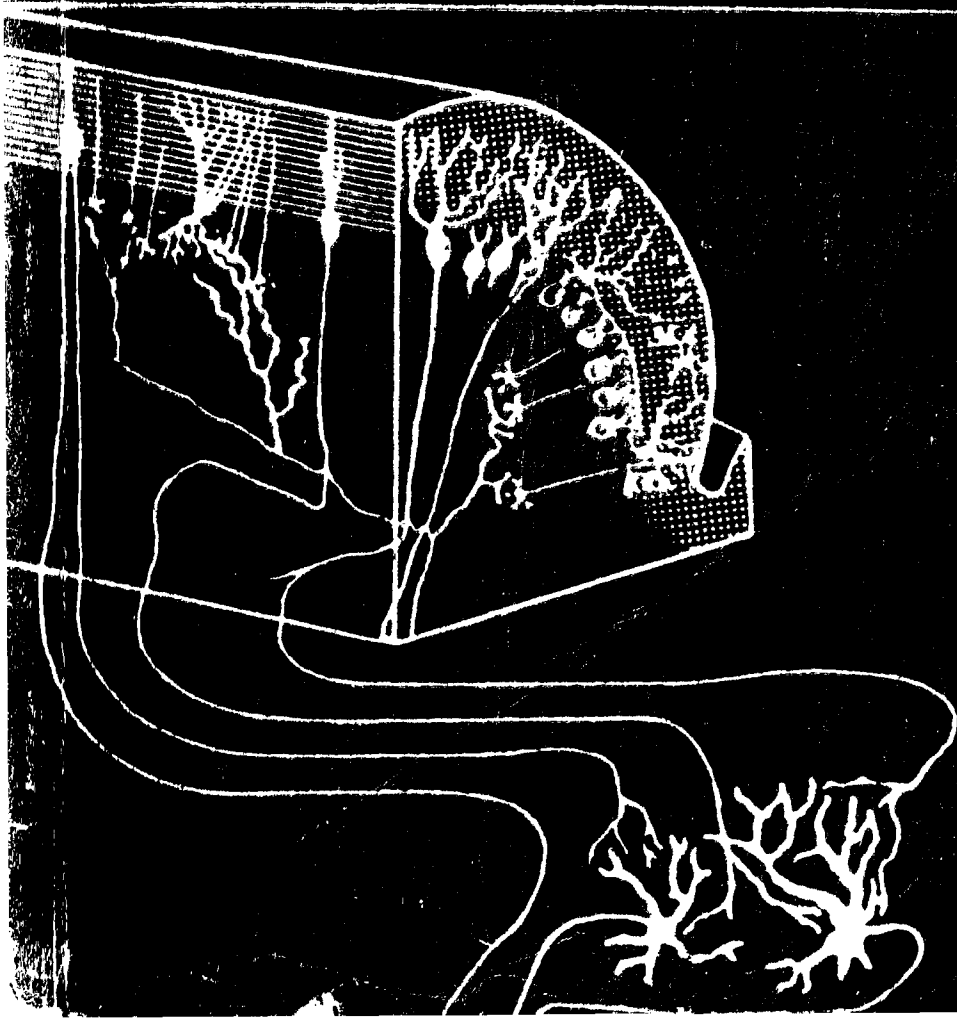


# Морфология

# НЕРВНОЙ

# СИСТЕМЫ



ЛЕНИНГРАДСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА  
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ имени А. А. ЖДАНОВА

# МОРФОЛОГИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

*Учебное пособие*

Отв. редактор д-р биол. наук *В. П. Бабминдра*



ЛЕНИНГРАД  
ИЗДАТЕЛЬСТВО ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА  
1985

Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Ленинградского университета

УДК 611.81—612.82; 576.72—74.

**Морфология нервной системы:** Учеб. пособие / Андреева Н. Г., Обухов Д. К., Демьяненко Г. П., Каменская В. Г. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. — 160 с.

В учебном пособии нашли отражение современные представления о классификации, ультраструктуре и цитохимии нервных и глияльных клеток. Особое внимание уделено вопросам развития, дифференцировки и специализации нейронов и межнейронных связей в онтогенезе. С учетом современных представлений о структуре и функции головного и спинного мозга человека дается морфофункциональная характеристика всех основных отделов центральной нервной системы. Рассматриваются вопросы организации, функционирования и взаимодействия проекционных и ассоциативных систем головного и спинного мозга.

Пособие предназначено для студентов биологических и психологических факультетов университетов.

Библиогр. 17 назв. Ил. 56. Табл. 3.

Рецензенты: д-р биол. наук *С. М. Верещагин* (Ленингр. ун-т), д-р мед. наук *В. Н. Майоров* (Физиол. ин-т им. И. П. Павлова АН СССР)

12.5.85

ИБ № 2172

## Морфология нервной системы

Учебное пособие

Редактор *Т. Н. Пескова*

Обложка художника *А. Н. Гришина*

Художественный редактор *А. Г. Голубев*

Технический редактор *Е. Г. Учаева*

Корректоры *С. К. Школьников*, *А. С. Качинская*

---

Сдано в набор 22.03.85. Подписано в печать 25.06.85. М-27921. Формат бум. 60×90<sup>1/16</sup>.  
Вумага тип. № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 10,0.  
Мел. кр. отт. 10,19. Уч.-изд. л. 11,33. Тираж 4000 экз. Заказ № 150. Цена 35 коп.  
Издательство ЛГУ им. А. А. Жданова. 199164, Ленинград, Университетская наб., 7/9

---

Библиография Изд-во ЛГУ им. А. А. Жданова. 199164, Ленинград, Университетская наб., 7/9.

007020000—122  
078(02)—85 93—85

Издательство  
Ленинградского  
университета.  
1985 г.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Изучение работы нервной системы немыслимо без знаний ее строения. Именно поэтому наиболее заметных успехов в современной неврологии удалось достичь при комплексных морфофункциональных исследованиях. Эти соображения послужили основой для создания спецкурса по морфологии нервной системы для студентов и аспирантов, специализирующихся на кафедре физиологии высшей нервной деятельности. На основе расширенных и дополненных лекций написано настоящее учебное пособие. Необходимость в таком руководстве остро назрела, так как существующие учебники по анатомии и гистологии нервной системы либо сугубо специальные (для медиков), либо содержат только самые общие, зачастую совершенно элементарные, сведения о строении нервной системы. Поэтому появление данного пособия должно в какой-то мере восполнить имеющийся пробел.

Публикация книги вызвана также тем, что быстрое развитие нейроморфологии привело за последние годы к накоплению качественно новых фактов о строении нервной системы, что заставило пересмотреть или даже полностью отказаться от ряда ранее принятых представлений. Сведения о таких достижениях разрознены, опубликованы в специальных мало доступных журналах. Немаловажной причиной, обусловившей создание настоящего пособия, явилось введение в нейроморфологию большого числа новых терминов. Согласно новой «Международной анатомической и гистологической номенклатуре» повсеместно изъяты имена собственные из названий структур и заменено большое число старых наименований на более рациональные и удобные.

Отбор материала был очень трудным, поскольку перед авторами стояла задача вместить в лимитированный объем пособия классические представления о строении нервной системы и добавить то новое, что уже получило признание специалистов. В книге последовательно систематизируется морфологическая картина и приводятся основные функциональные характери-

ки описываемых нервных центров. Она построена как краткое справочное пособие для студентов университета и начинающих исследователей, связанных в своей работе с изучением нервной системы.

Нередко стремление сделать максимально доступным сложный материал, — а мозг человека являет собою пример самой сложной конструкции, известной в природе, приводит к схематичности и искажению истинных отношений. Этого не произошло в данном случае и об изучаемых структурах рассказано с той полнотой, которая позволяет в достаточной мере представить строение разных отделов нервной системы.

Особое внимание уделено ассоциативным и неспецифическим системам мозга, морфологии межнейронных отношений, модульной концепции строения коры. Включение всего этого материала потребовало существенного изменения традиционного описания спинного и головного мозга.

Все сказанное позволяет надеяться, что читатель найдет в этой книге достаточную информацию для начальной ориентации в такой сложной области знаний, какой является морфология нервной системы.

*В. П. Бабминдра*

## ГЛАВА I

# ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Нервная система состоит из структурно обособленных элементов — нейронов и глиальных клеток. Нейрон — основная структурно-функциональная единица нервной ткани. В отличие от других тканевых элементов нейроны имеют ярко выраженную специфичность, т. е. не являются взаимозаменяемыми как большинство клеток других тканей. Функции нейронов определяются их положением в нервной системе и заключаются в восприятии импульсации с периферии или от других нейронов, переработке и передаче ее на соседние нейроны или исполнительные органы, осуществляя тем самым регуляцию и координацию деятельности всех органов и систем организма.

В составе нервной системы нейроны работают не в одиночку, изолированно друг от друга, а группами, образуя нейрональные комплексы, «ансамбли», «модули» различного состава и сложности. Подобные объединения нейронов были обнаружены во многих отделах нервной системы, что послужило основой для создания теории модульной организации нервной системы.

### § 1. КЛАССИФИКАЦИЯ НЕРВНЫХ КЛЕТОК

В нейроне различают тело (сому) и отростки (аксон, дендриты). Особенностью отростков нейронов является их ярко выраженная полярность. Дендриты — отростки, предназначенные для восприятия и передачи нервных импульсов к телу нейрона. Аксон передает импульсы от тела клетки на другие нервные клетки или исполнительные органы. Таким образом, нейрон обладает функциональной и морфологической полярностью, обеспечивающей ему определенное положение среди соседних элементов нервной системы.

Согласно одной из распространенных классификаций нейроны принято различать по числу отростков, отходящих от его тела, на три основных типа (рис. 1, а). Униполярные нейроны —

клетки, имеющие один отросток, по мнению большинства исследователей, не встречаются в нервной системе млекопитающих и человека. Однако ряд авторов относят к этому типу клеток специализированные амакриновые нейроны сетчатки глаза и межклубочковые нейроны обонятельной луковицы. Биполярные нейроны — клетки, имеющие два отростка — аксон и дендрит, часто отходящие от противоположных полюсов клетки. Разно-

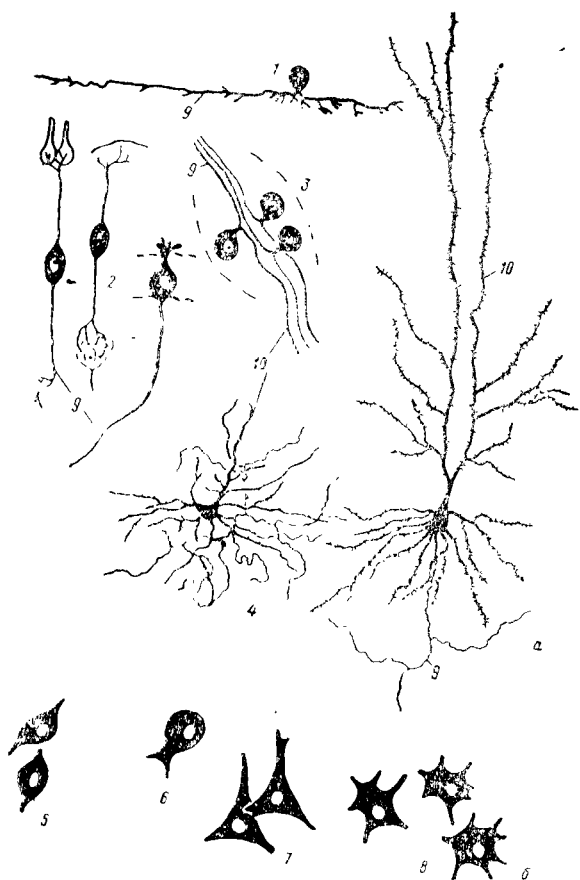


Рис. 1. Классификация основных типов первичных клеток по числу отростков (а) и по форме тела (б).

1—8 — нейроны (1 — униполярный (амакриновая клетка), 2 — биполярный, 3 — псевдоуниполярный, 4 — мультиполярный, 5 — веретеновидный, 6 — грушевидный, 7 — треугольный, 8 — многоугольный); 9—10 — отростки нейрона: аксон (9) и дендриты (10).

видностью биполярных нейронов являются псевдоуниполярные нейроны спинномозговых ганглиев, где оба клеточных отростка (аксон и дендрит) отходят от единого выроста клеточного тела. Наиболее многочисленная и разнообразная группа первичных клеток представлена мультиполярными нейронами, имеющими один аксон и несколько дендритов. В любом отделе нервной системы можно выделить целый ряд основных и переходных

форм мультиполярных нейронов, отличающихся друг от друга характером ветвления отростков.

Широко используется также классификация нейронов, основанная на различиях их размеров и формы тела. Описывают нейроны веретеновидной, грушевидной, округлой, многоугольной форм (рис. 1, б). Такой подход лежит в основе изучения цитоархитектоники мозга.

По характеру выполняемой функции нервные клетки разделяют на три основных класса: чувствительные (афферентные), ассоциативные (вставочные) и двигательные (эфферентные) нейроны. При этом существует определенная взаимозависимость между формой нейрона и выполняемой им функцией. Так, чувствительные нейроны представлены в основном би- и псевдоуниполярными клетками веретеновидной и округлой формы. Ассоциативные нейроны отличаются гораздо большим разнообразием форм и размеров. Например, в коре большого мозга насчитывается несколько десятков разновидностей нейронов, но все они по своему положению и функции являются вставочными, ассоциативными клетками.

Кроме морфологических и функциональных признаков важное значение для описания нервных клеток имеют биохимические критерии. Для нейронов определенных групп свойствен определенный уровень и тип биохимических реакций, среди которых наиболее важным для классификации является вид медиаторного обмена. Исходя из этого принципа выделяют холинергические (медиатор — ацетилхолин), катехоламинергические (адреналин, норадреналин, сертонин, дофамин), ГАМК-ергические (гамма-аминомасляная кислота), аминокислотные (глицин, таурин и др.), пуринергические (аденозин, АТФ), пептидергические (вещество Р, энкефалины, эндорфины, другие нейропептиды) нейроны. Однако многие вопросы, касающиеся биохимической классификации нейронов, далеки от своего решения. Если для большинства нервных клеток справедлив так называемый «принцип Дейла», согласно которому нейрон синтезирует и выделяет из своих терминалей только один тип медиатора, то у некоторых нейронов обнаружено присутствие двух биологически активных веществ, например ацетилхолина и нейропептида. Кроме того, в процессе индивидуального развития многие нейроны меняют свой «химизм».

Следовательно, для полного описания нейронов и определения их положения в иерархической организации нервной системы необходим комплексный подход, при котором учитывались бы их морфологические признаки, электрофизиологические и биохимические характеристики.

## § 2. МОРФОЛОГИЯ НЕЙРОНА

Ядро. Для большинства нейронов характерно крупное, обычно сферическое ядро с одним или несколькими ядрышками, а также необычное по



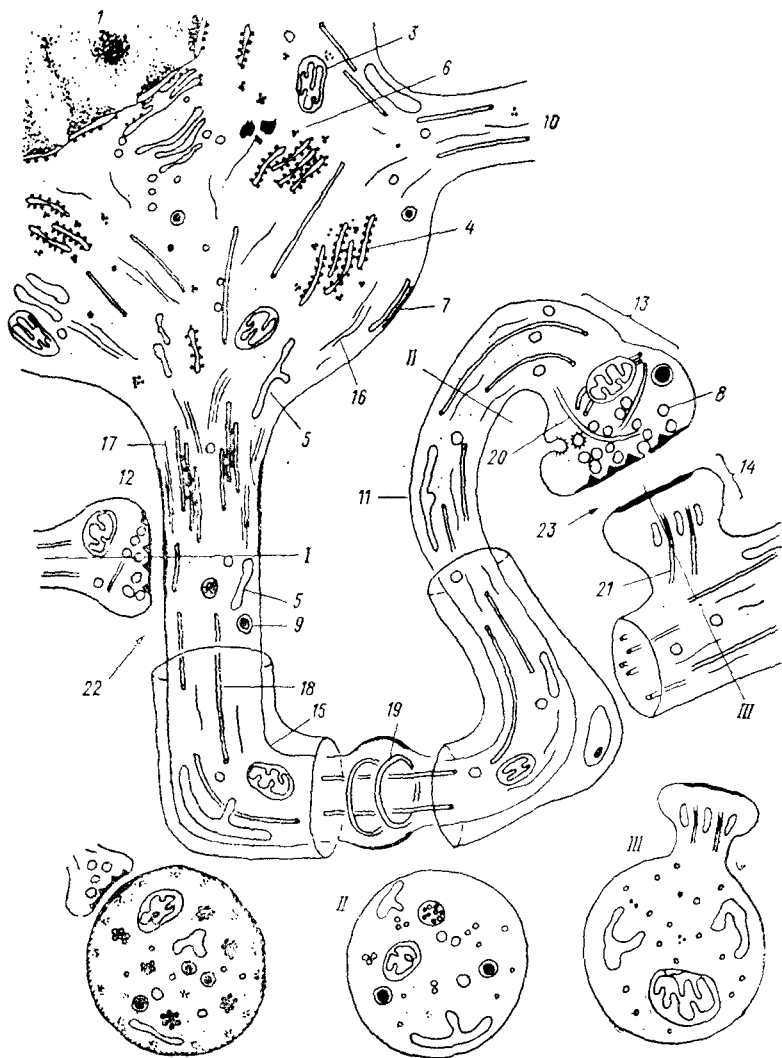


Рис. 2. Строение нейрона (по: Гау, 1983).

I—III — уровни поперечных срезов отростков и схемы их строения; 1 — ядро, 2 — аппарат Гольджи, 3 — митохондрии, 4 — шероховатый ЭПР, 5 — гладкий ЭПР, 6 — свободные рибосомы и полисомы, 7 — субповерхностные цистерны, 8 — синаптические пузырьки, 9 — мультивезикулярные тела, 10 — дендрит, 11 — аксон, 12 — аксонный холмик, 13 — аксонное окончание (синапс), 14 — шипик с шипиковым аппаратом, 15 — глиальная оболочка аксона, 16 — нейрофиламенты, 17—21 — различные виды микротрубочек, 22, 23 — аксо-аксонный (22) и аксо-шипиковый (23) контакты.

сравнению с другими клетками организма ядерно-плазматическое отношение. Оно в среднем колеблется от 0,096 (для клеток верхнего шейного ганглия) до 0,41 (для клеток ядра Дейтерса). Ядро окружено оболочкой, наружная мембрана которой часто образует выпячивания в цитоплазму, контактируя с мембранами цистерн гранулярного и агранулярного ретикулума (рис. 2). В ядерной оболочке имеется много пор, что свидетельствует об активных обменных процессах между ядром и цитоплазмой.

Цитоплазма нейрона богата органоидами. Специфичным компонентом цитоплазмы нервной клетки является вещество Ниссля, представленное особо упакованными цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума, которые отделены друг от друга промежутками в 200—500 нм, анастомозируют друг с другом и имеют многочисленные сквозные отверстия. Между цистернами в узких полосках цитоплазмы располагаются многочисленные свободные рибосомы и полисомы. Характер распределения и число как свободных, так и прикрепленных рибосом и полисом в скоплениях вещества Ниссля сильно варьируют в разных типах нейронов и тесно связаны с функциональным состоянием клеток.

Агранулярный (гладкий) эндоплазматический ретикулум (ЭПР) представлен сетью анастомозирующих уплощенных цистерн и трубочек различного диаметра. В совокупности они образуют сложную трехмерную сеть, заполняющую тело нейрона и проникающую в отростки на всем их протяжении. Эта сеть — важное звено в системе внутриклеточного транспорта веществ (см. ниже). Разновидностью ЭПР являются так называемые «субплазматические» цистерны, располагающиеся на расстоянии 10—12 нм от плазматической мембраны нейрона. Их функциональное значение не ясно. По-видимому, они участвуют в межнейронных трофических взаимодействиях.

Аппарат Гольджи (АГ) нейрона — сложный трехмерный единый комплекс, занимающий обширные пространства цитоплазмы. В его состав входят как мембранные компоненты, представляющие систему цистерн, многочисленных пузырьков и вакуолей, так и непосредственно окружающая их цитоплазма. Компоненты аппарата Гольджи могут быть в начальных сегментах крупных дендритов, в районах ветвления отростков. В аксоне цистерны АГ не обнаружены.

В цитоплазме нейронов находится большое число лизосом разного диаметра (от 0,3 мкм до 2,0 мкм), содержащих набор гидролитических ферментов (в основном кислые гидролазы). Основная функция лизосом — осуществление процессов автофагии, что связано с постоянной идущей регенерацией основных компонентов клетки. С ними связана ярко выраженная фагоцитарная активность нервных клеток.

В тесной морфологической и функциональной связи с АГ и лизосомами находятся мелкие мембранные структуры — мультивезикулярные тела и окаймленные пузырьки. Эти образования осуществляют транспорт веществ по телу и отросткам нейрона и обмен мембранного материала клетки. Они располагаются главным образом в районах синаптических контактов, в аксоне, в конусах роста развивающихся отростков нейрона.

