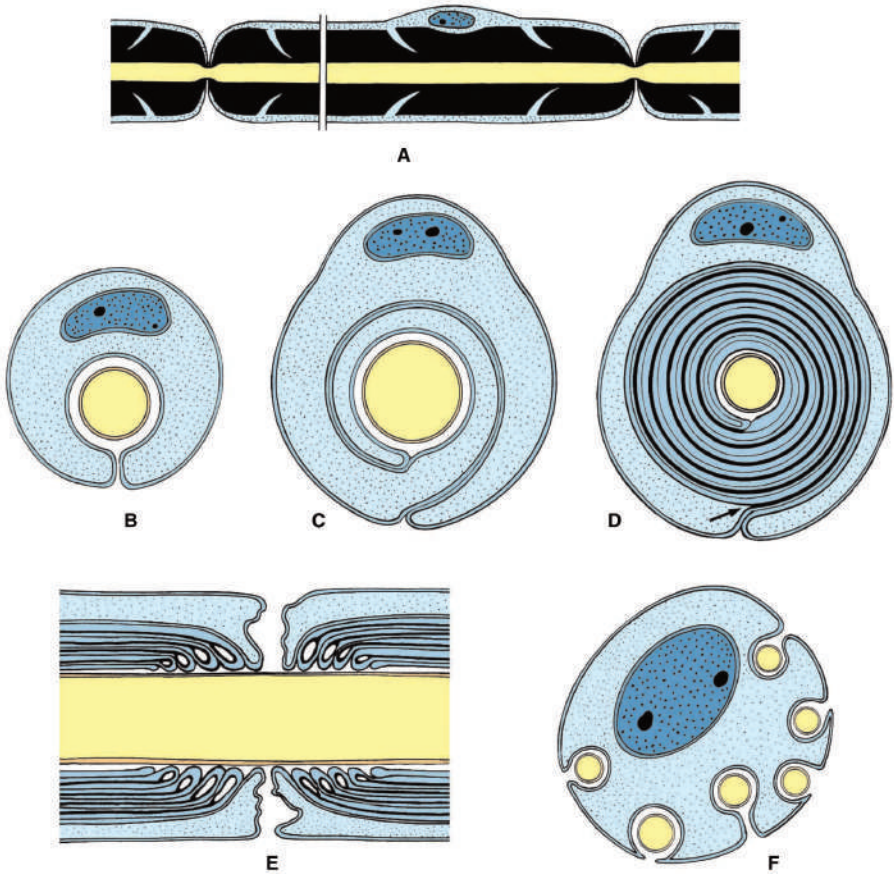


Рис.15. Шванновские клетки

- A.* Миелинизирующие шванновские клетки и аксон на продольном срезе.
B. C. D. На поперечном срезе, разные этапы формирования.
E. Ультраструктура Шванновских клеток у перехвата Ранвье на продольном срезе.
F. Немиелинизирующая шванновская клетка и несколько аксонов, поперечный срез.

Шванновские клетки

Шванновские клетки (нейролеммоциты, клетки Шванна) изолируют аксоны в периферической нервной системе.

В миелинизированных нервных волокнах одна шванновская клетка обслуживает один участок одного аксона, наворачиваясь на него по спирали в несколько слоев своим уплощенным телом и выделяя миелин (Рис. 15).

В немиелинизированных волокнах вдоль одной шванновской клетки формируется несколько выпячиваний, каждое из которых обволакивает один участок одного аксона. Таким образом одна шванновская клетка обслуживает по одному участку сразу нескольких соседних аксонов (Рис. 15).

Существуют данные, что шванновские клетки обеспечивают находящиеся с ними в контакте аксоны веществами, необходимыми для их нормального функционирования.

Мантйные глиоциты

В ганглиях периферической нервной системы тела нейронов облеплены особыми глиальными клетками плоской формы – *мантйными глиоцитами*.

В целом роль мантйных глиоцитов недостаточно хорошо изучена. Считается, что мантйные глиоциты участвуют в регуляции обмена веществ нейрона, синтезируя ряд метаболитов и сигнальных веществ.

Предположительно мантйные глиоциты выполняют также роль

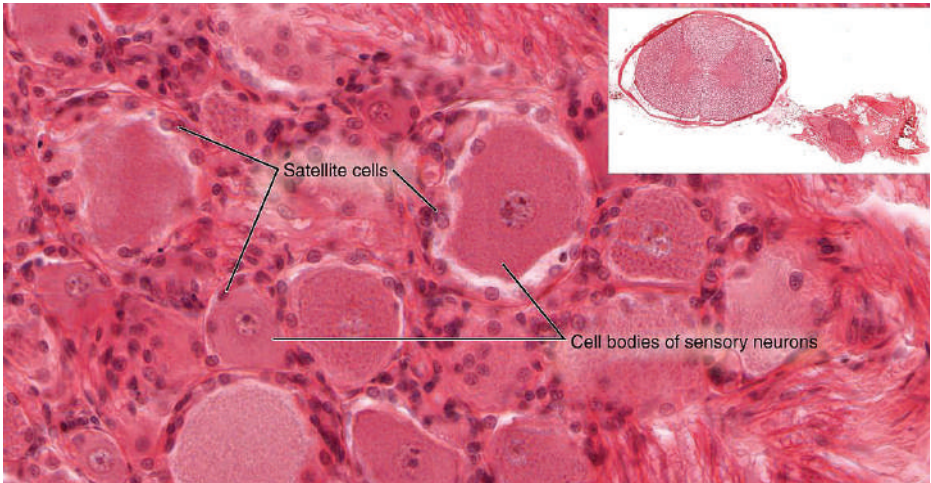


Рис. 16. Чувствительные нейроны и мантийные глиоциты

барьера, выборочно ограничивая доступ различных молекул к плазматической мембране нейрона.

Нейроны чувствительных и симпатических ганглиев обычно покрыты сплошной непрерывной оболочкой из мантийных глиоцитов, щелевыми контактами соединенных друг с другом и мантийными глиоцитами при соседнем нейроне. В парасимпатических ганглиях эта оболочка более клочковатая, с открытыми участками. Это может говорить о различиях в режиме доступа веществ к нервным узлам с разной функцией.

На поверхности мантийных глиоцитов обнаруживаются рецепторы к нейромедиаторам и другим нейроактивным веществам, а также их транспортеры. Это может значить, среди прочего, что мантийные глиоциты каким-то образом регулируют и модулируют нейротрансдукцию и другие аспекты работы нервных узлов.

Мантийным глиоцитам приписывается также структурная функция – они играют роль амортизирующих прокладок в плотно упакованном пространстве ганглиев, зачастую механически уязвимых.

Роль мантийных глиоцитов в нервных узлах периферической нервной системы сравнима с ролью астроцитов в центральной нервной системе.

Радиальная глия

Радиальная глия – это так называемые прогениторные клетки; из них развиваются нейроны и глиоциты. В новых исследованиях показано, что этот тип клеток присутствует в гиппокампе и взрослых млекопитающих, однако функция их у взрослых нуждается в уточнении.

Выделяют несколько разновидностей радиальной глии.

Центральная нервная система

К центральной нервной системе относятся головной и спинной мозг.

Спинальный мозг

Спинальный мозг – орган центральной нервной системы, находящийся в канале позвоночника. Помимо костных стенок канала он окружён собственными *мозговыми оболочками*. Их три: наружная – *твёрдая мозговая оболочка*, средняя – паутинная оболочка, внутренняя – *мягкая оболочка*.

Сверху на уровне первого шейного позвонка (*атланта*) спинной мозг переходит в задний отдел головного мозга – *продолговатый мозг*. Внизу на уровне первого и второго поясничного позвонков спинной мозг заканчивается *мозговым конусом* и при помощи его

продолжения – *терминальной нити* – крепится к надкостнице второго копчикового позвонка.