Фибриллярные структуры нейрона — микротрубочки, нейрофиламенты, микрофиламенты, образуют в цитоплазме сложную трехмерную опорно-сократимую сеть, играющую важную роль в функционировании нейрона и, в первую очередь, в осуществлении транспорта веществ внутри клетки и по ее отросткам. Микротрубочки нейрона имеют обычное для таких структур строение. Они представляют собой образования диаметром 20—26 нм и образованы 13 глобулами белка тубулина. Длина микротрубочек в нейроне различна. Располагаются они в цитоплазме нейрона и отростков либо поодиночке, либо формируют сложные комплексы (пучки) из 20—30 элементов, ориентированных в определенном направлении. В дендритах и аксоне микротрубочки располагаются преимущественно вдоль оси отростка. Однако несмотря на общий план строения, в теле нейрона и отростках, по-видимому, существуют разные виды микротрубочек, отличающиеся друг от друга по месторасположению и функции (рис. 2). Нейрофиламенты представлены фибриллярными белковыми структурами, которые относятся к разновидности так называемых

«скелетных» филаментов, встречающихся в цитоплазме всех клеток организма, но состоящих из специфических для нейронов белков. Нейрофиламенты образуют своеобразный цитоскелет нейрона и отростков. Микрофиламенты намного короче микротрубочек и нейрофиламентов и состоят из нейронального актина (нейрина). Они тесно связаны с нейрофиламентами и с синаптическими мембранами, где обнаружен второй сократимый белок — нейрональный миозин (стенгин).

Для митохондрий нервных клеток характерен короткий жизненный цикл, что связано с интенсивными процессами энергетического обмена. Располагаются митохондрии в цитоплазме сомы и отростков хаотически, но особенно много их скапливается в районе отхождения аксона, в местах разветвления дендритов, в конусах роста развивающихся отростков. Часто встречаются длинные нитевидные митохондрии с продольными трубчатыми кристами.

Отростки нервной клетки. Аксонный и дендритный транспорт. Дендриты — как правило, их всегда больше двух в мультиполярном нейроне — относительно короткие отростки, ветвящиеся вблизи тела нейрона. Характер ветвления дендритов относительно постояен для определенного вида нейрона. На всем своем протяжении дендриты отличаются однородной структурой. Для них характерным является наличие большого числа микротрубочек и нейрофиламентов, ориентированных вдоль отростка, хорошо развитая сеть цистерн ЭПР, свободные рибосомы (рис. 2). В местах ветвления дендритов в цитоплазме находятся скопления митохондрий и свободных рибосом, цистерны гладкого и шероховатого ЭПР, элементы АГ. Узлы ветвления дендритов являются важным структурно-функциональным компонентом нейрона и существенно влияют на характер проведения нервного импульса. Наличие особых цитоплазматических выростов, шпиков, — также характерная структурная особенность дендритов. Количество и распределение их по дендриту зависит от вида нейрона. Шпики имеют разные размеры и форму, во многих из них отмечено присутствие особой структуры — шпикового аппарата, представленного пакетом из 3—4 уплощенных цистерн, между которыми имеется прослойка электронно-плотного вещества. Шпиковый аппарат, как и сами шпики, является довольно лабильным образованием. При различных воздействиях и функциональных состояниях шпики могут менять свои размеры и форму, наблюдаются картины дегенерации отдельных шпиков, образование новых. Функциональное значение этих процессов достаточно велико, поскольку каждый шпик представляет собой часть специализированного межнейронного контакта — синапса (см. § 3).

Аксон нервной клетки всегда один и имеет длину от 1 мм до 1 м, значительно превосходя в этом отношении собственные дендриты. Ветвления аксона (коллатерали) отходят от основного ствола почти под прямым углом и в целом более вариабельны, чем дендритные ветвления. Почти на всем протяжении аксоны покрыты глиальной оболочкой различного строения. Отдельные части аксона существенно отличаются друг от друга по ультраструктурной организации и функциональному значению. Участок, прилегающий к телу нейрона, представлен аксонным холмиком, в котором генерируется нервный импульс. Размеры аксонного холмика у крупных нейронов составляют 10—30 мкм. Центральную часть его аксоплазмы занимают продольно ориентированные пучки нейрофиламентов, по периферии располагаются пучки микротрубочек, цистерны ЭПР, отдельные рибосомы, цистерны АГ и сложная сеть микрофиламентов. За аксонным холмиком располагается начальный (инициальный) сегмент аксона, продолжающийся до появления глиальной оболочки и характеризующийся отсутствием рибосом, компонентов АГ и пучков микротрубочек. Особенность этого отдела аксона состоит в наличии специализированных аксо-аксонных синапсов, деятельность которых оказывает сильное влияние на активность нервной клетки. В средних отделах аксона структура аксоплазмы меняется: одиночные микротрубочки и нейрофиламенты распределяются равномерно, появляется множество мультивезикулярных тел и окаймленных пузырьков, хорошо развит гладкий ЭПР (рис. 2).

Одним из наиболее ярких проявлений функционального состояния ней-

Таблица 1. Основные компоненты аксонного транспорта [Lasek, Brady, 1982]

Компонент	Скорость, мм/день	Транспортируемый материал	Морфологический субстрат транспорта
Прямой быстрый I	200—400	Гликопротеиды, гликолипиды, белки, медиаторы, ферменты, ионы кальция	Пузырьки, цистерны ЭПР, нейросекреторные гранулы
промежуточный:	II	Митохондриальные белки	Митохондрии
	III	Миозиноподобные белки	
	IV	2—4 Актин, клатрин окаймленных пузырьков, калмодулин, ферменты	Микрофиламенты, матрикс аксоплазмы
медленный V	0,2—1	Белки нейрофиламентов, тубулин, τ-белки аксоплазмы	Микротрубочки, нейрофиламенты, аксоплазма
Обратный быстрый	100—200	Нейроростовые факторы, лизосомальные ферменты, трофические субстанции	Лизосомы, цистерны ЭПР, мультивезикулярные тела

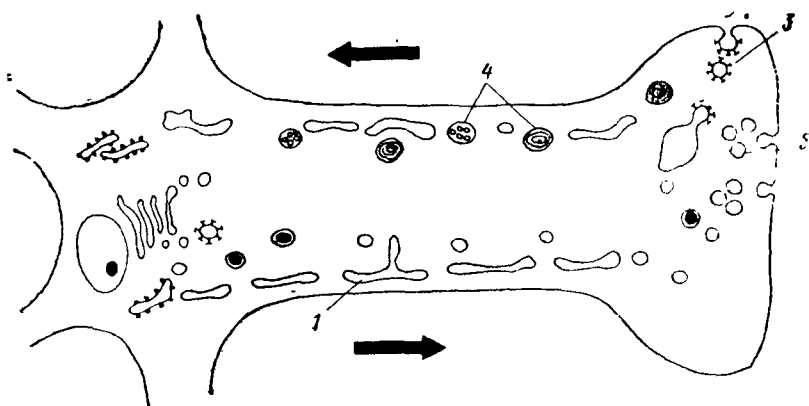
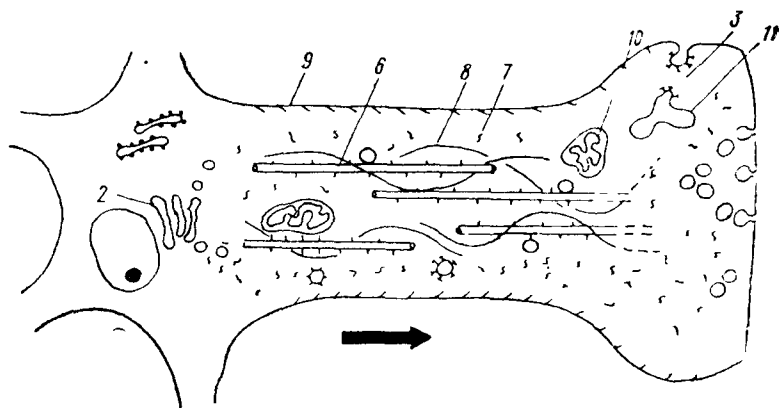


Рис. 3 Схема аксонного транспорта (по: Lasek, 1982).

1 — цистерны гладкого ЭПР, 2 — аппарат Гольджи, 3 — окаймленные пузырьки, 4 — мультивезикулярные и ламеллярные тела, 5 — синаптические пузырьки, 6 — микротрубочки, 7 — микрофиламенты (актин), 8 — нейрофиламенты, 9 — миозиновые фибриллы, 10 — митохондрии, 11 — синаптические вакуоли в пресинапсе. Стрелками показано направление аксонного транспорта.



рона является постоянный ток веществ в его отростках в обоих направлениях. Впервые он был обнаружен в аксонах мотонейронов лягушки, позднее было показано, что аксонный ток свойствен всем нейронам. Различные вещества перемещаются по аксону с разной скоростью. Выделяют быстрый, медленный и промежуточный компоненты транспорта. Обнаружен прямой (антероградный) и обратный (ретроградный) аксоток (табл. I, рис. 3).

Основное функциональное значение транспорта веществ по отросткам связано с обеспечением передачи нервного импульса, постоянным обновлением компонентов мембран и цитоплазмы, осуществлением обратной связи между отростками и телом нейрона.

### § 3. МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

Нейроны в соответствии со своими функциями включены в систему связей, осуществляемых различного рода контактами. К ним относятся межнейронные контакты, обеспечивающие механическую или функциональную связь между нейронами; эффекторные окончания, служащие для передачи сигналов из нервной системы на исполнительные органы; рецепторные окончания, воспринимающие адекватные раздражения из внешней и внутренней среды.

**Межнейронные контакты** можно разделить на два типа: неспециализированные и специализированные. *Неспециализированные* контакты представлены в нервной системе соединениями типа плотных и щелевых контактов и различного вида десмосом. В зоне плотного контакта мембраны соседних нейронов находятся на расстоянии 3—5 нм, что создает барьер для диффузии по межклеточным промежуткам высокомолекулярных соединений, обеспечивая тем самым химическую изоляцию элементов. Соединения такого рода обнаружены в миелиновых оболочках аксонов, между отдельными нервными и глиальными клетками. Особенно много их в сетчатке глаза, обонятельной луковице, стволе головного мозга, коре больших полушарий. Щелевые соединения — другая разновидность химических контактов — встречаются чаще между глиальными клетками эндими мозговых желудочков, между отростками астроцитов вокруг кровеносных капилляров. Через эти контакты проходят ионы и низкомолекулярные соединения, например медиаторы. Десмосомы, относящиеся к контактам механического типа, в нервной системе встречаются довольно редко. В большинстве случаев нервные и глиальные клетки отделены друг от друга межклеточными промежутками различной ширины.

*Специализированные* межнейронные контакты представлены химическими и электротоническими синапсами. На светооптическом уровне исследования синапсы выглядят как небольшие темные «колечки» или «бутоны», покрывающие частично поверхность тела нейрона и его отростков. Существуют нейроны, на теле которых практически нет синапсов (гранулярные клетки коры мозжечка), тогда как поверхность мотонейронов спинного мозга покрыта синапсами на 40—70%, пирамидных нейро-

нов коры больших полушарий — на 10%. Синапсы могут быть образованы как концевыми разветвлениями аксонных веточек (концевой синапс), так и многочисленными расширениями по ходу аксонных ветвлений (касательные синапсы). Электронно-микроскопические исследования позволили описать тонкую организацию синапсов. В химических синапсах передача нервного импульса с одной нервной клетки на другую осуществляется с помощью химических веществ (медиаторов). В разных отделах нервной системы синапсы различаются между собой по форме, размеру, количеству, месту положения на теле и отростках нейронов. Однако все они обладают общими типичными чертами строения.

Различают три главных компонента синаптического контакта: пресинаптическая область или пресинапс, синаптическая щель и постсинаптическая область или постсинапс (рис. 4). Наиболее характерной структурой пресинапса являются синаптические пузырьки; их вид, размеры и содержимое определяют тип синапса. Кроме медиатора пузырьки содержат АТФазу, обеспечивающую энергией процесс захвата и секреции медиатора, ионы кальция, на мембране пузырьков найден сократимый белок — миозин (стенин). Формируются синаптические пузырьки в основном в районе АГ, а затем быстрым транспортом доставляются по аксону в синапс. Они могут быть как пустыми, так и заполненными медиатором. Кроме пузырьков в пресинапсе находится большое количество митохондрий (в крупных окончаниях — несколько десятков). Помимо основной энергетической функции, они служат резервуаром для ионов  $Ca^{2+}$  и принимают участие в синтезе и утилизации многих медиаторов. В пресинапсе много микротрубочек разного вида и назначения, богатая сеть цистерн ЭПР и микрофиламентов. Важной частью синаптического контакта является участок преси-

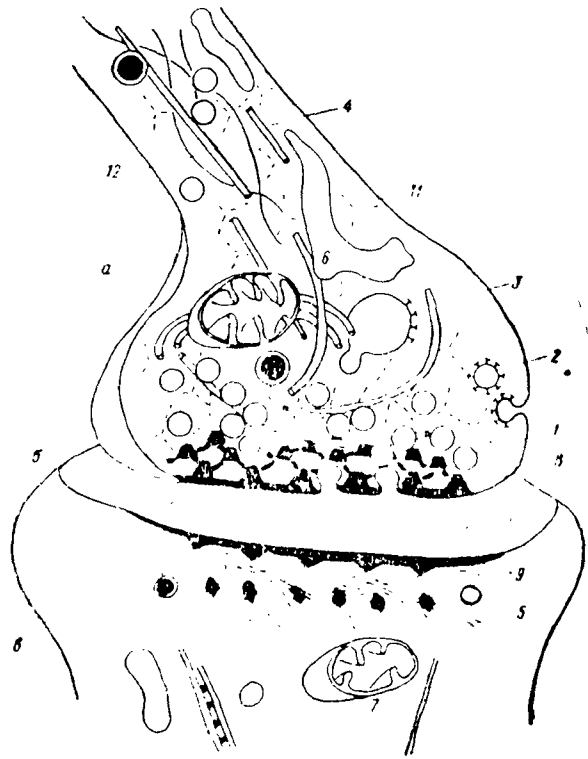


Рис. 4. Организация химического синапса. а — пресинапс, б — синаптическая щель, в — постсинапс; 1 — синаптические пузырьки, 2 — окаймленные пузырьки, 3-5 — пресинаптические (3) аксонные (4) и постсинаптические (5) микротрубочки, 6 — гладкий ЭПР, 7 — митохондрии, 8-9 — пресинаптические (8) и постсинаптические (9) утолщения, 10 — содержимое синаптической щели, 11 — сеть микрофиламентов, 12 — нейрофиламенты.

наптической мембраны, где происходит выброс медиатора в синаптическую щель — «активная зона» синапса. На внутренней поверхности мембраны этого участка расположены многочисленные субмембранные утолщения (плотные тела, постсинаптические утолщения) (рис. 4). Плотные тела, высота которых достигает 60 нм, а ширина — 50 нм, соединяются между собой узкими перешейками, образуя таким образом правильную гексагональную решетку с расстоянием в 100 нм между узлами (рис. 4). В составе плотных тел обнаружен актин. Размер активной зоны — величина непостоянная даже для одного синапса и зависит от его функционального состояния. На крупных синаптических окончаниях часто имеется несколько активных зон. Активная зона обеспечивает подход синаптических пузырьков к пресинаптической мембране и выделение их содержимого в синаптическую щель. В этом процессе, как полагают, основную роль играет механохимическое взаимодействие актина (нейрина) плотных тел и миозина (стенина), находящегося на мембране синаптических пузырьков.

Синаптическая щель представляет собой узкую 20—50 нм полоску межклеточного пространства, отделяющую нейроны друг от друга в зоне синапса. Долгое время исследователи не отводили ей какой-либо существенной роли в процессах передачи первого импульса, однако сейчас доказано, что содержимое синаптической щели обеспечивает направленную диффузию медиатора и его взаимодействие с рецепторами постсинаптической мембраны. Открытие синаптической щели окончательно подтвердило правильность нейронной теории С. Рамона-Кахаля.

Постсинаптическая часть синапса может быть образована любой частью нейрона или его отростков. Важнейшим компонентом постсинаптической мембраны являются специализированные мембранные белковые комплексы — рецепторы, обеспечивающие рецепцию медиатора и новообразование нервного импульса.

Синаптические рецепторы представлены сложным комплексом интегральных мембранных белков и состоят из двух основных частей: рецепторной, предназначенной для непосредственного взаимодействия с медиатором, и ионофорной, способной при активации регулировать ионные потоки через постсинаптическую мембрану. В конечном итоге это приводит к возникновению постсинаптического потенциала и новообразованию нервного импульса. Число рецепторов и их плотность могут достигать больших величин. После прекращения взаимодействия медиатора с рецепторами постсинаптической мембраны большая часть его захватывается путем эндоцитоза пресинапсом, меньшая часть рассеивается в межклеточном пространстве или захватывается соседними ганглиальными клетками. Некоторые медиаторы (например, ацетилхолин) предварительно расщепляются специальными ферментами, находящимися в синаптической щели, на составные части, которые затем захватываются пресинапсом.

Непосредственно к постсинаптической мембране изнутри примыкает сложная фибриллярная сеть, названная постсинап-

тическим утолщением. Глубина фиброзной сети составляет 10—400 нм. Предназначена она для стабилизации в постсинаптической мембране рецепторных комплексов и осуществления связи с цитоплазмой постсинапса. Постсинаптические утолщения — чрезвычайно лабильные образования, их вид зависит от типа синапса, его функционального состояния.

Классификация синапсов. Синаптические контакты в зависимости от степени развития пре- и постсинаптических утолщений разделяют на два типа (по Грейю): симметричные контакты (I тип), у которых оба компонента развиты достаточно сильно, и асимметричные контакты (II тип), где постсинаптическое утолщение развито слабо (рис. 5). В зависимости от того, ка-

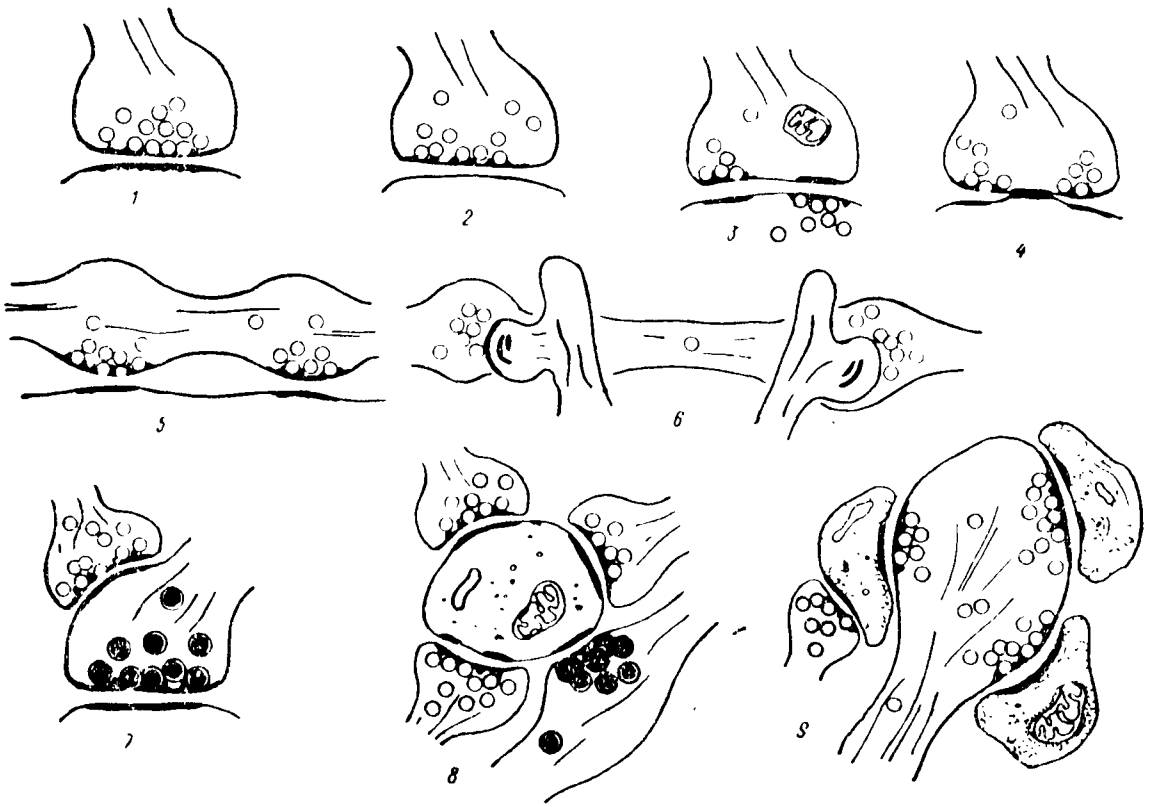


Рис. 5. Различные виды синаптических контактов в нервной системе млекопитающих.

1-7 -- синапсы (1 - симметричный, 2 - асимметричный, 3 - реципрокный, 4 - смешанный, 5 - касательный, 6 - аксо-шиповый, 7 - аксо-аксонный, 8, 9 - конвергентный (8) и дивергентный (9) синаптические комплексы).