Спинальный мозг взрослого человека представляет собой толстостенную трубку, слегка сдавленную в переднезаднем направлении. Длина его составляет чуть больше 40 см, поперечный диаметр – до 12 мм, вес – около 35 гр.

В спинном мозге выделяют *переднюю, заднюю и боковые поверхности*.

На передней поверхности расположена глубокая *передняя срединная щель*, углубившаяся на треть толщины спинного мозга. Задняя поверхность несет *заднюю срединную борозду*. На одной оси с ними в толще разделяющего их вещества спинного мозга находится *центральный канал*, пронизывающий спинной мозг от конуса мозга до полости четвертого мозгового желудочка.

На боковых поверхностях (то есть слева и справа) выделяют *переднюю и заднюю латеральные борозды*. Латеральные борозды – симметричные структуры, то есть имеется две задних и две передних латеральных борозд, всего – четыре.

От каждой из двух передних латеральных борозд на расстоянии друг от друга симметрично отходит 31 пара *передних (двигательные, эфферентные) корешков спинного мозга*. От задних латеральных борозд на том же уровне поперечного среза отходят *задние (чувствительные, афферентные) корешки*.

С каждой из сторон (слева и справа) передний корешок спинного мозга и соответствующий ему задний корешок соединяются в спинномозговой нерв, образуя начало периферической нервной системы. Таким образом, от спинного мозга отходит тридцать одна пара спинномозговых нервов.

Зона отхождения одной горизонтальной пары спинномозговых нервов формирует один сегмент спинного мозга.

Нижние десять пар спинномозговых нервов заполняют позвоночный канал после второго поясничного позвонка ниже конуса мозга (собственно спинной мозг на этом уровне уже отсутствует) и вместе с терминальной нитью формируют так называемый конский хвост.

Сам спинной мозг состоит из *белого вещества (проводящие пути)* и *серого вещества (нейроны, сгруппированные в ядра)*. Снаружи находится белое вещество. Внутри – серое вещество.

По центру спинной мозг пронизывается *центральный канал (спинномозговым каналом)*. Центральный канал происходит от канала эмбриональной нервной трубки и сообщается с системой мозговых желудочков.

На поперечном срезе серое вещество залегает в форме бабочки, у которой выделяют широкие *передние рога* и узкие *задние рога*. От рогов серого вещества начинаются проводящие пути спинномозговых корешков.

Серое вещество спинного мозга состоит из тел нейронов, их аксонов и дендритов, клеток глии. Нейроны в сером веществе располагаются синаптически связанными группами, формирующими ядра спинного мозга.

Белое вещество спинного мозга сформировано нервными волокнами и клетками глии. Нервные волокна группируются в *нервные (проводящие) пути*, идущие в восходящем и нисходящем направлениях.

Восходящие проводящие пути (чувствительные, афферентные) идут от спинного мозга к функциональным центрам головного мозга. *Нисходящие проводящие пути (эфферентные, двигательные, секреторные)* идут от головного мозга к передним рогам спинного мозга.

Головной мозг

Головной мозг – отдел центральной нервной системы, который у человека и большинства хордовых находится внутри черепной коробки под защитой костей черепа.

Головной мозг и спинной мозг структурно продолжают друг друга; так же и их костныеместилища – полость мозгового черепа и позвоночный канал – сопряжены друг с другом через *большое затылочное отверстие*.

Ствол головного мозга

Три структуры головного мозга, ближайшие к спинному мозгу и находящиеся с ним на одной оси – продолговатый мозг, мост и средний мозг. Если двигаться от хвоста к носу, то спинной мозг переходит в продолговатый мозг, который переходит в мост (Варолиев мост), который переходит в средний мозг. Сзади от них, нависая, как рюкзак, располагается *мозжечок*.