кая часть нейрона образует синаптический контакт, в нервной системе различают 7 основных морфологических типов синапсов: аксо-дендритические А-Д, аксо-соматические А-С, аксо-аксональные А-А, дендро-дендритические Д-Д, дендро-соматические Д-С, сомато-соматические С-С, сомато-дендритические С-Д. Наиболее часто встречаются контакты типа А-Д и А-С. Редкими являются соединения типа Д-Д и Д-С, пресинапс которых не совсем обычен — он образован дендритом и содер-



жи не свойственные ему синаптические пузырьки. Такого рода контакты обнаружены в обонятельной луковице, таламусе, в коре больших полушарий. Наибольший интерес в функциональном отношении представляют аксо-аксональные контакты, обнаруженные во многих отделах нервной системы: спинном мозге, мозжечке, стволе головного мозга. Контакты типа А-А встречаются на терминальных ветвлениях аксонов (пресинаптический А-А контакт, рис. 5), в районах перехвата Ранвье или на начальном сегменте аксона (рис. 2). Последним придается большое значение в регуляции деятельности нейрона. В соединениях реципрокного типа один синапс имеет по две пре- и постсинаптические зоны, расположенные на взаимно противоположных полюсах контакта (рис. 5). Это предполагает прохождение импульса в обоих направлениях. Особенно часто реципрокные синапсы встречаются при дендро-дендритических контактах.

Синаптические связи между нейронами могут осуществляться как одиночными синапсами различного вида, так и посредством сложных комплексов. Синаптические комплексы строятся на двух основных принципах — конвергенции и дивергенции. В центре конвергентного комплекса находится один постсинаптический элемент (тело нейрона или участок отростка), на котором оканчиваются несколько пресинапсов различного происхождения. Такого рода комплексы широко представлены в структурах спинного мозга, ствола головного мозга, в среднем и промежуточном мозге. В дивергентных синаптических комплексах наоборот — одна пресинаптическая часть контакта оказывает влияние на несколько постсинаптических элементов (рис. 5). Наибольшего развития дивергентные комплексы получили в образованиях типа «гломерул», часто встречающихся в мозжечке, стволе мозга, таламусе.

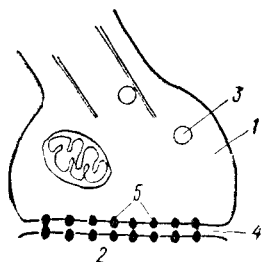


Рис. 6. Схема электротонического синапса.

1 — пресинапс, 2 — постсинапс (могут меняться местами), 3 — пузырьки, 4 — синаптическая щель, 5 — мембранные белковые комплексы (коннексоны).

Электротонические синапсы представляют собой разновидность щелевого межклеточного соединения приспособленного для прямой передачи электрического импульса с одной нервной клетки на другую. Как и в химическом синапсе, здесь выделяют пре- и постсинаптическую части и синаптическую щель, но структура их значительно отличается от компонентов химического синапса (рис. 6). В частности, полностью отсутствует какая-либо специализация пре- и постсинаптической мембраны. Электротонические контакты относятся к симметричным соединениям и представлены всеми морфологическими разновидностями, харак-

терные для симметричных соединений и представлены всеми морфологическими разновидностями, харак-

терными для химических синапсов. Ширина синаптической щели составляет всего 2–3 нм по сравнению с 20–50 нм в химическом синапсе. В пре- и постсинаптическую мембрану активной зоны контакта встроены особые белковые комплексы (коннексоны), которые выступают над поверхностью мембран и в синаптической щели контактируют друг с другом. С такой структурой контакта связаны его функциональные особенности: быстрое действие, надежность в работе, неутомляемость, способность проведения импульсов в обоих направлениях. Электротонические синапсы обнаружены во многих отделах нервной системы: в спинном и головном мозге, в вегетативных ганглиях.

**Нейроэффektorные взаимодействия.** Особую разновидность синаптических контактов составляют нейромышечные и нейросекреторные окончания. Наиболее изученными являются нейроэффektorные контакты на поперечнополосатых скелетных мышцах. Аксон мотонейрона подходит к мышечному волокну (чаще — к нескольким, иногда — к нескольким десяткам) и, в непосредственной близости от мышцы теряя миелиновую оболочку, разветвляется на тончайшие терминальные веточки — телодендрии, которые вдавливаются в углубление мышечного волокна. Морфологически этот контакт сильно отличается от межнейронных синапсов. На пресинаптической мембране регулярно расположено множество «активных зон», каждая из которых оказывается напротив особого впячивания мембраны мышечного волокна (вторичные складки, рис. 7). В синаптической щели шириной в 50–70 нм находится базальная мембрана, туда проникают отростки глияльных клеток, окружающие моторное

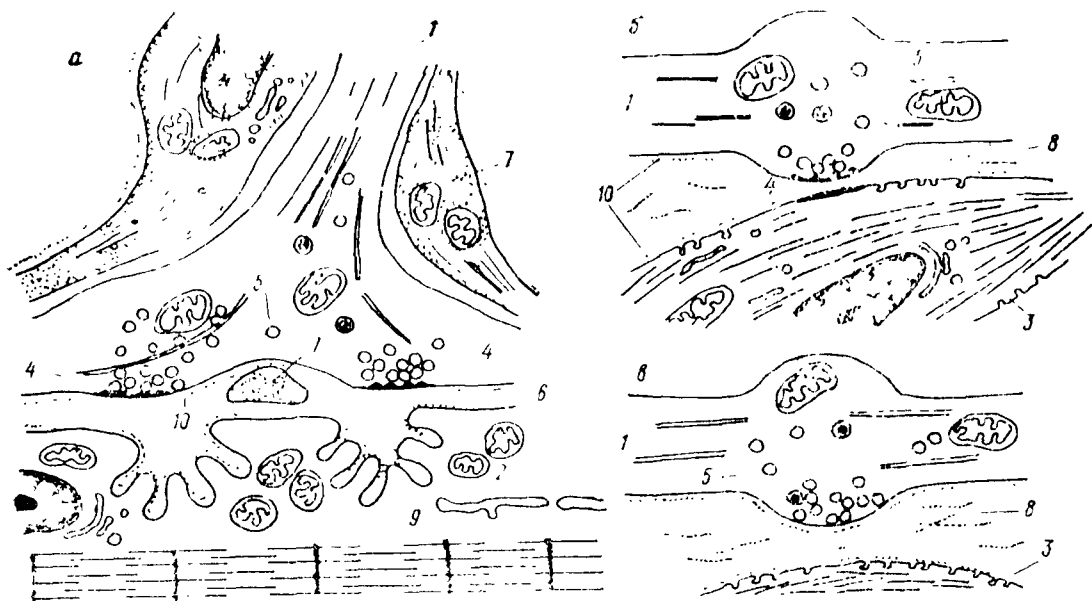


Рис. 7 Нервно-мышечный синапс на скелетной (а) и гладкой (б, в) мышцах.

1 — аксон, 2 — скелетная мышца, 3 — гладкомышечная клетка, 4 — активная зона синапса, 5 — синаптические пузырьки, 6 — синаптическая щель, 7 — глияльные (шванновские) клетки, 8 — коллагеновые фибриллы, 9 — впячивания («вторичные складки») мембраны мышечного волокна, 10 — базальная мембрана.

окончание, и изолируют друг от друга соседние «активные зоны» одного синаптического окончания. Строение моторных окончаний на гладких мышцах изучено менее подробно. В ряде случаев показан тесный контакт между пресинаптической мембраной и мембраной гладкомышечной клетки, что предполагает наличие электротонической передачи. Встречаются и типичные химические синапсы с хорошо развитыми пре- и постсинаптическими утолщениями (рис. 7, б). Иногда синаптическое окончание находится на большом расстоянии (до 200 мкм) от пучка мышечных клеток и выброс медиатора происходит в межклеточное пространство. При этом специализация пре- и постсинаптической мембран выражена очень слабо (рис. 7, в). Контакт аксонов с железистыми клетками характеризуется малыми размерами синаптической щели (20-30 нм) и большим числом терминальных ветвлений на одном железистом элементе. В

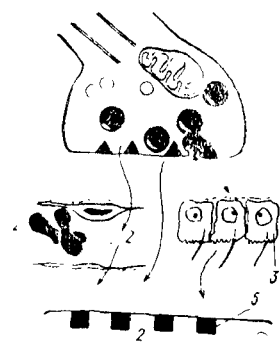


Рис. 8. Нейросекреторное окончание.

1 — нейросекреторные гранулы, 2 — капилляр, 3 — эндодима, 4 — межклеточное и межтканевое пространство, 5 — постсинаптические рецепторы на клетках органов-мишеней. Стрелки — направления диффузии нейросекрета.

контактах подобного типа часто присутствуют синаптические пузырьки с различным содержанием. Нейросекреторные окончания образованы отростками специализированных нейросекреторных клеток, которые выделяют в кровь, в спинномозговую жидкость и в межклеточные пространства биологически активные вещества — нейрогормоны. Последние могут быть разной химической природы и действуют либо непосредственно на клетки-мишени, либо оказывают через кровь, лимфу и межклеточную жидкость длительное воздействие на клетки организма. В пресинаптической части нейросекреторной терминали обнаруживается большое число крупных пузырьков диаметром до 120—300 нм, заполненных нейросекретом (рис. 8). В ряде случаев показано, что содержимое одного секреторного пузырька состоит из разных нейрогормонов.

Особую структуру имеют окончания дендритов нейросекреторных клеток, контактирующих со спинномозговой жидкостью. Дендрит образует крупное бульбовидное расширение, из которого содержимое секреторных гранул выходит непосредственно в полость мозгового желудочка.

**Рецепторами** называют обширную группу высокоспециализированных чувствительных образований, воспринимающих и преобразующих воздействия окружающей среды в нервный импульс и передающих его в нервную систему. Рецепторы, воспринимающие сигналы из внешней (по отношению к организму) среды называются экстерорецепторами, из внутренней среды организма — интерорецепторами. Спектр раздражений и

чувствительность рецепторов чрезвычайно велики и в зависимости от физической природы воспринимаемых стимулов выделяют механо-, термо-, хемо-, фоторецепторы. Морфологически все рецепторы значительно отличаются друг от друга и характеризуются сложностью строения вос-

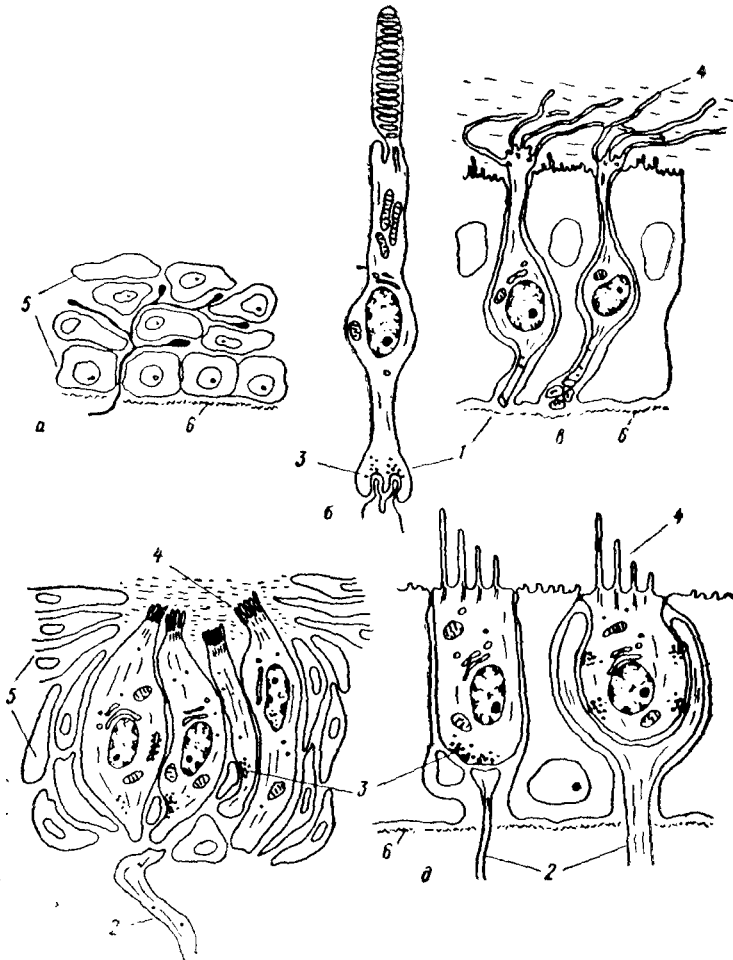


Рис. 9. Схемы организации некоторых рецепторов.

свободные нервные окончания (болеевые) в коже, б — светочувствительная клетка (палочка) сетчатки глаза, в — обонятельные клетки, г — вкусовая луковица, д — чувствительные клетки органа равновесия; 1 — аксон, 2 — дендрит, 3 — синапсы, 4 — микроворсинки, 5 — эпидермис кожи, 6 — базальная мембрана.

принимающего элемента. Различаются рецепторные клетки и по способу связи со структурами нервной системы, что в сильной степени зависит от их происхождения. Вы-

деляют первично- и вторичночувствующие рецепторные клетки.

*Первичночувствующие* рецепторные клетки по происхождению — элементы нервной системы, и, как обычный нейрон, обладают центральным отростком — аксоном, передающим информацию в нервные центры и периферическим отростком — дендритом, который преобразован в воспринимающий элемент рецептора. У человека к таким рецепторам относятся большинство хемо- и механорецепторов и фоторецепторы. Наиболее простыми с морфологической точки зрения являются так называемые «свободные нервные окончания». Они представляют собой терминальные разветвления дендрита чувствительного нейрона, располагающиеся в межклеточном пространстве среди клеток кожного эпителия или соединительнотканых клеток оболочек внутренних органов. Такое строение характерно, в частности, для болевых рецепторов (рис. 9, а). Другим видом первичночувствующих рецепторов являются так называемые «инкапсулированные первые окончания», представленные в основном механо- и терморецепторами (семейство колб Краузе, тельца Руффини, Фатер-Пачини, Мейснера и другие). В этих рецепторах чувствительное нервное окончание, представленное концевым разветвлением дендрита, заключено в соединительнотканную капсулу различной толщины. Высокоспециализированными первичночувствующими рецепторами являются фоторецепторные клетки сетчатки глаза — палочки и колбочки и клетки обонятельного эпителия. Их чувствительные элементы, претерпев значительные изменения, приспособились к восприятию специфической информации (рис. 9, б, в).

*Вторичночувствующие* рецепторные клетки представлены высокоспециализированными клетками нервного происхождения, воспринимающими определенные стимулы из внешней и внутренней среды. Они образуют своеобразный синаптический контакт с дендритом нейрона (тело этого нейрона располагается в специальных чувствительных ганглиях), передающего информацию в ЦНС. У человека вторичночувствующие рецепторы находятся в органах вкуса, слуха и равновесия (рис. 9, г, д).

#### § 4. СТРУКТУРНАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЛИАЛЬНЫХ КЛЕТОК

Глиальные клетки — это обширная гетерогенная группа элементов нервной ткани, выполняющих в нервной системе ряд важных функций. Тесное морфофункциональное взаимодействие глиальной клетки с нейроном обеспечивает выполнение последним своей функции. Глиальные клетки были впервые выделены в отдельную группу элементов нервной системы в 1871 г. А. Вирховым, который рассматривая своеобразную соедини-

тельную ткань мозга, назвал эти клетки нейроглией, т. е. «нервным клеем».

Выделяют четыре основных типа глиальных клеток: астроциты, олигодендроциты, клетки эпендимы и микроглии (рис. 10).

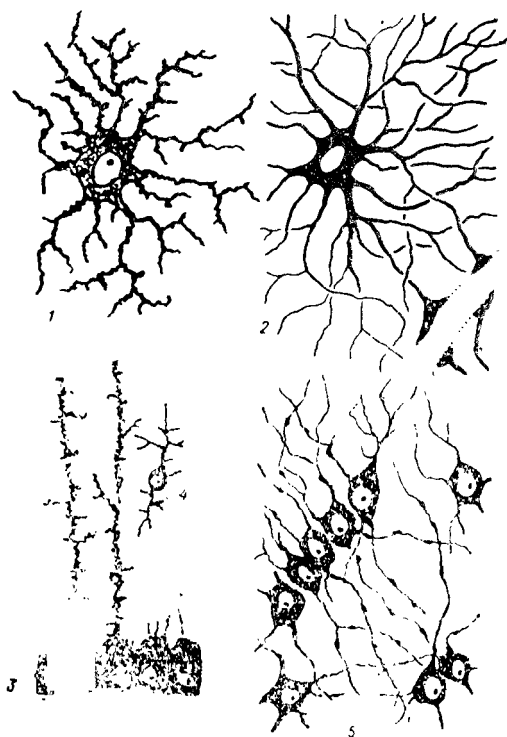


Рис. 10. Основные типы глиальных клеток (по: Хэм, Кормак, 1983).

1—2 — протоплазматический (1) и фиброзный (2) астроциты, 3 — эпендимная глия, 4 — микроглия, 5 — олигодендроциты.

Первые три разновидности глиальных клеток образуются в эмбриогенезе, как и нейроны, из нейроэктодермы; микроглия, как будет отмечено ниже, занимает в системе нервных и глиальных клеток несколько обособленное положение.

**Астроцитарная глия** присутствует во всех отделах нервной системы и представлена двумя разновидностями: фиброзными и протоплазматическими астроцитами. Астроциты представляют собой крупные клетки со светлым овальным ядром, многочисленными отростками и небольшим числом органоидов. Однако в цитоплазме астроцитов обнаружено много глиофиламентов, которые образованы несколькими фибриллярными белками, значительно отличающимися по составу и структуре от белков нейрофиламентов. В фиброзных астроцитах глиофиламентов очень много, часто они объединяются в пучки по 10—20 штук и проникают в тонкие, длинные, ветвящиеся отростки.

Протоплазматические астроциты отличаются относительно небольшим количеством глиофиламентов и имеют короткие толстые отростки. Наибольшее число фиброзных астроцитов отмечается в белом веществе спинного и головного мозга, а протоплазматических астроцитов больше в сером веществе мозга.

**Олигодендроглия** представлена обширной группой глиальных клеток. К ней относятся: олигодендроциты серого и белого вещества мозга, шванновские клетки, клетки-спутники (сателлитная глия). Все разновидности олигодендроцитов характеризуются более плотной, чем у астроцитов, цитоплазмой с хорошо развитым ЭПР, аппаратом Гольджи, множеством митохондрий, лизосом, гранул гликогена и липидов. Глиофиламентов в них относительно немного.

**Эпендимная глия** является особой разновидностью глиальных клеток. Она образует выстилку полостей мозговых желудочков и центрального канала спинного мозга. Представлена кубовидными или цилиндрическими клетками, на апикальной поверхности которых находится одна или несколько ресничек. Некоторые эпендимные клетки имеют длинные цитоплазматические отростки, глубоко внедряющиеся в ткань мозга. В цитоплазме эпендимных клеток обнаружено большое число пучков глиофиламентов, хорошо развиты все основные цитоплазматические органеллы. В ряде участков нервной системы эпендимная выстилка желудочков образована особыми разновидностями эпендимных клеток.

**Микроглия** представлена мелкими отростчатыми клетками с очень плотной цитоплазмой. Обладает ярко выраженной фагоцитарной активностью. До сих пор окончательно не решен вопрос о происхождении микроглии в эмбриогенезе. С одной стороны, ее рассматривают как своеобразные макрофаги мозга и, таким образом, относят к элементам тканей внутренней среды мезенхимного происхождения. С другой стороны, получены данные, позволяющие рассматривать часть микроглии как недифференцированные (покоящиеся) астроциты, которые при определенных условиях начинают активно размножаться и превращаются в **зрелые фиброзные астроциты**.

Глия выполняет целый ряд функций, обеспечивая нормальную деятельность отдельных нейронов и всего мозга в целом:

1. В осуществлении опорно-механической функции принимают участие все типы глиальных клеток, но основную нагрузку берут на себя астроциты. В мозге астроциты (и их отростки) и олигодендроциты образуют большое число десмосом и плотных контактов как друг с другом так и с нейронами. В разных отделах мозга количество астроцитов и олигодендроцитов, контактирующих с поверхностью нейрона, различно. В ряде мест мембраны нейрона и глиальной клетки сближаются на расстояние в 12—20 нм, в межклеточном пространстве обнаружен

электронноплотный материал. Такие соединения получили название глиапсы. Через глиапсы осуществляются трофические и метаболические взаимодействия между нервными и глиальными клетками.