Традиционно продолговатый мозг, мост и средний мозг объединяют в понятие *ствол головного мозга* (мозговой ствол). При этом часть авторов включают в ствол мозга также и мозжечок, еще одна часть авторов – промежуточный мозг. Следует учитывать это, работая с литературой и другими источниками.

Продолговатый мозг

Продолговатый мозг непосредственно продолжает спинной мозг.

Лежит в области большого затылочного отверстия, опускаясь в позвоночный канал до уровня зуба второго шейного позвонка. От своего начала у спинного мозга расширяется кверху, в направлении моста, формируя усеченный неправильный конус вершиной книзу.

По передней поверхности продолговатого мозга проходит продолжение срединной щели. С боков от щели находятся симметрично два вертикальных валика – *пирамиды*, состоящие из нисходящих проводящих путей. У перехода продолговатого мозга в спинной мозг они пересекаются, образуя перекрест пирамид. В верхней части продолговатого мозга спереди по бокам (вентролатерально) располагаются симметричные эллиптические структуры – *оливы продолговатого мозга*.

Задняя (дорсальная) поверхность у своего начала несет правый и левый задние канатики, а между ними залегает срединная борозда. Задние канатики переходят в толстые валики нижних ножек мозжечка. Между ними формируется площадка треугольной формы – нижняя часть *ромбовидной ямки*, формирующей дно четвертого желудочка головного мозга.

Внутреннее строение продолговатого мозга отлично от спинного мозга. Серое вещество расположено четырьмя ядерными группами: ядра задних канатиков, ядра оливы, ядра ретикулярной формации, ядра 9–12 пар черепных нервов. Белое вещество расположено неравномерно.

Мост (Варолиев мост)

Весит продолговатый мозг около 6 грамм.

На основании конуса продолговатого мозга находится толстый выдающийся вперед поперечный валик весом 16–18 грамм – мост. Границей моста с боковых поверхностей считается место выхождения

тройничного нерва пятой пары черепных нервов.

Мост совместно с ножками мозжечка формирует верхнюю часть ромбовидной ямки четвертого желудочка. В ромбовидной ямке залегают ядра 5–8 пар черепных нервов. Белое вещество сформировано многочисленными тонкими проводящими путями, несущими в основном транзитный характер (то есть они проходят мимо) и формирующими на выходе из моста пирамиды продолговатого мозга.

Таким образом, ромбовидная ямка (дно четвертого желудочка головного мозга) формируется из задней поверхности продолговатого мозга и моста.

Мозжечок

Несет функцию контроля вестибулярного и двигательного аппарата. Координирует сложные движения скелетной мускулатуры. Лежит над задней поверхностью продолговатого мозга и моста. Залегает в задней черепной ямке черепа. Вес составляет 135 грамм. С остальным мозгом соединяется тремя парами ножек:

- Нижняя пара – продолговатый мозг.
- Средняя пара – мост.
- Верхняя пара – средний мозг.

Мозжечок состоит из левого и правого полушария, соединённых между собой валиком – червем мозжечка. Поверхность покрывает большое количество борозд, щелей и извилин, увеличивающих площадь поверхности и формирующих сложную кору с выделяющимися дольками и листочками.

Мозжечок покрыт трехслойной корой, состоящей из серого вещества. Белое вещество формирует мозговое тело, тянущее свои отростки

к листочкам и долькам коры мозжечка. В толще белого вещества сформированы ядра мозжечка, проходят многочисленные афферентные и эфферентные волокна, связывая ядра и кору мозжечка с остальной ЦНС.