2. Одной из основных задач глии является обеспечение надежной электрической изоляции тел нейронов, их отростков, синапсов для исключения неадекватного взаимодействия между нейронами при распространении возбуждения по нейронным цепям мозга. В ЦНС олигодендроциты образуют многочисленные тонкие цитоплазматические отростки, каждый из которых закручивается вокруг аксона нейрона. При этом отростки постепенно уплотняются и теряют свое цитоплазматическое содержимое, формируя таким образом вокруг аксона плотный слой мембран и превращаясь в миелиновую (мякотную) оболочку. В периферической и вегетативной нервной системе миелиновую оболочку образуют специальные шванновские клетки. В этом случае аксон постепенно погружается во впячивание глиальной клетки, и вокруг него начинается формирование миелиновой оболочки (рис. 11). В местах контакта соседних

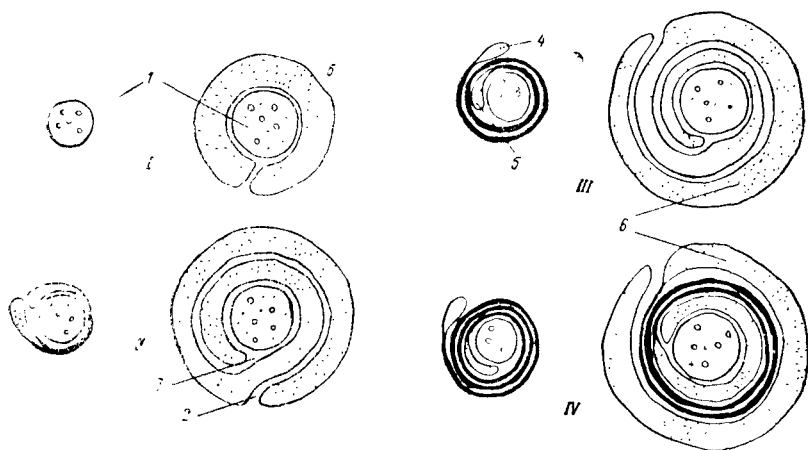


Рис. 11. Последовательные стадии образования миелиновых оболочек аксонов в центральной (а) и периферической (б) нервной системе [Caley, Vutler, 1974].

I—IV — стадии образования миелина (I — немиелинизированная, II — первого слоя, III — рыхлого миелина, IV — компактного миелина); 1 — аксон, 2, 3 — наружный (2) и внутренний (3) мезаксон, 4, 5 — наружный (4) и внутренний (5) листки отростка олигодендроцита, 6 — цитоплазма шванновской клетки. Объяснения в тексте.

шванновских клеток располагаются особые участки — перехваты Ранвье, структура которых различна в центральной и периферической нервной системе (рис. 12). В нервной системе широкое распространение получили также и безмякотные оболочки, образующиеся путем полного или частичного погруже-



ния аксона во втягивание глиальной клетки. Одна шванновская клетка может образовывать оболочку вокруг множества аксонов разного диаметра (рис. 12). Изоляция аксонов в безмякот-

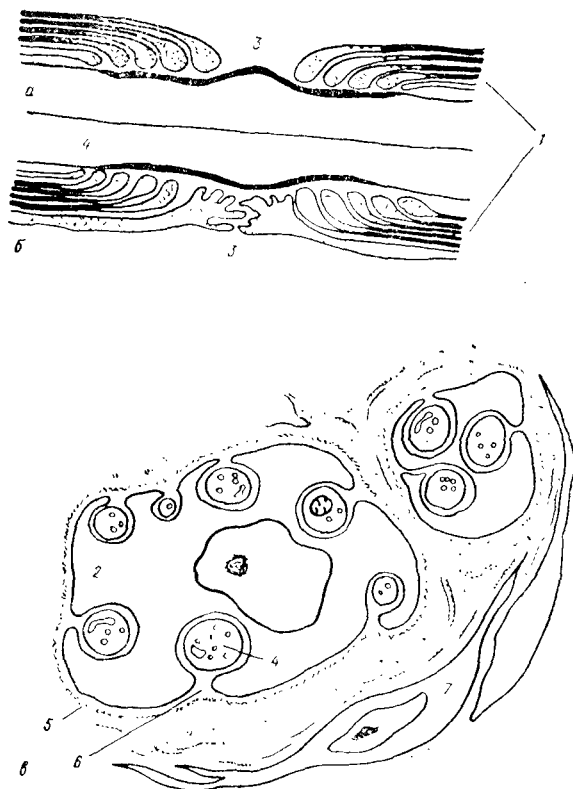


Рис. 12. Организация мякотного нервного волокна в центральной (а) и периферической (б) нервной системе и строение безмякотного (в) волокна [Раппе, 1977].

1 — слои миелина, 2 — цитоплазма шванновской клетки, 3 — зона перехвата Ранвье, 4 — аксон, 5 — базальная мембрана, 6 — мезаксон, 7 — фибробласты эндоневрия нервного пучка.

ном волокне менее эффективна, а скорость проведения нервного импульса значительно ниже (10—20 м/с), чем в миелинизированном волокне (80—120 м/с). В структурах ЦНС и особенно в ее высших отделах безмякотных волокон намного меньше, чем в периферических отделах нервной системы. Кроме образования оболочек глиальные клетки и их отростки осуществляют плотную изоляцию синаптических контактов нейронов, прикрывая синаптическую щель и окружая отдельные синапсы и синаптические комплексы.

3. Астроциты и олигодендроциты обладают способностью активно захватывать из синаптической щели медиаторы или их составные части после прекращения синаптической передачи. В частности, целиком захватываются глией такие медиаторы, как катехоламины, ГАМК, ряд пептидов, аминокислотные медиаторы. Затем глия передает медиатор нейрону. В ряде случаев глия выступает в роли регулятора синаптической передачи.

4. Трофическая функция глии. В глиальных клетках сосредоточен основной запас гликогена (главного энергетического субстрата мозга) и липидов. Способность глиальных клеток контролировать ионный состав межклеточной жидкости обеспечивает стабильность внутренней среды мозга — необходимое условие нормального функционирования нервной ткани.

## § 5. ГИСТОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ ТКАНИ

Первые и глиальные клетки имеют общий предшественник — нейроэктодерму. Благодаря современным методам иммуноцитохимического анализа удалось показать, что уже на ранних стадиях эмбрионального развития организма в составе матричного эпителия нервной трубки присутствуют клетки-предшественники глии и клетки, дающие начало нейронам.

Дифференцировка нейронов в развитии нервной системы может быть условно разделена на три этапа: период миграции и дифференцировки нейробластов, период окончательного созревания нейронов и период старения нейронов.

Нейробласты образуются из клеток матричного слоя стенки нервной трубки. Они имеют крупное активное ядро, большое количество свободных рибосом и полисом. Мембранные органоиды (эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы) развиты слабо, мало микротрубочек и нейрофиламентов. В процессе превращения нейробласта в нейрон в цитоплазме появляются сначала небольшие, а затем значительные скопления цистерн шероховатого ЭПР вещества Ниссля. В теле и отростках нейрона формируются пучки нейротрубочек и нейрофиламентов, резко увеличивается их общее число. Развивающимися отростками заносятся ранее свободные межклеточные пространства. Дендриты и аксоны в большинстве случаев развиваются одновременно. С момента образования первичных отростков между ними образуется множество контактов, однако только некоторые из них впоследствии становятся настоящими синапсами.

В конце первого периода развития нервной системы, который занимает у человека 8—12 недель, постепенно затихает пролиферативная активность матричных клеток и наступает период созревания и окончательной дифференцировки нейронов. Основные процессы этого этапа развития нейронных систем связаны с интенсивным ростом аксонных и дендритных ветвлений и усложнением межнейронных связей. Именно в этот период на нейроны действуют множество индуцирующих факторов как внешних, так и внутренних. Среди них наиболее изучен нейроростовый фактор (НРФ). НРФ действует только в раннем эмбриональном развитии организма, и во взрослом состоянии не выделяется. При действии НРФ на нейроны происходит усиление синтетической деятельности клеток. Особенно важно, что происходит значительная активация (в несколько раз) ферментных систем, связанных с синтезом медиаторов. Помимо НРФ многие гормоны (тироксин, кортикостероиды, глюкокортикостероиды) также стимулируют деятельность развивающихся нервных клеток, значительно влияя на их будущую специализацию. После установления типа медиаторного обмена его уровень в нейроне остается более или менее стабильным в течение почти всей жизни организма.

В процессе жизнедеятельности организма в нервной системе появляются признаки «старения» нейронов, что связано с постепенным затуханием метаболической активности клеток. Одно из проявлений «старения» — накопление в цитоплазме нервных и глиальных клеток пигмента липофусцина. При избыточном содержании пигмента может происходить деформация клеток. Значительные изменения наблюдаются на ультраструктурном уровне. В цитоплазме нейронов постепенно уменьшается количество органоидов и возникают так называемые «светлые зоны» — участки, лишённые органоидов и заполненные пучками нейрофиламентов. В нейронах появляются своеобразные структуры — тельца Хирано, представленные пучками концентрически закрученных филаментов. Меняется вид ядра: почти полностью исчезает ядрышко, изменяется характер распределения хроматина. Происходит резкое (более чем на 50%) падение уровня синтеза РНК, что ведёт к снижению белкового синтеза. Особенно страдает синтез медиаторов и соответствующих ферментных систем. При этом разные медиаторные системы с возрастом меняют свою активность по-разному. Так, дофаминергические системы угнетаются значительно сильнее чем ГАМК-ергические или холинэргические, причем в разных отделах мозга даже в рамках одной медиаторной системы деструктивные процессы развиваются неодновременно.

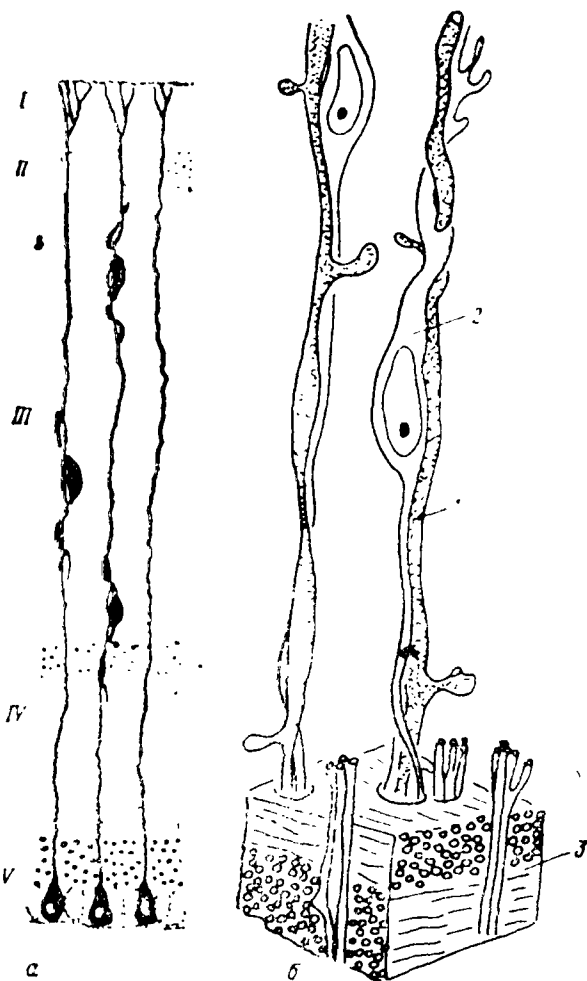


Рис. 13. Светооптическая (а) и электронно-микроскопическая (б) схемы миграции нейробластов по отросткам глиальных клеток [Rakic, 1981].

I—V — слои эмбриональной стенки мозга; 1 — радиальные глиальные клетки, 2 — нейробласты, 3 — пучки нервных волокон (белое вещество).

Дифференцировка глии. Спонгиобласты (глиобласты) мигрируют из матричного слоя в субвентрикулярный слой нервной трубки, где из них развиваются клетки астроцитарного и олигодендроглиального рядов. Часть глиобластов остается в составе матричного слоя, давая начало развитию эпендимных клеток. Недифференцированные глиобласты находятся в составе субвентрикулярного слоя стенки мозга в течение длительного времени после рождения и постоянно обновляют популяцию дифференцированных астроцитов и олигодендроцитов.

Развивающиеся олигодендроциты имеют разные размеры, форму тела и плотность цитоплазмы, на основании чего выделяют светлые, средние и темные олигодендроциты. Было показано, что все они являются этапами созревания одной линии клеток. На всех стадиях развития олигодендроциты не делятся и активно участвуют в образовании миелиновых оболочек. Основная масса олигодендроцитов дифференцируется на поздних этапах пренатального и в первый период постнатального развития, что связано с завершением процесса развития аксонных систем мозга и их миелинизацией.

Развивающиеся олигодендроциты имеют разные размеры, форму тела и плотность цитоплазмы, на основании чего выделяют светлые, средние и темные олигодендроциты. Было показано, что все они являются этапами созревания одной линии клеток. На всех стадиях развития олигодендроциты не делятся и активно участвуют в образовании миелиновых оболочек. Основная масса олигодендроцитов дифференцируется на поздних этапах пренатального и в первый период постнатального развития, что связано с завершением процесса развития аксонных систем мозга и их миелинизацией.

Астроциты развиваются из клеток предшественников — астробластов — без каких-либо промежуточных стадий созревания. Первые астроциты появляются в ранний период пренатального развития вместе с молодыми нейробластами и нейронами. Одной из разновидностей ранних астроцитов являются специализированные «радиальные» глиальные клетки коры полушарий и мозжечка, принимающие активное участие в обеспечении миграции нейробластов (рис. 13).

Развивающиеся нейроны и глиальные клетки влияют на процессы дифференцировки и созревания друг друга, хотя глия выделяет собственные факторы роста — глиальный фактор и фактор созревания глии. В их присутствии происходит усиление и ускорение процесса морфологического и функционального созревания глиальных клеток.

## ГЛАВА II

# РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ЧЕЛОВЕКА

### § 1. ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РАЗВИТИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Нервная система закладывается и развивается из элементов наружного зародышевого листка — эктодермы. У человека в конце 2-й недели эмбрионального развития на дорсальной стороне зародыша обособляется участок эпителия — нервная пластинка, клетки которой интенсивно размножаются и дифференцируются, превращаясь в узкие цилиндрические клетки, резко отличающиеся от соседних клеток покровного эпителия. В результате интенсивного деления и неравномерного роста края нервной пластинки постепенно приподнимаются, образуя нервные валики, которые в конце 3-й недели развития смыкаются в нервную трубку. Нервная трубка постепенно погружается в мезодерму зародыша. Замыкание нервной трубки происходит неравномерно: сначала — в средней части, затем этот процесс распространяется к головному и хвостовому концам эмбриона, где некоторое время сохраняются незамкнутые отверстия — передний и задний нейротомы (рис. 14). К концу 4-й недели они зарастают. Головной конец нервной трубки расширяется и из него в дальнейшем развиваются структуры головного мозга, а из туловищного отдела — спинного.

В момент замыкания нервных валиков в нервную трубку из их состава мигрирует группа клеток, образующих так называемый нервный гребень. Этот процесс начинается в каудальных отделах и постепенно распространяется рострально, завершаясь к началу 2-го месяца эмбрионального развития. Клетки нервного гребня активно мигрируют в организме и дают начало элементам спинальных, вегетативных, черепномозговых ганглиев, паутинной и мягкой мозговой оболочки, пигментным клеткам (меланоцитам), клеткам мозгового вещества надпочечника.

Нервная трубка находится под индуцирующим воздействием окружающей ее эмбриональной мезенхимы и элементов хорды. Отмечен четкий росто-каудальный градиент дифферен-

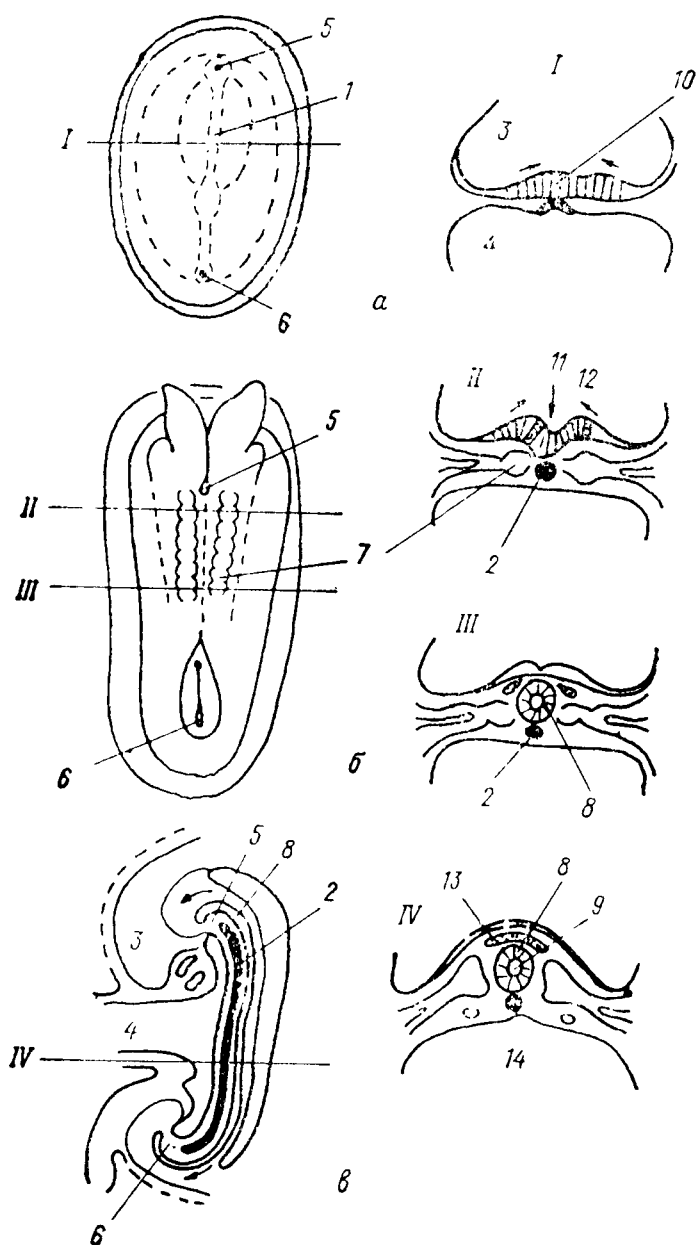


Рис. 14. Этапы развития нервной системы человека [Moore, Drescoff, 1980].

*а, б* — вид сверху и *б* — продольный разрез зародыша на 3-4 й неделе развития; I-IV уровни поперечных срезов (справа); 1 — нервная пластинка, 2 — хорда, 3 — амнион, 4 — аллантоис, 5, 6 — передний (5) и задний (6) нейрпоры, 7 — сомиты, 8 — нервная трубка, 9 — центральный канал, 10 — нейроэктодерма, 11 — нервный гребень, 12 — нервный желобок, 13 — ганглиозная пластинка, 14 — желточный мешок.

цировки головного и спинного мозга, причем сначала формируются ростральные (головные) отделы нервной системы, затем каудальные (спинной мозг). Природа и механизм индукционных взаимодействий остаются неясными. Под индуцирующим воздействием хорды складывается и дорсовентральный градиент дифференцировки нервной трубки. В ней достаточно рано, на 3—4-й неделе эмбрионального развития, выделяются две области — дорсальная (крыловидная пластинка) и вентральная (базальная пластинка) (рис. 15). В дальнейшем из крыловидной пластинки развиваются чувствительные и ассоциативные

элементы нервной системы, из базальной — моторные. Особо следует отметить, что структуры переднего мозга целиком развиваются как производные крыловидной пластинки.

Стенка нервной трубки на ранних этапах эмбриогенеза покрыта наружной и внутренней пограничными мембранами и состоит из одного слоя нейроэктодермальных клеток. На 3—4-й неделе развития в результате активной пролиферации и миграции клеток стенки становятся многослойными. В это время выделяются три основных слоя: внутренний (матричный, вентрикулярный), где сосредоточены камбиальные элементы; промежуточный — состоящий из тел и отростков мигрирующих клеток, и маргинальный (краевой), представленный апикальными отростками клеток нижележащих слоев. В дальнейшем усиленная миграция нервных и глиальных элементов приводит к образованию еще ряда слоев. Наиболее важный из них — плащевой (корковый) слой, из элементов которого в ростральных отделах нервной трубки развиваются формации коры большого мозга (рис. 16).