Средний мозг

Средний мозг находится между мостом и промежуточным мозгом. Регулирует безусловно-рефлекторные движения, тонус мышц и т.д. В состав среднего мозга входят ножки мозга и крыша среднего мозга. Ножки мозга являются двумя толстыми валиками, идущими от полушарий. Крыша сформирована четверохолмием, под которым находится водопровод мозга (Сильвиев водопровод), соединяющий четвертый желудочек с третьим желудочком, вторым и первым боковыми желудочками мозга. Внутри расположены ядра серого вещества, осуществляющие не только нейрорегуляторные, но и нейроэндокринные функции. Так ядро черной субстанции регулирует моторную функцию тонуса мышц и выделяет нейромедиатор дофамин. Ядра бугорков четверохолмия связаны со зрительным и слуховым восприятием, отвечая за ориентировочные рефлексы на световые и звуковые раздражители.

Промежуточный мозг

Лежит впереди среднего мозга. Эмбрионально развивается из переднего мозгового пузыря. Состоит из таламуса, надталамической области, заталамической области. Полость промежуточного мозга расширяется и формирует третий желудочек головного мозга. Стоит отметить, что сосудистое сплетение с эпендимальными клетками третьего желудочка мозга выделяет водянистую влагу системы желудочков мозга.

Конечный мозг

Составляет три четверти от веса и объема головного мозга.

Состоит из больших полушарий головного мозга, соединённых между собой мозолистым телом и несколькими малыми соединениями – спайками. Спереди у основания каждого полушария находится обонятельная луковица. Полушария покрыты плащом, сформированным корой полушарий головного мозга. Кора полушарий формирует многочисленные борозды и извилины, увеличивающие площадь поверхности свыше двух квадратных метров. Как правило, кора состоит из шести клеточных слоев серого вещества толщиной от 1,3 мм до 4,5 мм. Белое вещество сформировано многочисленными проводящими путями, одиночными аксонами, базальными ядрами и глией. В толще каждого полушария залегает боковой желудочек.

Базальные ядра больших полушарий находятся в основании полушарий (узлы основания полушарий, подкорковые ядра). Функционально часть ядер входит в экстрапирамидальную двигательную систему, отвечающую за сложные автоматические движения без постоянного осознанного контроля (ходьба, прием пищи, плавание). Мозолистое тело соединяет правое и левое полушарие. Поперечные нервные волокна, формирующие мозолистое тело, связывают одинаковые функционально-морфологические структуры коры и ядер противоположных полушарий.

Именно кора является анатомическим образованием, отвечающим за высшие психические функции ЦНС, а также связанные с ними сложные двигательные акты. Кору полушарий эмбриологически и эволюционно-морфологически делят на:

- древнюю кору (архикортекс);

- старую кору (палеокортекс);
- новую кору (неокортекс);
- промежуточную кору, соединяющую разные виды коры.

Анатомически полушария делят на пять долей:

- лобная доля;
- теменная доля;
- затылочная доля;
- височная доля;
- островок.

Функционально кору полушарий традиционно делят на двигательную, сенсорную и ассоциативную.

Система желудочков головного мозга и центральный проток спинного мозга. Циркуляция спинномозговой жидкости

На раннем этапе онтогенеза позвоночного животного формируется нервная трубка, в центре которой находится проток – центральный канал. У человека позднее из него развивается сообщающаяся система полостей из одноименного центрального канала спинного мозга и четырех желудочков головного мозга. В полостях находится водянистая влага – спинномозговая жидкость (ликвор, цереброспинальная жидкость).

Стенки этой системы резервуаров выстилают клетки глиии – эпендимоциты. Через отверстия четвертого желудочка (отверстия Мажанди и Лушки) спинномозговая жидкость попадает в субарахноидальное пространство. Таким образом, мозг изнутри и снаружи омывается водянистой влагой спинномозговой жидкости.

Спинномозговая жидкость выделяется сосудистыми сплетениями желудочков мозга при участии специализированных хороидных эпен-

димоцитов. Общий объём спинномозговой жидкости у взрослого человека составляет от 145 до 300 мл. Суточный объём выделяемой спинномозговой жидкости достигает 700 мл.

Обмен веществ между кровью и спинномозговой жидкостью, а также между спинномозговой жидкостью и мозгом избирательно ограничивается существованием *гематоликворного барьера*, формируемого с одной стороны эпителием сосудистых сплетений и плотными контактами между ними (кровь–ликвор), и с другой – паутинной мозговой оболочкой (ликвор–мозг). При этом часть веществ переносится через гематоликворный барьер путем активного транспорта.

Гематоликворный барьер следует отличать от гематоэнцефалического барьера.

Помимо механической стабилизации (амортизации) нежной мозговой ткани, ликвор обеспечивает постоянство внутричерепного давления, питает и отводит от мозга отработанные метаболиты. Избытки выработанной спинномозговой жидкости всасываются венозными сплетениями мозговых оболочек.

Оболочки мозга

Спинной и головной мозг окружён тремя собственными мозговыми оболочками.

Изнутри костноеместилище органов ЦНС – черепная коробка и позвоночный канал – выстланы *твёрдой мозговой оболочкой* производной надкостницы. Эта оболочка окружает снаружи сами структуры ЦНС. Твёрдая мозговая оболочка формирует пластины, разделяющие большие полушария – *серп большого мозга*, и отделяет мозжечок от конечного мозга – *серп* и *намет мозжечка*. Эта оболочка богата кровеносными сосудами и сама формирует особые образования – веноз-

ные синусы.

Паутинная оболочка (арахноидея) лежит под твердой оболочкой и разделена с ней субдуральным пространством и капиллярной щелью. Сама оболочка состоит из фиброцитов, формирующих рыхлую соединительную ткань, покрытую эндотелием. Паутинная оболочка формирует выросты–ворсины в сторону твердой оболочки, участвующие в экскреции спинномозговой жидкости в венозное русло. Тонкая щель между паутинной оболочкой и следующей за ней *мягкой оболочкой* образует субарахноидальное пространство, заполненное спинномозговой жидкостью. Паутинная оболочка осуществляет функцию гематоликворного барьера между спинномозговой жидкостью и мозговой тканью.

Мягкая мозговая оболочка интимно прилегает к мозгу и заходит во все его щели и извилины. Состоит из рыхлой соединительной ткани, пронизанной сосудами.

Кровоснабжение мозга и гематоэнцефалический барьер

Приток артериальной крови к головному мозгу осуществляют по двум сосудам с каждой из сторон – *внутренней сонной артерии* и *позвоночной артерии*. Между собой ветви этих артерий у основания мозга формируют артериальный круг (сосудистые анастомозы), перераспределяющий и компенсирующий кровоток при его нарушении в одном из сосудов.

Эмбриологически нервная ткань развивается параллельно и взаимосвязанно с сосудистой. В органах центральной нервной системы кровеносные сосуды также как бы прорастают в нервную ткань; при этом артериальный кровоток идет от ствола мозга, а венозный отток осуществляют как внутренние вены, так и вены сосудистой оболочки мозга.

Также для компенсации оттока крови от головного мозга служат добавочные резервуары – венозные синусы оболочек мозга. Они накапливают кровь при высоких физических и психоэмоциональных нагрузках, связанных с повышением кровяного давления и напряжением мышц шеи.

За одну минуту через сосуды мозга протекает более полулитра крови. Между артериями и венами образуется густая капиллярная сеть (до 800 капиллярных петель на кубический миллиметр мозга).

Особенность строения капилляров большинства структур головного мозга в том, что выстилающий их эндотелиальные клетки формируют между собой плотные контакты, в сочетании с другими факторами избирательно ограничивающие прохождение химических веществ через капилляры. Это явление получило название *гематоэнцефалический барьер*.

Гематоэнцефалический барьер обеспечивает избирательность обмена веществ между кровью и мозговой тканью; активное участие в этом процессе принимают астроциты, ножки которых окружают стенки капилляров.

При том, что гематоэнцефалический барьер ограничивает диффузию значительной части веществ, другие вещества переносятся через него путем активного транспорта.