Головной отдел нервной трубки в конце 3-й недели развития преобразуется в мешковидное расширение, дающее начало трем первичным мозговым пузырям. Лежащий краниально пузырь образует первичный передний мозг, Prosencephalon, средний пузырь — первичный средний мозг, Mesencephalon, а из третьего пузыря, который каудально переходит непосредственно в закладку спинного мозга, развивается первичный задний мозг, Rhombencephalon. Изменения в развитии нервной трубки сопровождаются образованием нескольких изгибов на границах

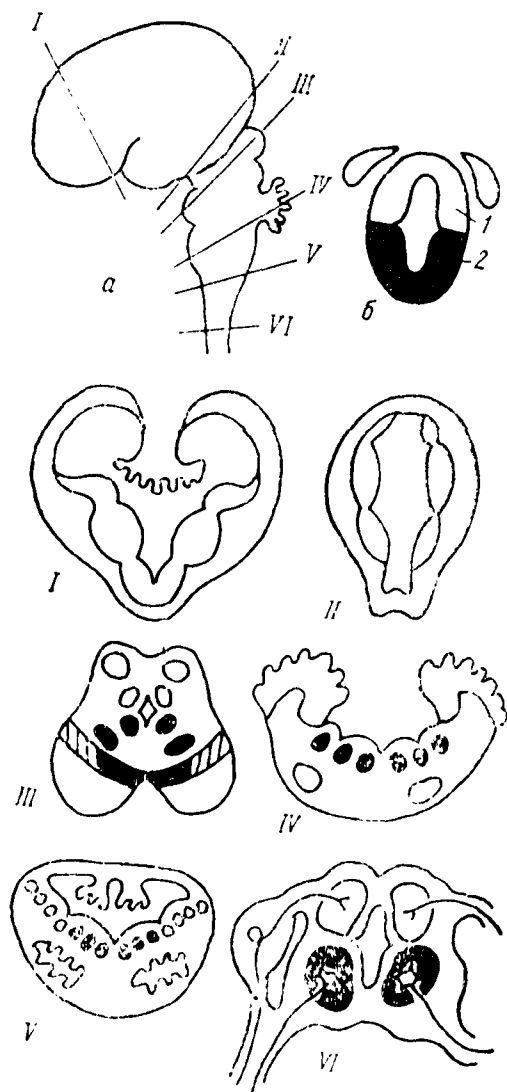


Рис. 15. Развитие основных отделов головного и спинного мозга [Moore, Dregcoll, 1980].

а — схема мозга с уровнями срезов I — VI (I — конечный мозг, II — промежуточный, III — средний, IV — задний, V — продолговатый, VI — спинной), б — схема нервной трубки с обозначенными (здесь и далее) крыловидной (1) и базальной (2) пластинками.

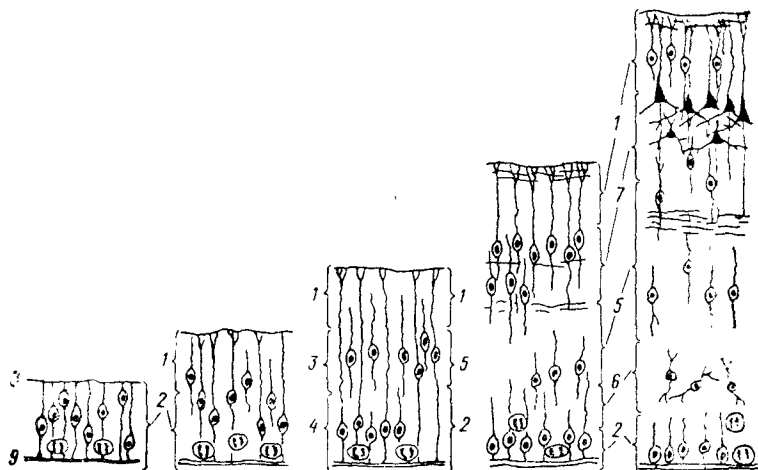


Рис. 16. Образование клеточных слоев в стенке развивающегося мозга (по: Карлсон, 1983).

1—7 — клеточные слои (1 — краевой, 2 — матричный, 3 — плащевой, 4 — энделимный, 5 — промежуточный, 6 — кортикальный, 7 — субвентрикулярный, 8, 9 — наружная (8) и внутренняя (9) пограничная мембрана).

закладки различных отделов головного мозга. В течение первых двух месяцев образуется основной (средне мозговой) изгиб, когда передний и промежуточный мозг загибаются вперед и вниз под прямым углом по отношению к продольной оси нервной трубки. Затем формируются еще два

(шейный и мостовой) изгиба (рис. 17). В тот же период времени первый и третий первичные мозговые пузыри с помощью борозд сужений разделяются, образуя каждый по два вторичных мозговых пузыря. Эта стадия развития головного мозга получила название стадии пяти мозговых пузырей. Самым ростральным отделом нервной трубки становится конечный мозг, Telencephalon, затем —

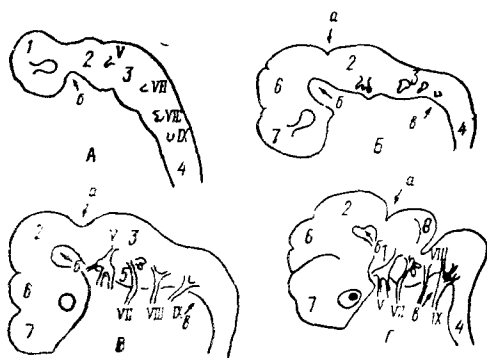


Рис. 17. Развитие мозга человека [Шаде, Форд, 1976].

А—Г — стадии трех (А) и пяти (Б, В, Г) мозговых пузырей; 1—8 — отделы мозга (1 — передний, 2 — средний, 3 — задний, 4 — спинной, 5 — мост, 6 — промежуточный, 7 — конечный, 8 — мозжечок), V—IX — черепномозговые нервы. Стрелками показаны изгибы нервной трубки (а — средне-мозговой, б — шейный, в — мостовой).

промежуточный, *Diencerhalon*. За промежуточным идет средний мозг, *Mesencerhalon*, развивающийся из среднего мозгового пузыря. Первичный задний мозг разделяется на вторичный задний мозг, *Metencerhalon*, состоящий из моста *Pons*, и мозжечка, *Cerebellum*, и продолговатый мозг, *Medulla oblongata*. После формирования мозговых пузырей в структурах нервной системы происходят сложные процессы внутренней дифференцировки и роста различных отделов головного и спинного мозга. В течение 5—10-й недели развития начинается рост и дифференцировка конечного мозга: образуются корковые и подкорковые центры полушарий, происходит первичное слоение коры и выделение коркового слоя в стенке конечного мозга, продолжают процессы активной миграции нейронов и оболочек. Как следствие активной миграции клеток первичного пузыря образуются первичные мозговые оболочки и мозговое вещество надпочечников, формируются ганглии вегетативной нервной системы. Спинной мозг приобретает дефинитивное строение. В последующий период (10—20 недель) образуются все основные отделы головного мозга (к этому моменту заканчивается миграционный период развития нервной системы, и основное значение приобретают процессы внутренней дифференцировки структуры мозга). Полушария головного мозга становятся самой большой частью нервной системы, происходит выделение основных долей, начинается образование извилин и борозд. Из оболочек в ткань мозга врастают кровеносные сосуды. В спинном мозге формируются шейное и поясничное утолщения, связанные с иннервацией верхних и нижних конечностей. Дефинитивный вид приобретает мозжечок. В последние месяцы эмбрионального развития в нервной системе заканчивается формирование внутренней структуры мозга. Начинается активная миелинизация головного мозга (ее завершение происходит после рождения).

## § 2. ОБОЛОЧКИ СПИННОГО И ГОЛОВНОГО МОЗГА. ЖЕЛУДОЧКИ МОЗГА

Нервная система, ее основные отделы — головной и спинной мозг, защищены от внешних воздействий специальными оболочками. Головной мозг заключен в черепную коробку, спинной — в позвоночный канал. Все нервы проходят через отверстия этой костной оболочки. Кроме того, нервная ткань окружена тремя специальными мозговыми оболочками: твердой, *dura mater*, паутинной, *arachnoidea*, и мягкой, *pia mater* (рис. 18). Оболочки мозга начинают развиваться на 5-й неделе эмбрионального развития, но имеют различное происхождение: твердая мозговая оболочка развивается из эмбриональной мезенхимы, т. е. имеет мезодермальное происхождение. Паутинная и



мягкая оболочки происходят из элементов нервного гребня, т. е. имеют нейрогенное, эктодермальное происхождение.

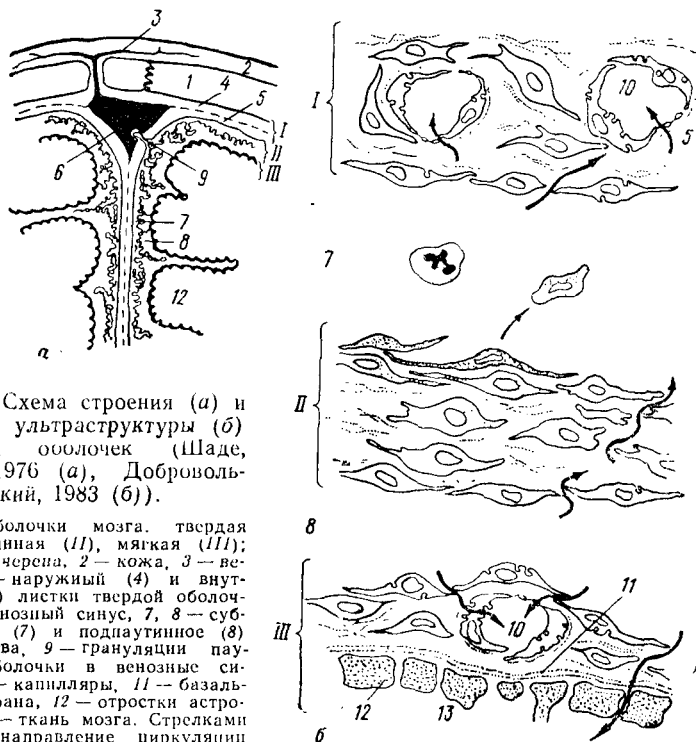


Рис. 18. Схема строения (а) и элементы ультраструктуры (б) мозговых оболочек (Шаде, Форд, 1976 (а), Добровольский, 1983 (б)).

I—III — оболочки мозга, твердая (I), паутинная (II), мягкая (III); I — кость черепа, 2 — кожа, 3 — вена, 4—5 — наружный (4) и внутренний (5) листки твердой оболочки, 6 — венозный синус, 7, 8 — субдуральное (7) и подпаутинное (8) пространства, 9 — грануляции паутинной оболочки в венозные синусы, 10 — капилляры, 11 — базальная мембрана, 12 — отростки астроцитов, 13 — ткань мозга. Стрелками показано направление циркуляции спинномозговой жидкости.

**Твердая мозговая оболочка** образована плотной соединительной тканью и в головном мозге состоит из двух листков: наружного, прирастающего к костям черепа, и внутреннего, который в виде тонких пластин внедряется между полушариями мозга, между полушариями и мозжечком, образуя так называемые «серпы твердой мозговой оболочки». В некоторых местах внутренний и наружный листки прилегают друг к другу неплотно и образуют расширения — синусы, заполненные венозной кровью. По ним происходит ее отток от ткани мозга, костей черепа, кожи головы. В спинном мозге твердая мозговая оболочка отделена от поверхности позвонков узким промежутком — эпидуральным пространством, заполненным жировой тканью. Поверхность внутреннего листка твердой мозговой оболочки, обращенная к мозгу, выстлана одним-двумя рядами эндотелиоподобных клеток. Между этими клетками имеется небольшое количество плотных контактов, которые никогда не образуют сплошного слоя, и вещества свободно диффундируют из спин-

помозговой жидкости в твердую оболочку и ее сосуды. Под оболочкой располагается узкое щелевидное субдуральное пространство, заполненное спинномозговой жидкостью.

**Паутинная оболочка** отделена от мягкой мозговой оболочки узким подпаутинным пространством, так же как и субдуральное пространство заполненным спинномозговой жидкостью (рис. 18). В разных отделах мозга паутинная оболочка имеет разную толщину. В районах так называемых «выделительных каналов» оболочка очень тонкая и между образующими ее клетками имеются большие промежутки, что обеспечивает свободный обмен спинномозговой жидкости между пространствами мозговых оболочек. На вершине мозговых извилин паутинная и мягкая мозговые оболочки срастаются, над бороздами расходятся, формируя подпаутинные цистерны. Следует отметить грануляции паутинной оболочки — особые выросты, внедряющиеся в полость венозных синусов через пластинку твердой мозговой оболочки. Через эти выросты спинномозговая жидкость фильтруется в венозное русло.

**Мягкая мозговая оболочка** по своему строению и происхождению сходна с паутинной оболочкой, поэтому их иногда называют «лентоменингеальной оболочкой мозга». Мягкая оболочка состоит из нескольких слоев уплощенных отростчатых клеток, связанных друг с другом немногочисленными плотными контактами (рис. 18). Ниже располагается базальная мембрана, отделяющая мозговую оболочку от наружной глиальной мембраны мозга, которая образована несколькими слоями отростков астроцитов. В мягкой мозговой оболочке также содержится большое количество коллагеновых фибрилл, фибробластов и кровеносных капилляров. В ряде мест мягкая мозговая оболочка внедряется в полость мозговых желудочков и образует сосудистые сплетения, принимающие активное участие в секреции и обмене спинномозговой жидкости.

**Желудочки головного мозга.** В процессе эмбрионального развития нервной системы полости первичных мозговых пузырей видоизменяются и превращаются в систему мозговых желудочков, которые сохраняют связь с полостью спинномозгового канала — остатком полости нервной трубки.

Первый мозговой пузырь, соответствующий конечному мозгу, выпячивается в дорсолатеральном направлении и образует два мозговых пузыря, которые превращаются в полушария мозга. Полости этих пузырей образуют боковые желудочки, имеющие очень сложную форму. Они подразделяются на общую непарную центральную часть и парные части: передние рога, внедряющиеся в лобные доли полушарий, задние рога, находящиеся в затылочных долях, и нижние рога, которые расположены в височных долях (рис. 19). Полостью промежуточного мозга становится III мозговой желудочек, также имеющих сложную конфигурацию. Остаток полости среднего мозго-

вого пузыря представлен узкой трубкой 1,5—2 см длиной и диаметром 10 мм. Она называется водопроводом мозга, *aqueductus cerebri*, и соединяет полости III и IV желудочков. Производное заднего мозгового пузыря — IV мозговой желудочек, образует полость заднего и продолговатого мозга. На боковых стенках каудальных отделов IV желудочка находятся сквозные отверстия — отверстия Люшка, а на верхней стенке — отверстия Мажанди. Этими отверстиями полости мозга сообщаются с подпаутинным пространством мозговых оболочек. По ним происходит отток спинномозговой жидкости. В каудальных отделах продолговатого мозга полость IV желудочка переходит в полость центрального спинномозгового канала.

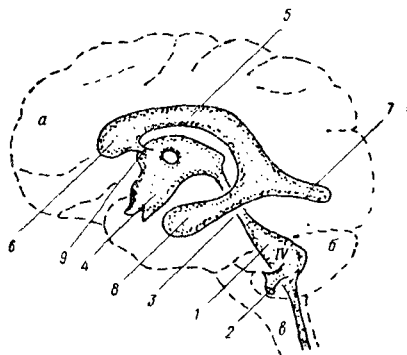


Рис. 19. Желудочки мозга человека.

*a—a* — отделы мозга (полушария конечного мозга (*a*), мозжечок (*b*), продолговатый мозг (*b*); 1 — четвертый желудочек, 2 — отверстия Люшка, 3 — Сильвиев водопровод, 4 — третий желудочек, 5 — боковой желудочек, 6—8 — передний (6), задний (7), нижний (8) рога бокового желудочка, 9 — межжелудочковое отверстие.

данных клеток, несущих на поверхности, обращенной в полость желудочка, одну или несколько ресничек. Полагают, что с помощью ресничек создается ток спинномозговой жидкости по полостям мозговых желудочков. Эпендимные клетки соединены друг с другом немногочисленными плотными контактами, что создает основу для активного обмена веществ между спинномозговой жидкостью и тканью мозга. Однако эпендимная выстилка мозговых желудочков неоднородна. Иногда стенку желудочков образуют либо клетки специализированной эпендимы, либо специализированные нейроны и нейросекреторные клетки. Такие участки разбросаны по всем мозговым желудочкам и объединяются под названием «циркумвентрикулярной системы». К ним, например, относятся участки специализированной эпендимы, покрывающие выросты мягкой мозговой оболочки, которые внедряются в полость мозговых желудочков и образуют сосудистые сплетения. Наиболее крупные из них расположены в полостях боковых желудочков конечного мозга и в IV желудочке. Клетки эпендимы сосудистых сплетений, или «хориоидного эпителия» кубовидной формы и снабжены множеством микроворсинок. Особенность этой эпендимы состоит в наличии большого количества плотных контактов между клетками, что препятствует проникновению веществ в полость желудочка и

наоборот (рис. 20). В сплетениях происходит образование спинномозговой жидкости, функциональное значение которой достаточно велико: она играет роль гидростатического буфера, поддерживает ионный баланс мозговой ткани, служит переносчиком множества биологически активных веществ, выделяемых в полость желудочков (медиаторы, гормоны, нейросекреты), удаляет из нервной ткани продукты метаболизма, попаданию которых в кровь препятствует гематоэнцефалический барьер.

Особое строение имеют участки эпендимной выстилки III мозгового желудочка в районе гипофизарного комплекса. Здесь в просвет желудочка наряду с эпендимными клетками выходят отростки нейросекреторных клеток преоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса. Здесь же встречаются участки специализированной эпендимы, клетки которой обладают секреторной активностью. Они имеют длинные базальные отростки, достигающие кровеносных капилляров мозга и имеющие большое количество секреторных гранул. Подобные эпендимные клетки, названные «эпендимальными таницитами», встречаются также в выстилке IV мозгового желудочка.

Гематоэнцефалический барьер обеспечивает обмен веществ между кровью и мозгом. Он имеет важное значение для нормального функционирования нервной ткани, особенно для сохранения постоянства ее внутренней среды, в частности ионного и осмотического баланса. В состав барьера входит несколько компонентов, важнейший из которых представлен эндотелием кровеносных капилляров мозга (рис. 20). Клетки эндотелия связаны друг с другом множеством плотных контактов и практически не обладают пиноцитозной активностью. С помощью маркеров показано, что эндотелий не пропускает молекулы диаметром больше 1,5 нм. К таким молекулам относится боль-

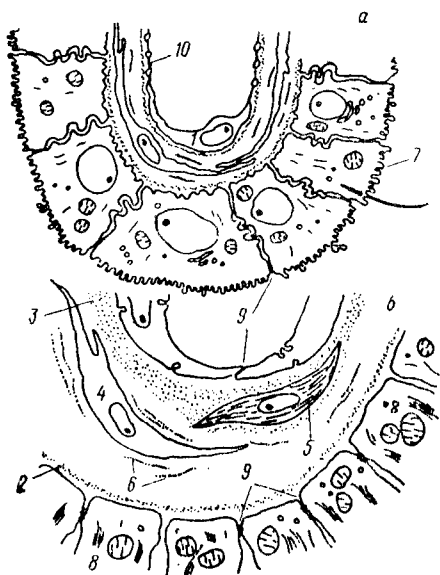


Рис. 20. Организация стенки мозгового капилляра (б) и участка сосудистого сплетения (а) [Бредбери, 1983, Akert, 1977].

1 — эндотелий капилляра, 2, 3 — базальные мембраны сосуда (3) и мозга (2), 4 — фибробласт, 5 — гладкомышечная клетка, 6 — коллагеновые фибриллы, 7 — эпендима, 8 — отростки астроцитов, 9 — плотные контакты, 10 — поры эндотелия.

шинство белков. В ряде случаев незначительный транспорт веществ может проходить посредством трансэндотелиальных пузырьков. В противовес белкам, липиды и жирорастворимые вещества более свободно проникают через мембраны эндотелиальных клеток. Вода и ионы проходят через барьер очень быстро, хотя механизмы этих процессов еще недостаточно ясны. Важно отметить, что при различных состояниях организма (особенно при патологии) может значительно увеличиваться проницаемость барьера. При этом открывается доступ в мозг веществам, нарушающим гомеостаз нервной ткани, что, в свою очередь, приводит к тяжелым поражениям мозга (отеки, аутоиммунные заболевания, нарушения обмена веществ, интоксикации и т. д.).

Помимо собственно эндотелия важное значение в барьерной функции имеет базальная мембрана и коллагеновый матрикс периваскулярного пространства мозговых капилляров

(рис. 20). При нарушении их целостности происходит резкое изменение проницаемости барьера.

Третьим компонентом гематоэнцефалического барьера является глиальная оболочка из отростков фиброзных астроцитов, окружающая мозговые сосуды сплошным слоем. Астроцитарные отростки связаны между собой системой щелевых контактов, которые не могут препятствовать диффузии веществ в межклеточные пространства мозговой ткани. Однако астроциты контролируют состав межклеточной жидкости, а также индуцируют образование и поддерживают сохранность плотных контактов между эндотелиальными клетками капилляров.

В головном мозге есть области, где гематоэнцефалический барьер отсутствует. Это — районы гипофиза и эпифиза, серого

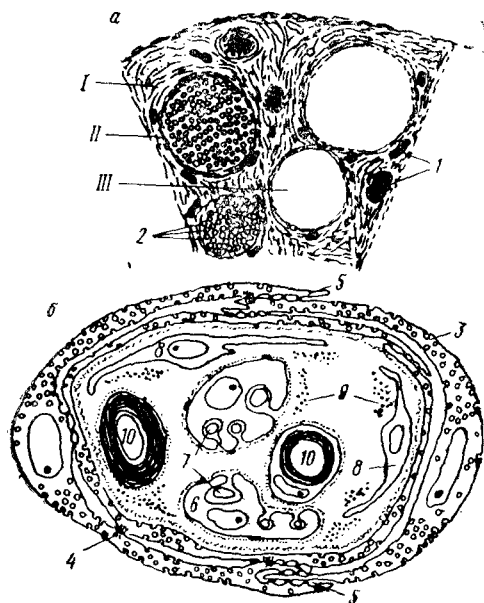


Рис. 21. Строение периферического нервного пучка (а) и ультраструктура участка периферического нерва (б). [Akert, 1976].

*I—III* — оболочки периферического нерва (*I* — эпиневрй, *II* — периневрй, *III* — эндоневрй), *1* — сосуды, *2* — пучки аксонов, *3* — клетки перинеурального эпителия, *4* — десмосомы, *5* — плотные контакты, *6* — шванновские клетки, *7* — немиелинизированные волокна, *8* — фибробласты эндоневрия, *9* — коллаген, *10* — миелинизированные волокна.

бугра и преоптического ядра гипоталамуса, субфорникальный орган III мозгового желудочка и *area postrema* IV желудочка. Здесь эндотелий капилляров относится к особому фенестрированному (продырявленному) типу; между ним и глиальной оболочкой существует обширное периваскулярное пространство. Глиальная оболочка вокруг сосуда не сплошная — непосредственно к базальной мембране подходят отростки нервных или нейросекреторных клеток.

В периферических нервах барьер между кровью и тканевой жидкостью нервных пучков также отличается рядом особенностей (рис. 21): барьерную функцию в основном выполняют клетки периневрия, соединенные друг с другом системой плотных контактов, препятствующих проникновению веществ из сосудов нервного пучка в межклеточное пространство эндоневрия. Проницаемость гематоэнцефалического барьера в разных отделах периферической нервной системы различна. В центральной нервной системе проницаемость барьера в сером веществе в 3—4 раза выше, чем в белом. В онтогенезе барьер формируется в первой трети пренатального развития.

### ГЛАВА III

## СПИННОЙ МОЗГ

### § 1. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СПИННОГО МОЗГА

Спинной мозг, *medulla spinalis*, представляет собой филогенетически древний отдел нервной системы, в организации которого сохраняются черты сегментарного строения. В нем насчитывают 8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых и 1—2 копчиковых сегментов. Длина спинного мозга, расположенного в спинномозговом канале позвоночника, составляет у взрослого человека 43—45 см, вес 30—32 г. Толщина спинного мозга не на всем его протяжении одинакова, имеются два утолщения: шейное, тянется от 2-го шейного до 2-го грудного позвонка, и поясничное, начинающееся на уровне 10-го грудного позвонка. Образование утолщений связано с увеличением количества нервных клеток и волокон в отделах спинного мозга, иннервирующих конечности (рис. 22).

Анатомически спинной мозг во всю длину разделен на две симметричные половины двумя бороздами: спереди — срединной щелью, *fissura mediana ventralis*, сзади — срединной бороздой, *fissura mediana dorsalis*. На боковых поверхностях описывают еще парные слабо выраженные латеральные борозды: переднюю и заднюю, *sulcus ventrolateralis et dorsolateralis*, соответствующие местам выхода корешков спинномозговых нервов (рис. 23). На уровне каждого сегмента от спинного мозга с обеих сторон выходят задние (дорсальные) корешки, *radix dorsalis*, и передние

(вентральные) корешки, *radix ventralis*, спинномозговых нервов.

Вблизи спинного мозга в области межпозвоночного отверстия передние и задние корешки соединяются в единый спинномозговой нерв, *nervus spinalis*. Каждый задний корешок у места соединения его с передним имеет утолщение, спинномозговой

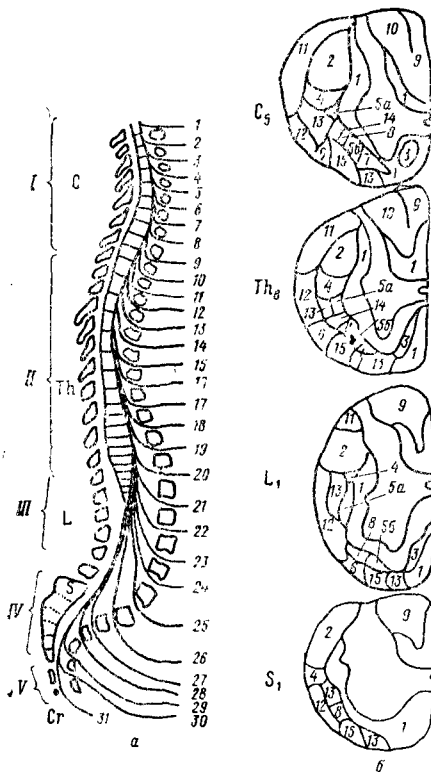


Рис. 22. Схема общей организации (а) и топография проводящих путей (б) спинного мозга [Schober, 1977].

а: С — шейный (I), Т — грудной (II), L — поясничный (III), — S — крестцовый (IV) и Cr — копчиковый (V) отделы спинного мозга и позвоночника; 1—31 — спинномозговые нервы.

б: 1 — проприоспинальные (собственные) пучки спинного мозга, 2 — 8 — нисходящие тракты (2 — латеральный и 3 — передний, кортикоспинальный тракты, 4 — рубро-спинальный, 5а — латеральный и 5б — вентральный вестibuло-спинальные тракты, 6 — оливо-спинальный, 7 — текто-спинальный, 8 — ретнуло-спинальный), 9—15 — восходящие тракты (9 — тонкий, 10 — клиновидный, 11 — дорсальный и 12 — вентральный спинно-мозжечковые тракты, 13 — спинно-таламические, 14 — спинно-тектальные, 15 — спинно-оливарный тракты.

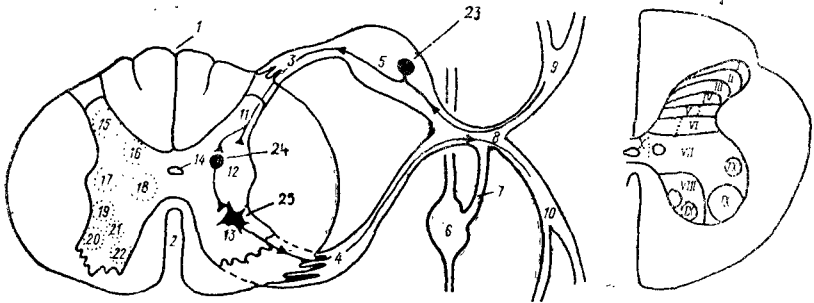


Рис. 23. Организация серого и белого вещества спинного мозга.

1 — задняя срединная борозда, 2 — передняя срединная щель, 3, 4 — дорсальный (3) и вентральный (4) корешки, 5 — спинальный ганглий, 6 — симпатический ганглий, 7—10 — соединительная (7), задняя (9) и передняя (10) ветви спинального нерва (8), 11—13 — дорсальные (11), боковые (12) и вентральные (13) рога, 14 — центральный канал, 15—18 — собственные (15), дорсальные (16), латеральные промежуточные (17), медиальные промежуточные (18) ядра серого вещества, 19—22 — дорсолатеральные (19), вентролатеральные (20), центральные (21), вентромедиальные (22) моторные ядра, 23—25 — чувствительный (23), вставочный (24), моторный (25) нейроны рефлекторной дуги; I—X — пластины серого вещества.

узел, ganglion spinale, содержащий тела чувствительных (афферентных) нейронов, аксоны которых в составе задних корешков вступают в спинной мозг. Передние корешки содержат основные аксоны моторных (эфферентных) нейронов, иннервирующую скелетную мускулатуру, и аксоны вставочных, преганглионарных нейронов спинальных центров симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы (рис. 23). Таким образом, каждому сегменту спинного мозга соответствует пара нервов. В связи с особенностями развития спинной мозг взрослого человека оканчивается на уровне 1—2-го поясничного позвонка и, таким образом, намного короче позвоночника (рис. 24). Спинномозговые нервы грудных и особенно пояснично-крестцовых сегментов проходят некоторое расстояние внутри позвоночного канала, образуя пучок нервов — конский хвост, cauda equina, и выходят из межпозвоночных отверстий на уровне соответствующих позвонков (рис. 22).

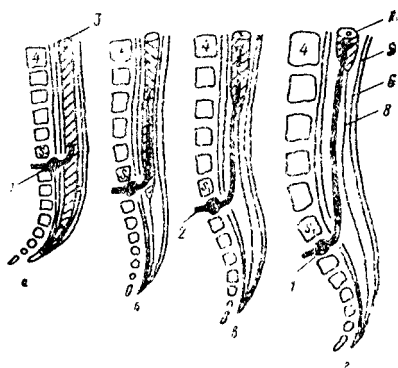


Рис. 24. Неравномерный характер роста позвоночника, спинного мозга и спинномозговых нервов у человека на разных стадиях развития [Moore, Driscoll, 1980].

*a, б* — у 8-недельного (*a*) и 24-недельного (*б*) зародышей, *в, г* — у новорожденного (*в*) и взрослого (*г*) человека:  
 1 — спинальный ганглий, 2 спинномозговой нерв, 3 — спинной мозг, 4 — позвонки, 5-7 — твердая (5), паутинная (6), мягкая (7) оболочки, 8 — концевая нить. S<sub>1</sub> — крестцовый позвонок.

Как уже отмечалось, по задним корешкам в спинной мозг вступают афферентные волокна, несущие информацию от экстеро- и интерорецепторов. Выделяют несколько групп афферентных волокон, отличающихся друг от друга диаметром и происхождением (табл. 2). Они проникают в спинной

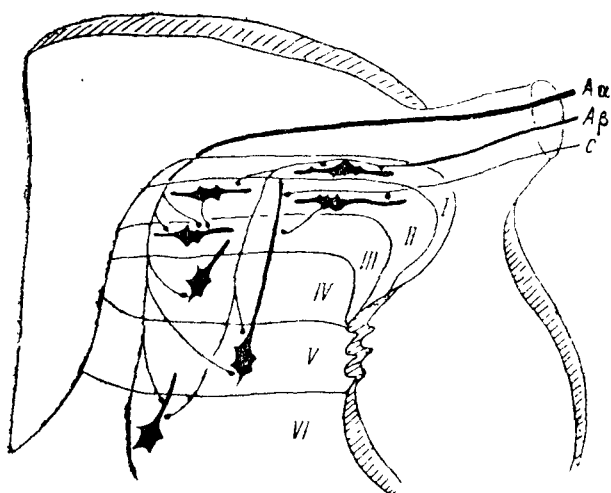
Таблица 2. Классификация афферентных волокон спинного мозга

Тип волокна:		Диаметр, мкм	Характеристика волокна:	
по Гассеру	по Ллойду		миелинизация	функция
A $\alpha$	Ia, Ib	12—20	Да	Первичные рецепторы мышц и сухожилий
A $\beta$	II	6—12	„	Вторичные рецепторы мышц и рецепторы кожи
A $\delta$	III	6—4	„	Рецепторы кожи и внутренних органов
C	IV	1,5—4	Нет	Рецепторы сосудов, кожи и мышц.

мозг, оканчиваются на ассоциативных и эфферентных нейронах, входят в состав проводящих путей спинного мозга. Проекция различных групп пер-



вичных афферентных волокон в спинной мозг достаточно сложны и пространственно разграничены, отличаясь высокой специфичностью (рис. 25). На уровне каждого сегмента спинного мозга по афферентам различного типа



в ЦНС поступает информация от строго определенных участков тела. Такой характер организации проекций получил название соматотопического принципа. Даже в пределах одного сегмента и его зоны иннервации величина рецептивных полей более дистальных участков тела намного меньше, чем

Рис. 25. Схема распределения первичных афферентных волокон в спинном мозге обезьяны [Ralston, Ralsfon, 1983].

$A_{\alpha}$ ,  $A_{\beta}$ ,  $C$  — типы афферентных волокон, I—VI пластины серого вещества. Объяснения в тексте.

проксимальных. Тем самым обеспечивается высокая точность различения сигналов от удаленных и наиболее важных в функциональном отношении участков конечностей.

**Серое вещество** спинного мозга состоит из тел нейронов и их отростков, располагается в центре спинного мозга и имеет характерную форму «бабочки» (см. рис. 23). По старой классификации серое вещество разделяется на задние, боковые и передние рога (столбы), в каждом из которых выделяют несколько скоплений нервных клеток. В 1952—1954 г. Б. Рексед предложил новую универсальную классификацию серого вещества. Он разделил спинной мозг на десять (I—X) *пластин*, идущих в ростро-каудальном направлении и различающихся по структуре и функциональной значимости составляющих их элементов.

I пластина представлена узкой полоской мелких и средних нейронов с характерными тангентально ориентированными дендритами. На интернейронах I пластины оканчиваются терминали афферентов группы  $A_{\beta}$ ,  $C$ . Аксоны интернейронов входят в состав восходящих трактов спинного мозга, а также посылают коллатерали в более глубокие слои серого вещества, оканчиваясь на нейронах II—III пластин.

II—III пластины построены из нейронов среднего размера с дендритными ветвлениями различной ориентации. Дендриты могут проникать как в пластину I, так и достигать глубоких слоев серого вещества. Здесь оканчивается большое число афферентов различного типа. Аксоны образуют множество местных, сегментарных связей и входят в состав восходящих и нисходящих трактов спинного мозга. Таким образом, назначение нейронов II—III пластин состоит в конвергенции поступающей сюда различной информации и передаче ее в соответствующие отделы спинного и головного мозга.

IV пластина состоит из нейронов преимущественно одного типа. Это крупные и средние по размеру клетки с асимметричным дендритным деревом. Ветви вертикально ориентированных пучков дендритов пронизывают своими ветвлениями I—III пластины. На них оканчиваются афферентные волокна групп  $A_\alpha$  и  $A_\delta$ . Аксоны клеток IV пластины образуют часть спинно-таламических трактов.

V—VI пластины рассматриваются исследователями как источники основной массы propriоспинальных (сегментарных) связей и некоторых восходящих трактов. В медиальной части V пластины расположены крупные нейроны Кларка, аксоны которых образуют восходящие спинно-мозжечковые тракты. На телах и отростках интернейронов V—VI пластины оканчиваются многочисленные терминалы первичных афферентов групп  $A_\alpha$ ,  $A_\beta$ ,  $A_\delta$ , аксоны других интернейронов спинного мозга и окончания нисходящих трактов.

VII—VIII пластины занимают промежуточное положение между задними и передними рогами серого вещества спинного мозга. Полагают, что здесь нет прямых окончаний первичных афферентов, но широко представлены терминальные ветвления propriоспинальных и супраспинальных трактов. Аксоны интернейронов VII—VIII пластины оканчиваются на мотонейронах передних рогов, а также образуют восходящие и нисходящие тракты различного типа. Особо следует отметить, что латеральные отделы VII пластины на уровне грудных крестцовых сегментов спинного мозга представлены скоплениями ассоциативных преганглионарных нейронов спинальных центров симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы, образующих боковые рога серого вещества спинного мозга.

IX пластина представляет особый интерес, поскольку здесь сосредоточены группы спинальных мотонейронов, управляющих деятельностью скелетной мускулатуры. В спинном мозге выделяют четыре группы ядер мотонейронов: вентромедиальную, вентролатеральную, центральную и дорсолатеральную (см. рис. 23). Группа мотонейронов, связанная с иннервацией определенной мышцы, получила наименование «мотонейронный пул». Он представлен колонной клеток, расположенной в определенном районе мотонейронного ядра и распространяющейся в rostroкаудальном направлении часто на несколько сегментов.

На примере организации моторных ядер особенно четко проявляется соматотопический принцип организации спинного мозга. Показано, что клетки мотонейронных пулов, расположенные в определенных сегментах спинного мозга, иннервируют строго определенные группы мышц. В пределах сегмента мотонейроны, управляющие деятельностью дистальных мышечных групп, располагаются в моторном ядре отдельно от нейронов, иннервирующих проксимальные группы мышц. При этом мотонейроны мышц-сгибателей также располагаются отдельно от мотонейронов мышц-разгибателей.

На тела и отростки мотонейронов конвергируют окончания множества аксонов различного происхождения. Подсчитано, что только на теле оди-

ночного мотонейрона оканчивается от 20 до 50 тысяч синапсов. В первую очередь это касается прямых контактов мотонейронов с первичными афферентами различного типа. Кроме того, на мотонейронах оканчиваются аксоны большой группы специальных ассоциативных клеток — интернейронов. Первая группа (Ia — интернейроны) связана с мышечными афферентами Ia типа. Они активируют мотонейроны своей мышцы и через коллатерали тормозят деятельность мотонейронов мышцы-антагониста, причем Ia-интернейроны мышц-антагонистов оказывают друг на друга тормозное влияние, образуя взаимные аксо-аксональные пресинаптические окончания. Интернейроны, связанные с сухожильными афферентами, объединены в группу Ib. Они тормозят собственные мотонейроны и возбуждают мотонейроны мышц-антагонистов. Интернейроны афферентов II группы возбуждают мотонейроны мышцы-сгибателя и тормозят мотонейроны мышцы-разгибателя. Афференты групп III и IV, а также часть афферентов группы II связаны с мотонейронами через особую группу сегментарных интернейронов — FRA типа «flexor reflex afferent» (см. табл. 2). В конечном итоге они оказывают возбуждающее действие на мотонейроны мышц-сгибателей. Все группы интернейронов могут образовывать в пределах сегмента спинного мозга как прямые так и перекрещенные связи.

Особое место среди сегментарных интернейронов спинного мозга занимают клетки Реншоу. Эти мелкие нейроны располагаются преимущественно в вентральных участках VII пластины и в дорсальных отделах IX пластины. На телах клеток Реншоу обнаружены контакты с коллатеральными аксонами мотонейронов. Аксоны клеток Реншоу, в свою очередь, образуют тормозные аксо-соматические синапсы с мотонейронами и интернейронами группы Ia. Эти тормозные синапсы характеризуются присутствием в пресинаптической части уплощенных электрошо-светлых синаптических пузырьков, содержащих в качестве медиатора ацетилхолин или ГАМК.

## § 2. ПРОВОДЯЩИЕ ПУТИ СПИННОГО МОЗГА

**Белое вещество** спинного мозга состоит из отростков нервных клеток (как миелинизированных, так и немиелинизированных). Выходящие из спинного мозга передние и задние корешки разделяют белое вещество на дорсальные, латеральные и вентральные канатки (см. рис. 23). В их составе выделяют две группы проводящих путей: проприоспинальные и супраспинальные.

*Проприоспинальные* пути образованы аксонами спинальных интернейронов и разделяются на короткие, соединяющие несколько ближайших сегментов, и длинные, связывающие разные отделы спинного мозга. Аксоны проприоспинальных нейронов выходят в белое вещество спинного мозга и разделяются на две ветви — восходящую и нисходящую. В одних случаях длиннее восходящая ветвь, в других — нисходящая. Основная масса проприоспинальных путей проходит на границе белого и серого вещества спинного мозга в составе боковых и вентральных канатиков, а в дорсальных канатиках проходит лишь незначительная часть этих трактов.

Проприоспинальные нейроны были обнаружены в I, IV, V—VII пластинках. Особенно много их располагается в латеральных участках V—VII пластинок, которые рядом авторов рассматриваются как источники большинства проприоспинальных путей.

Проприоспинальные нейроны и их тракты образуют в спинном мозге дифференцированную систему. Группы нейронов, посылающие свои аксоны в разные участки белого вещества, занимают в спинном мозге определенное положение и их проекции на клетки соответствующих сегментов также строго упорядочены (рис. 26). Терминальные ветвления propriоспинальных нейронов могут быть представлены либо плотными кустообразными разветвлениями, контактирующими с ограниченным числом нейронов, либо длинными терминалями с редко расположенными боковыми веточками, что предполагает наличие связи с большим числом нейронов.

Функциональное значение propriоспинальных трактов состоит в передаче синаптических влияний от супраспинальных (нисходящих и восходящих) систем волокон на нейроны сегментарного уровня и, в первую очередь, на мотонейроны и интернейроны, связанные с первичными афферентами. Такого рода переключение обеспечивает быструю, дисинаптическую, передачу возбуждения на большое число мотонейронов и интернейронов различных сегментов спинного мозга, связанных с выполнением данного движения. У приматов и человека есть прямые (моносинаптические) связи супраспинальных трактов с мото- и интернейронами, но propriоспинальные пути продолжают играть важную роль в координации двигательных реакций.

*Супраспинальные* проводящие пути выходят за пределы спинного мозга и обеспечивают его связь со структурами головного мозга. Разделяются они на восходящие спинно-церебральные и нисходящие церебро-спинальные тракты.

Спинно-церебральные тракты обеспечивают передачу в головной мозг чувствительной информации от различных рецепторов тела и внутренних органов. Сенсорных трактов много, но все они обладают некоторыми общими чертами морфофункциональной организации. По виду передаваемой информации волокна трактов разделяются на: передающие «индивидуальную» информацию от узких локальных участков организма и пере-

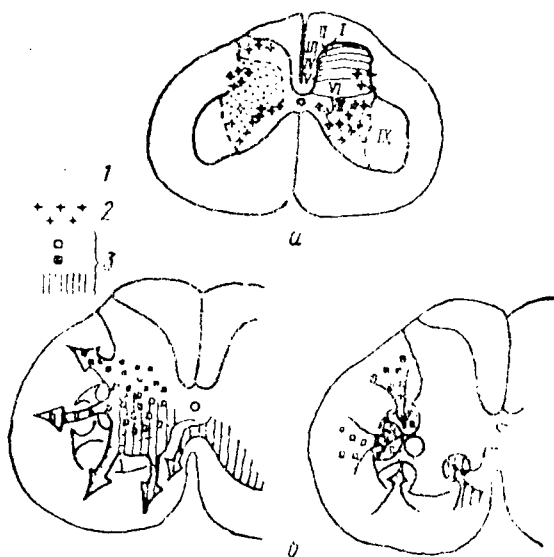


Рис. 26. Локализация нейронов, образующих propriоспинальные пути (а) и проекции их аксонов на разные группы мотонейронов спинного мозга (б) [Василенко, Костюк, 1983].

1 - 2 — нейроны, образующие короткие propriоспинальные тракты (1) и длинные нисходящие (2), 3 — локализация нейронов и их проекция на мотонейроны I - IX пластин.

дающие «общую» информацию с больших рецепторных поверхностей. Большинство же сенсорных трактов являются смешанными, имея в своем составе волокна обоих типов. В организации спинно-церебральных трактов, как и в других системах спинного мозга, соблюдается соматотопический принцип организации. Известно около 20 сенсорных трактов, остановимся лишь на важнейших из них (см. рис. 22).

*Спинно-бульбарные* тракты занимают большую часть дорсальных канатиков белого вещества и разделяются на два крупных пучка: медиальный, тонкий пучок (Голля), *fasciculus gracilis*, и латеральный клиновидный пучок (Бурдаха), *fasciculus cuneatus*. Клиновидный пучок связан с верхними 19 сегментами спинного мозга, тонкий — с нижними сегментами. Основная масса волокон представлена аксонами клеток спинномозговых ганглиев. Кроме них в состав трактов входят аксоны интернейронов IV—VI пластины серого вещества, образуя так называемые «вторичные пучки дорсальных столбов». Оба вида волокон пучков Голля и Бурдаха идут по своей стороне спинного мозга (ипсилатерально) и достигают одноименных ядер продолговатого мозга. Помимо названных в составе дорсальных столбов проходит множество коротких (на 1—2 сегмента) и средних (на 4—12 сегментов) пучков волокон первичных афферентов разного вида, не достигающих головного мозга и заканчивающихся на интернейронах V—VI пластин вышележащих сегментов. Спинно-бульбарные пути соматотопически организованы: волокна, передающие импульсацию от нижних конечностей проходят в средней части тонкого пучка, от верхних — в средней части клиновидного пучка. Волокна, связанные с тактильной чувствительностью, занимают в соответствующих пучках поверхностное положение, волокна от рецепторов мышц — среднюю часть.

*Спинно-таламические тракты*, *tractus spinothalamicus ventralis et lateralis*, образованы аксонами нейронов I—II и IV—VI пластин и проходят в вентролатеральных канатиках белого вещества, разделяясь на два основных тракта: вентральный и латеральный. Волокна каждого из них проходят как ипси-, так и контралатерально. В составе латерального тракта проходят аксоны нейронов, получающих информацию с локальных, точечных участков тела, в медиальном тракте — от больших рецептивных поверхностей. Функционально они связаны с афферентами болевой и температурной чувствительности (С-тип афферентов). Волокна спинно-таламических трактов заканчиваются на нейронах таламических ядер промежуточного мозга.

*Спинно-мозжечковые* тракты проходят в составе боковых и вентральных канатиков белого вещества и разделяются на: дорсальный (задний) пучок (Флексига), *tr. spinocerebellaris dorsalis*, и вентральный (передний) пучок (Говерса), *tr. spinocerebellaris ventralis* (см. рис. 22). Дорсальный пучок образо-

ван аксонами крупных интернейронов V—VI пластин — нейронов Кларка. В состав тракта входят волокна, несущие информацию от рецепторов мышц и сухожилий, болевых и тактильных рецепторов кожи. Уже на уровне нейронов Кларка наблюдается четкая специализация: одни из них связаны с мышечными, другие — с сухожильными рецепторами определенной мышцы. Основная масса волокон дорсального тракта оканчивается в строго ограниченных областях коры мозжечка (ростральная часть передней доли, каудальная часть парамедиальной доли). Вентральный пучок связан с сухожильными афферентами. На нейроны вентрального пучка, расположенные в IV—VI пластинках, осуществляется широкая конвергенция афферентных влияний со многих мышц и таким образом тракт проводит «общую» информацию от целой группы мышц. Нейроны активируются от рецепторов всех мышц, принимающих участие в данном движении, благодаря чему мозжечок получает информацию о положении во всей конечности или части тела.

*Спинно-ретикулярные* тракты, tr. spinoreticularis, объединяют в своем составе несколько пучков волокон, идущих в ретикулярную формацию ствола мозга. Это спинно-ретикуло-мозжечковый, спинно-ретикуло-мезэнцефалический, спинно-ретикуло-бульбарный тракты, проходящие в составе вентральных канатиков. Оканчиваются волокна этих трактов на крупных мультиполярных нейронах ядер ретикулярной формации. Соматотопическая организация их выражена слабо.

*Спинно-тектальный* покрывающий тракт, tr. spinotectalis, идет в передних канатиках. Он берет начало от крупных интернейронов II—IV пластин, на которых оканчиваются афференты различного рода. Заканчивается тракт на нейронах тектальной области среднего мозга. У человека спинно-тектальный тракт развит по сравнению с животными незначительно.

*Церебро-спинальные* (нисходящие) тракты связывают головной мозг со спинным и осуществляют контроль со стороны высших отделов ЦНС над работой сегментарного аппарата спинного мозга. Нисходящие тракты по локализации их источника разделены на *кортико-спинальный* пирамидный тракт, начинающийся в коре полушарий большого мозга, и *экстрапирамидные* тракты, начинающиеся в различных отделах головного мозга.

*Пирамидный тракт*, tr. corticospinalis, образован длинными (до 1 м) аксонами пирамидных нейронов коры большого мозга. У человека в составе тракта насчитывается около миллиона (750 000—1 300 000) волокон, 95% их миелинизировано и имеют высокую скорость проведения импульса (до 120 м/с). В нижней части продолговатого мозга примерно 80% волокон переходит на противоположную сторону и формирует два тракта. Большая часть волокон проходит в составе латерального

и *tr. corticospinalis lateralis*, меньшая — в составе вентрального пучка, *tr. corticospinalis ventralis* (см. рис. 22). Приматы и человек имеют наиболее развитый и дифференцированный пирамидный тракт. У человека описаны многочисленные прямые (моносинаптические) связи пирамидных волокон с мотонейронами, что позволяет сознательно контролировать выполнение тонких дифференцированных движений дистальных отделов конечностей — кисти и пальцев. Однако сохраняются свойственные всем млекопитающим проекции пирамидного тракта на нейроны других участков серого вещества вплоть до задних рогов (пластины III—IV). Посредством этих ди- и полисинаптических связей регулируется деятельность мышц, связанных с выполнением общих, позных движений туловища и конечностей.

*Экстрапирамидные тракты* весьма многочисленны, но наиболее важны следующие:

*Рубро-спинальный тракт*, *tr. rubrospinalis*, начинается от красного ядра, *nucl. ruber*, среднего мозга. В нем отмечается четкая соматотопическая организация проекций: аксоны нейронов вентральных частей ядра иннервируют пояснично-крестцовые сегменты спинного мозга, медио-дорсальных частей — шейные сегменты, центральной — грудные. Окончания рубро-спинальных волокон приурочены к V—VII пластинкам. Прямых связей с мотонейронами не отмечено. Данные об организации тракта получены в основном на экспериментальных животных. У человека рубро-спинальный тракт развит слабо.

*Вестибуло-спинальные тракты*, *tr. vestibulospinalis*, активируют моторные системы спинного мозга, связанные с равновесием тела и направлением движения. Тракты представлены аксонами крупных нейронов вестибулярных ядер продолговатого мозга и моста, на которых оканчиваются волокна различного происхождения — от коллатералей пирамидного тракта до прямых входов от органа равновесия. Разделены на латеральный тракт, проходящий в боковых канатиках белого вещества в шейные отделы спинного мозга, и вентральный тракт, идущий до поясничных сегментов. Терминальные ветвления вестибуло-спинальных волокон обнаружены в области VII—IX пластин, где они образуют прямые связи с  $\alpha$ - и  $\gamma$ -мотонейронами и их интернейронами, возбуждая мотонейроны мышц-сгибателей и осуществляя реципрокное торможение мотонейронов мышц-разгибателей.

*Ретикуло-спинальные тракты*, *tr. reticulospinalis*, представлены аксонами нейронов ретикулярной формации моста и продолговатого мозга. Часть из них проходит ипсилатерально в вентромедиальных канатиках белого вещества, формируя медиальный тракт, другие идут в вентролатеральных канатиках, образуя латеральный тракт. Последний отличается высоким уровнем соматотопической организации. Зона окончания рети-

кулярных трактов обширна и захватывает целиком область моторных ядер IX пластины и район основания заднего рога (VI—VIII пластины).

**Текто-спинальный тракт**, *tr. tectospinalis*, берет начало в глубоких слоях передних бугров среднего мозга и проходит по контралатеральной стороне спинного мозга в составе вентральных канатиков. Оканчивается на интернейронах VII—VIII пластин, причем, как полагают, именно на тех, на которые проецируются первичные афференты. Функционально текто-спинальные пути связаны с координацией движений головы и туловища в ответ на зрительные и звуковые сигналы.

## ГЛАВА IV

### ПРОДОЛГОВАТЫЙ МОЗГ

Продолговатый мозг, *Medulla oblongata* (*Bulbus cerebri*— каудальный отдел головного мозга, имеет форму усеченного конуса длиной около 30 мм и шириной в основании — 10, а у вершины — 24 мм (рис. 27). Он расположен между задним

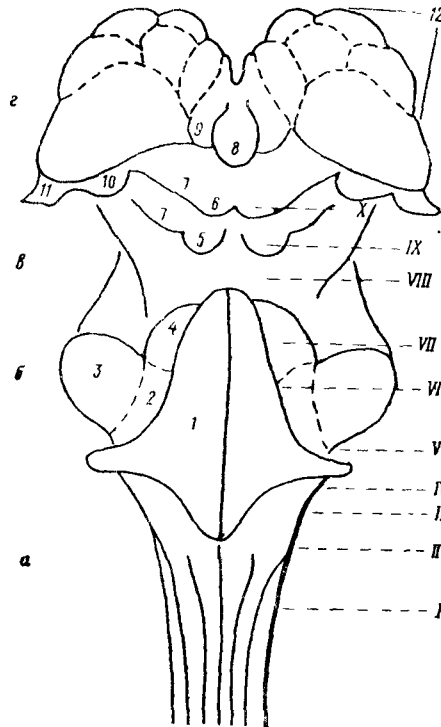


Рис. 27. Ствол головного мозга (по: Nieuwenhuys e. a., 1978).

*а* — продолговатый мозг, *б* — мост, *в* — средний мозг, *г* — промежуточный; 1 — ромбовидная ямка, 2—4 — ножки мозжечка (2 — нижние, 3 — средние, 4 — верхние); 5, 6 — задние (5) и передние (6) холмы; 7 — ручки холмов, 8 — эпифиз, 9 — ядра поводков, 10, 11 — медиальное (10) и латеральное (11) коленачатые тела, 12 — таламус; I—X — уровни срезов, представленных на последующих рисунках.



мозгом и спинным и сохраняет, особенно в каудальных отделах внешнее сходство с последним.

Границей между спинным и продолговатым мозгом условно считается место выхода 1-й пары спинномозговых нервов. Ро-стральной границей на вентральной поверхности служит горизонтальная борозда, отделяющая продолговатый мозг от моста, а на дорсальной — мозговые полоски, *stria medullares*, которые разделяют дно IV желудочка на верхнюю и нижнюю части. У продолговатого мозга различают вентральную, дорсальную и латеральную поверхности (рис. 28).

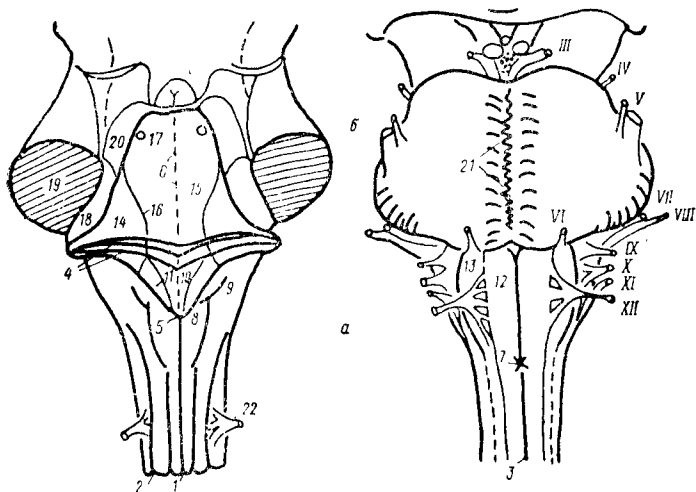


Рис. 28. Общий вид продолговатого мозга (а) и моста (б) [Bossy, 1978].

Слева — дорсальная поверхность (мозжечок удален), справа — вентральная; 1 — задняя срединная борозда, 2 — задняя латеральная борозда, 3 — передняя срединная щель, 4 — мозговые полоски, 5 — задвижка, 6 — срединная борозда IV желудочка, 7 — перекрест пирамид, 8, 9 — бугорки нежного (8) и клиновидного (9) ядер, 10, 11 — треугольные X (10) и XII (11) нервы, 12 — пирамиды, 13 — оливы, 14 — вестибулярное поле, 15 — лицевой бугорок, 16 — пограничная борозда, 17 — голубое пятно, 18—20 — ножки мозжечка (18 — нижние, 19 — средние, 20 — верхние), 21 — базиллярная борозда, 22 — 1-я пара спинномозговых нервов. Римскими цифрами обозначены черепномозговые нервы.

По средней линии вентральной поверхности проходит передняя срединная щель, *fissura mediana anterior*, которая является продолжением одноименной борозды спинного мозга. К ней примыкают крупные валикообразные выступы — пирамиды, *pyramides*, образующие в каудальном отделе перекрест, *decussatio pyramidum*, а в ростральном — достигающие моста. Сбоку от пирамид располагаются выпуклые овальные образования — оливы, *olivae*. Из передней латеральной борозды, *sulcus ventrolateralis*, разделяющей их, выходят корешки подъязычного (XII) черепномозгового нерва.

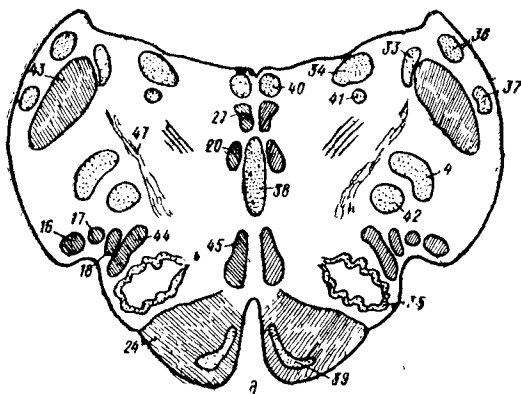
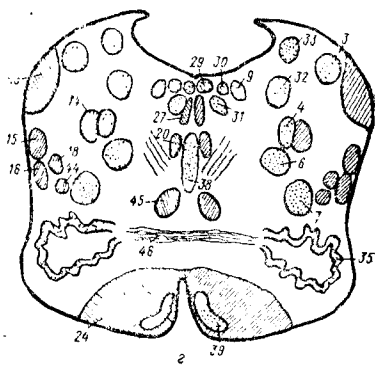
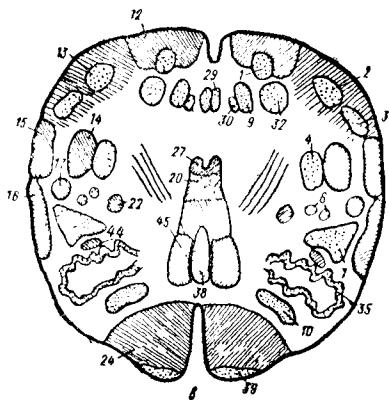
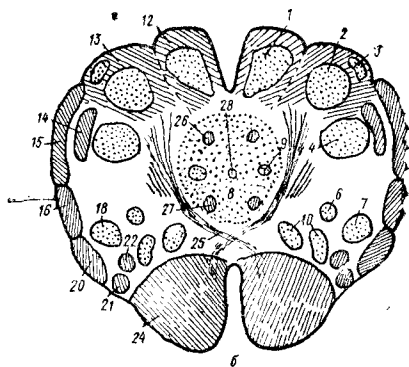
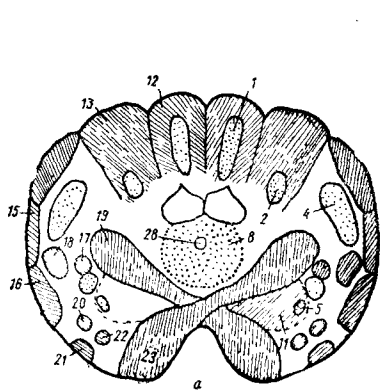
Дорсальная поверхность продолговатого мозга в своей нижней трети делится задней срединной бороздой, *s. medianus posterior*, на две симметричные части и содержит продолжение идущих в задних канатиках спинного мозга нежного и клиновидного пучков, которые заканчиваются у нижнего угла ромбовидной ямки двумя выступами — бугорками нежного и клиновидного ядер, *tubercula gracilis et cuneatus*. Из задней латеральной борозды, *s. dorsolateralis*, расположенной сбоку от клиновидного бугорка, выходят корешки языкоглоточного (*IX*), блуждающего (*X*) и добавочного (*XI*) нервов.

Ростральный отдел дорсальной поверхности представлен дном нижней половины ромбовидной ямки, имеющей форму треугольника с вершиной, обращенной вниз к отверстию центрального канала и прикрытой продолжением ленты *IV* желудочка, *taenia ventriculi quarti* — задвижкой, *obex* (см. рис. 28). По дну ромбовидной ямки проходит срединная борозда, *s. medianus*, по бокам которой располагаются возвышения — треугольники *XII* и *X* черепномозговых нервов, *trigona nervi vagi et hypoglossy*, ограниченные латерально *s. limitans*. В боковых отделах ямки на границе с мостом находится вестибулярное поле, *area vestibularis*, в глубине которого залегают слуховые и вестибулярные ядра. Рельеф ромбовидной ямки определяется и другими ядрами, расположенными в ее основании.

Боковые стенки *IV* желудочка со стороны продолговатого мозга образованы веревчатыми телами, *corpora restiformes*, которые, начинаясь в области клиновидного бугорка, уходят вперед и латерально, и в боковых отделах ямки изменяют направление на дорсальное, формируя нижние ножки мозжечка.

Латеральная поверхность продолговатого мозга содержит продолжение боковых канатиков спинного мозга и в ростральном отделе заканчивается тройничным бугорком, *tuberculum trigeminale*.

**Ядра продолговатого мозга.** Рассматривая взаимное расположение медуллярных ядер, следует иметь в виду, что по мере продвижения в ростральном направлении характер распределения серого и белого вещества постепенно изменяется и в передних отделах значительно модифицируется. Так, если в каудальном отделе продолговатого мозга еще обнаруживается продолжение передних и задних рогов спинного мозга, то выше единое скопление нейронов разделяется проводящими путями на отдельные ядра. В области дна *IV* желудочка взаимное расположение ядер изменяется за счет раскрытия дорсальных отделов по средней линии, в результате чего производные крыловидной пластинки — чувствительные ядра черепномозговых нервов (гомологи ядер задних рогов спинного мозга) — располагаются латерально, а медиально залегают производные базальной пластинки, которая также вовлекается в процесс формирования дна *IV* желудочка (см. рис. 15).



Рассмотрим вначале характеристику чувствительных ядер продолговатого мозга, сосредоточенных в его дорсолатеральных отделах.

В каудальной трети продолговатого мозга появляются нежное (тонкое) и клиновидное ядра, nucl. gracilis et cuneatus, покрытые вначале волокнами спинно-бульбарных трактов, а по мере продвижения в ростральном направлении выступающие на поверхность в виде одноименных бугорков (рис. 29). Эти протяженные, около 12 мм, образования по гистологическому строению близки к задним столбам спинного мозга. Латерально от передних отделов клиновидного ядра располагается его добавочное ядро, nucl. cuneatus accessorius, состоящее из крупных мультиполярных клеток. Аfferентами всех названных ядер служат волокна спинно-бульбарных трактов, являющиеся аксонами нейронов спинальных ганглиев и проводящие импульсацию от проприорецепторов верхних (клиновидный пучок) и нижних (нежный пучок) отделов тела и конечностей. Основные эfferенты ядер адресованы промежуточному мозгу и формируют бульбо-таламический тракт, волокна которого направляются вентрально и в области нижней оливы переходят на противоположную сторону. Эfferенты добавочного клиновидного ядра образуют бульбо-мозжечковый тракт, tr. bulbocerebellaris, идущий в ипсилатеральных веревчатых телах. Таким образом, нежное и клиновидное ядра, являясь гомологами задних столбов спинного мозга, обеспечивают проведение проприоцептивной импульсации в таламус и, отчасти, в мозжечок.

На всем протяжении дорсолатерального отдела продолговатого мозга располагается ядро спинномозгового пути тройничного нерва, nucl. spinalis n. trigemini, или нижнее ядро V нерва, которое выступает на боковой поверхности продолговатого мозга в виде тройничного бугорка (рис. 30). В спинном мозге ядро переходит в I пластинку Рекседа, а в области моста замещается мостовым ядром тройничного нерва. Основные аfferенты нижнего ядра представлены аксонами псевдоушино-

Рис. 29. Ядра и проводящие пути продолговатого мозга (по: Bossy, 1970).

а, б — нижнего отдела (уровня I—II): 1—7 — ядра продолговатого мозга (1 — нежное, 2 — клиновидное, 3 — добавочное клиновидное, 4 — нижнее V нерва, 5 — XI нерва, 6 — двойное, 7 — латеральное ретикулярное), 8 — центральное серое вещество, 9 — дорсальное ядро X нерва, 10 — добавочная олива, 11 — передние рога спинного мозга, 12—24 — проводящие пути (12, 13 — нежный и клиновидный пучки, 14 — спинномозговой путь V нерва, 15, 16 — задний и передний спинно-мозжечковые тракты, 17 — рубро-спинальный, 18 — латеральный спинно-таламический, 19 — латеральный пирамидный, 20 — текто-спинальный, 21 — оливо-спинальный, 22 — вестибуло-спинальный, 23 — вентральный пирамидный, 24 — пирамидный), 25 — перекрест бульбо-таламических трактов, 26, 27 — дорсальный (26) и медиальный (27) продольные пучки, 28 — центральный канал; в, г — средней части продолговатого мозга и д — на границе с мостом (уровни срезов III—V): 29—42 ядра (29 — дорсальное парамедианное, 30 — вставочное ретикулярное, 31 — XII нерва, 32 — одиночного пути, 33, 34 — нижнее (33) и медиальное (34) вестибулярные, 35 — главное ядро нижней оливы, 36, 37 — дорсальное (36) и вентральное (37) кохлеарные, 38 — ядра шва, 39 — дугообразное, 40 — предлежащее, 41 — верхние слюноотделительные, 42 — VII нерва); 43 — веревчатые тела, 44 — центральный покрывчатый тракт, 45 — медиальная петля, 46 — внутренние дугообразные волокна, 47 — оливо-мозжечковый тракт.

старших нейронов тройничного ганглия, *g. trigeminale*, по которым осуществляется проведение импульсов от рецепторов области головы и лица. Другим источником связей является яремный ганглий, *g. jugulare*, нейроны которого передают импульсацию от рецепторов, расположенных в наружном ухе, наружном слуховом проходе и твердой мозговой оболочке. Эфференты нижнего ядра формируют тройничную петлю, *lemniscus trigeminalis*, или тригемино-таламический тракт и присоединяются к совершившим перекрест бульбо-таламическим волокнам. Другие эфференты направляются к моторным ядрам V, VII, IX, X и XII черепномозговых нервов, обеспечивая осуществление важных бульбарных рефлексов, таких, как роговичный, чихательный, слюноотделительный. Наконец, часть эфферентов адресована ядрам ретикулярной формации продолговатого мозга и мозга.

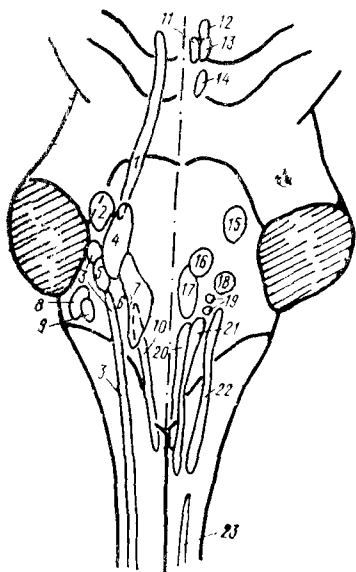


Рис. 30. Расположение ядер черепномозговых нервов в проекции на дорсальную поверхность мозга [Nieuwenhuys e. a., 1978].

Слева — чувствительные ядра, справа — двигательные; 1—3 — ядра V нерва (1 — среднемозговое, 2 — мостовое, 3 — нижнее), 4—7 — вестибулярные ядра (4 — верхнее, 5 — латеральное, 6 — нижнее, 7 — медиальное), 8, 9 — вентральное (8) и дорсальное (9) кохлеарные ядра, 10 — ядро одиночного пути, 11—13 — ядра III нерва (11 — срединное, 12 — добавочное, 13 — основное), 14—23 — ядра (14 — IV нерва, 15 — моторное V нерва, 16 — VI нерва, 17 — предлежащее, 18 — моторное VII нерва, 19 — верхнее и нижнее слюноотделительные, 20 — моторное XII нерва, 21 — дорсальное X нерва, 22 — двойное, 23 — XI нерва).

VII, IX, X черепномозговых нервов, проекции которых четко пространственно организованы и образуют три отдела ядра. Роstralный отдел носит название промежуточного ядра, *nucleus interstitialis*, и состоит из многочисленных мелких нейронов и сосредоточенных в латеральных его участках крупных мультиполярных клеток. К нему подходят волокна лицевого (VII) нерва, являющиеся аксонами нейронов коленчатого ганглия, *g. geniculatum*, и проводящие импульсацию от вкусовых рецепторов передних двух третей языка. Каудальнее места проекций

лицевого нерва располагается нисходящее ядро, *nucl. descendens*, получающее входы от каменистого ганглия, *g. petrosus*, IX нерва и (в каудальных отделах) узлового ганглия, *g. podosum*, X нерва. Поступающий в нисходящее ядро афферентный поток связан с активностью вкусовых рецепторов, расположенных в задней трети языка и верхних отделах глотки. Самый каудальный отдел ядра одиночного пути представлен группой мелких нейронов, лежащих в области центрального серого вещества, и носит название комиссурального ядра блуждающего нерва, *nucl. commissuralis n. vagi*. Сюда приходит импульсация от рецепторов внутренних органов, в частности пищеварительного тракта, а также барабанной перепонки.

Эфференты солитарного ядра проходят в таламус и гипоталамус, а также адресуются моторным ядрам черепномозговых нервов и ретикулярной формации и отчасти спиноному мозгу.

Латеральные отделы ромбовидной ямки заняты ядрами чувствительного преддверно-улиткового VIII нерва, *nucl. vestibulocochlearis*. Соответственно двум частям нерва они разделяются на улитковые, или кохлеарные, и вестибулярные ядра. К первым относятся вентральное (переднее) и дорсальное (заднее) улитковые ядра, *nucl. cochlearis ventralis et dorsalis*.

Вентральное ядро располагается вентролатерально от веревчатых тел и состоит из относительно крупных округлых нейронов. Дорсальное ядро у человека менее развито, чем вентральное. Оно занимает дорсолатеральное положение относительно веревчатых тел и состоит из нескольких типов нейронов. Слоистое строение дорсального кохлеарного ядра, свойственное многим видам млекопитающих, у человека выражено незначительно. Афферентами обоих кохлеарных ядер являются аксоны биполярных нейронов спирального ганглия, *g. spirale cochleae*, по которым поступает импульсация от слуховых рецепторов кортиева органа. Эфференты вентрального ядра направляются к слуховым образованиям моста, где переходят на противоположную сторону, образуя трапециевидное тело, и заканчиваются на нейронах ядер моста: верхней оливы и латеральной петли. Основные эфференты дорсального ядра проходят в составе мозговых полосок по дну IV желудочка и в составе латеральной петли адресуются контрлатеральным задним холмам среднего мозга.

Вестибулярная группа представлена четырьмя парами ядер, три из которых у человека относятся к уровню продолговатого мозга: латеральное вестибулярное ядро (ядро Дейтерса), *nucl. vestibularis lateralis*, медиальное ядро (ядро Швальбе), *nucl. vest. medialis*, нижнее ядро (ядро Роллера), *nucl. vest. inferior*. Четвертое ядро — верхнее вестибулярное (ядро Бехтерева), *nucl. vest. superior*, лежит на уровне моста (см. рис. 30). Афферентами всех вестибулярных ядер являются аксоны нейронов

дверного ганглия (ганглия Скарпа), проводящие импульсы от рецепторов полукружных каналов (в верхнее ядро) и рецепторов маточки и мешочка (в латеральное, нижнее, и медиальное ядра). Нейроны нижнего и медиального ядер получают также входы от ретикулярной формации, ядра шатра и спинного мозга. Основная часть афферентов латерального ядра представлена аксонами клеток Пуркинье парамедианной части червя мозжечка.

Для эфферентных проекций вестибулярных ядер характерна множественность выходов на моторные образования и тесная связь с мозжечком. Так, латеральное ядро дает начало непрерывному боковому вестибуло-спинальному тракту, *tr. vestibulospinalis lateralis*, который заканчивается на нейронах передних рогов по всей длине спинного мозга. От медиального и нижнего ядер начинается медиальный вестибуло-спинальный тракт, *tr. vestibulospinalis medialis*, доходящий до грудных сегментов спинного мозга. Посредством этих путей координируется активность скелетных мышц в зависимости от характера вестибулярной афферентации. Другая группа проекций медиального, нижнего и верхнего ядер идет в составе медиального продольного пучка к ядрам *III, IV, VI* пар черепномозговых нервов. Эти связи играют важную роль в процессах зрительно-моторной координации и, в частности, в осуществлении стабилизации изображения на сетчатке. От нижнего и медиального ядер начинаются пути к флоккуло-нодулярной доле мозжечка (см. гл. V), причем источником этих эфферентов являются нейроны тех каудальных отделов, где заканчиваются волокна спинно-вестибулярного тракта. Таким образом обеспечивается проведение соматосенсорной импульсации в филогенстические древние «вестибулярные» отделы мозжечка. Показаны также проекции вестибулярных ядер на структуры ретикулярной формации, а также на моторные и вегетативные ядра черепномозговых нервов. Кроме того, нейроны латерального ядра, направляя аксоны к волосковым клеткам, осуществляют регуляцию сенсорного потока вестибулярной системы.

Восходящие проекции вестибулярных ядер изучены недостаточно полно. Полагают, что от нейронов медиального и нижнего ядер берут начало пути в таламическое ядро *VL*.

Основной объем продолговатого мозга занят производными базальной пластинки, в которой формируются моторные ядра. В его каудальных отделах располагается ядро добавочного *XI* нерва, *nucl. p. accessorii*, связанное с передними рогами спинного мозга и сходное с ними по строению. Его нейроны получают проекции от других ядер черепномозговых нервов и осуществляют в свою очередь иннервацию скелетных мышц плечевого пояса.

Вблизи средней линии, на уровне перекреста пирамид появляется состоящее из крупных мультиполярных нейронов про-

яженное (около 18 мм) ядро подъязычного *XII* нерва, nucl. p. hypoglossi. Аfferенты его образованы волокнами корково-нуклеарного тракта, берущего начало в коре большого мозга, и, кроме того, аксонами нейронов чувствительных ядер тройничного и блуждающего нервов. Благодаря последним осуществляются координированные движения языка в зависимости от состояния слизистой рта, в процессе жевания и т. д. Наличие же корковых влияний обеспечивает произвольные движения языка и его активность в процессе речи.

Ростральным продолжением ядра подъязычного нерва является подлежащее ядро, nucl. prepositus, нейроны которого иннервируют наружные мышцы глаза. Оно получает входы от медиального вестибулярного ядра, мозжечка, промежуточного ядра среднего мозга, и, таким образом, принимает участие в обеспечении зрительно-моторных реакций (см. гл. VI).

В вентролатеральных отделах продолговатого мозга располагается двойное ядро, nucl. ambiguus — общее моторное ядро языкоглоточного и блуждающего нервов. Оно представлено крупными мультиполярными нейронами и осуществляет иннервацию мускулатуры гортани и глотки под влиянием афферентации, приходящей от чувствительных ядер *V*, *IX*, *X* нервов. Этим, в частности, обеспечивается протекание таких реакций, как чихание, глотание, кашель. Коровый вход, опосредуемый волокнами корково-нуклеарного тракта, обеспечивает произвольную деятельность мышц и координацию их активности в процессе речи.

Помимо названных соматических двигательных ядер в медулярном отделе располагаются и вегетативные ядра, регулирующие деятельность внутренних органов и желез (опосредованно — через нейроны периферических вегетативных ганглиев). Так, в непосредственной близости от каудальной части ядра одиночного пути располагается дорсальное ядро *X* нерва, nucl. dorsalis p. vagi. Оно состоит из мелких нейронов, среди которых разбросаны редкие крупные мультиполяры. Источником его афферентов являются ядро одиночного пути и сенсорные ядра тройничного нерва. Аfferенты адресованы парасимпатическим ганглиям, расположенным во внутренних органах брюшной и грудной полостей. С активностью этого ядра, в частности, связано осуществление рвотного рефлекса и рефлекса Ашнера.

Вегетативное ядро *IX* нерва носит название нижнего слюноотделительного ядра, nucl. salivatorius inferior, и представлено небольшими нейронными группами, лежащими в ретикулярной формации (рис. 30). Его клетки получают входы от ядер одиночного пути, тройничного нерва, вестибулярного комплекса, а также от коры большого мозга. Аfferенты ядра направляются к периферическому ушному ганглию, g. oticum, от кото-



рого берут начало пути, иннервирующие околоушную слюнную железу.

В основании продолговатого мозга в средней его трети лежит крупное ядро с характерным складчатым контуром, имеющее форму полуовала, открытого к средней линии — ядро нижней оливы, *nuc. olivaris inferior*. Вблизи от него находятся мелкие дорсальная и медиальная добавочные оливы, *nuc. olivaris accessorii dorsalis et medialis* (см. рис. 29). Ядро нижней оливы состоит из мелких нейронов с большим числом густоветвящихся дендритов. Основные афференты поступают в составе корково-нуклеарного, корково-оливарного и пирамидного трактов. Помимо коры большого мозга источником входов в нижнюю оливу являются красное ядро и область покрышки среднего мозга, а также ядро конечного мозга — бледный шар, эфференты которого проходят в составе центрального покрышечного (теgmentального) тракта. Волокна, подходящие к нижней оливе, образуют плотную капсулу, окружающую ядро. Эфференты нижнеоливарного комплекса формируют перекрещенный оливо-мозжечковый тракт, *tr. olivocerebellaris*. При этом проекции филогенетически старых отделов — медиальной части основного ядра и обоих добавочных — направляются в палеоцеребеллярные отделы, а эволюционно молодое образование — латеральная часть главного ядра нижней оливы — связана с неоцеребеллярными участками мозжечка. Волокна оливо-мозжечкового тракта переходят на противоположную сторону и присоединяются к веревчатым телам.

Таким образом, характер связей нижнеоливарного комплекса указывает на принадлежность его к структурам, формирующим связи коры большого мозга и коры мозжечка. Кроме того, от молодых отделов нижней оливы берут начало прямые проекции в спинной мозг, *tr. olivospinalis*. Считается, что нижняя олива относится к структурам, регулирующим двигательную активность, и ее функциональная роль заключается в осуществлении моторных программ, направленных на поддержание и сохранение вертикальной позы и равновесия тела при ходьбе.

Вентромедиальные отделы продолговатого мозга заняты дугообразным ядром, *nuc. arcuatus*, имеющим вид тонкой изогнутой пластинки, тянущейся вдоль всей медуллярной части пирамидного тракта. Нейроны, образующие это ядро, являются каудальным продолжением ядер моста, идентичны им по строению и имеют аналогичные связи (см. гл. V).

В состав серого вещества продолговатого мозга помимо названных образований входит центральное серое вещество, окружающее центральный канал, и ретикулярная формация, занимающая большой объем и представленная несколькими ядрами. По средней линии располагаются ядра шва, содержащие тела серотонинергических нейронов. Подробнее характеристика этих образований дана в гл. X.

**Проводящие пути** составляют большой объем медуллярного отдела головного мозга. При этом вентральная и латеральная части его заняты транзитными (идущими здесь без переключения) трактами, соединяющими вышележащие уровни головного мозга со спинным (см. рис. 29).

В каудальных участках значительную часть основания продолговатого мозга занимает передний пирамидный тракт. Между ним и центральным каналом располагается медиальный продольный пучок. Латеральные отделы содержат пути, восходящие из боковых канатиков спинного мозга и сохраняющие взаимное расположение. Медиальнее их проходит боковой пирамидный тракт, образовавшийся вследствие перекреста пирамидных волокон.

Рострально расположение трактов изменяется, во-первых, в связи с образованием IV желудочка и, во-вторых, вследствие появления новых проводящих путей. Так, в передних отделах продолговатого мозга оказываются сформированными нижние ножки мозжечка, в состав которых входят задний спинно-мозжечковый тракт, бульбо-мозжечковый тракт, вестибуло- и оливо-мозжечковые пути. В средней трети продолговатого мозга на фронтальных сечениях выделяется межolivный слой внутренних дугообразных волокон, содержащий оливо-спинальные, оливо-мозжечковые и бульбо-таламические пути, совершающие в этой области перекрест (см. рис. 29). Последние, соединяясь с волокнами тройничной петли, эфферентами ядра одиночного пути, а также с волокнами спинно-таламического тракта, дают начало медиальной петле, обеспечивающей проведение в промежуточный мозг вкусовой, висцеральной и разного рода соматической афферентации (см. рис. 29).

Таким образом, в продолговатом мозге сосредоточены первые центральные отделы таких сенсорных систем, как слуховая, вестибулярная, вкусовая, висцеральная, кроме того, на данный уровень проецируется и соматическая афферентация от области головы и лица. Сформированные здесь тракты, в частности медиальная петля, проводят импульсацию в вышележащие отделы сенсорных систем. От сенсорных ядер данного уровня помимо восходящих связей берут начало пути к различным участкам ретикулярной формации (см. гл. X), а также к моторным и вегетативным ядрам черепно-мозговых нервов. Последние обеспечивают осуществление ряда важнейших рефлексов — таких, как глотание, чихание, жевание, кашель, и регулируют деятельность внутренних органов. Помимо моторных и сенсорных ядер в продолговатом мозге располагаются структуры, опосредующие проведение корковых влияний в различные отделы коры мозжечка — нижние оливы и аркуатное ядро.

## ЗАДНИЙ МОЗГ

## § 1. МОСТ

Мост, Pons, имеет вид плотного валика, который состоит из поперечно идущих волокон и расположен на базальной поверхности мозга. От продолговатого и среднего мозга он отделен горизонтальными бороздами. Длина моста составляет 20—30 мм, ширина — 30—36 мм. По бокам мост, суживаясь, переходит в средние ножки мозжечка, *pedunculi cerebellares medii*. Из верхней горизонтальной борозды выходят корешки III и IV черепно-мозговых нервов, а из нижней — V, VI, VII пар (см. рис. 28).

Дорсальный отдел моста обращен в полость IV желудочка и является дном его переднего отдела. Границу с продолговатым мозгом образуют мозговые полоски, а со средним — верхний угол ромбовидной ямки. Вдоль средней линии на дорсальной поверхности проходят продолговатые валики, разделенные срединной бороздой и заканчивающиеся каудально лицевыми бугорками, *colliculi faciales*. Латерально они ограничены пограничной бороздой, у рострального конца которой располагается голубоватое место, *locus coeruleus*, или голубое пятно, названное так по прижизненной окраске его нейронов (см. рис. 28). Ростролатерально IV желудочек ограничен верхними ножками мозжечка, *ped. cerebellares superiores*. Крыша его образована верхним мозговым парусом, *velum medullare superius*.

**Ядра моста.** Массивный пучок волокон — трапециевидное тело, *corpus trapezoideum*, делит мост на две части: массивную вентральную часть — основание, *basis pontis*, и дорсальную часть — покрывку, *tegmentum pontis*.

**Покрывка** моста помимо уже описанных ядер преддверно-улиткового нерва (см. гл. IV) содержит несколько образований, относящихся к слуховой сенсорной системе (рис. 31). Наиболее крупным из них является верхнеоливарный комплекс, длина которого около 4 мм. В его состав входит латеральное ядро верхней оливы *nucl. lateralis olivae superioris*, состоящее у человека из нескольких групп полигональных нейронов средних размеров. Второе ядро комплекса — медиальное ядро верхней оливы, *nucl. medialis olivae sup.*, представлено крупными мультиполярными нейронами и у человека выражено незначительно. Вентрально от верхнеоливарного комплекса, среди волокон трапециевидного тела располагаются небольшие ядра трапециевидного тела, *nucll. corporis trapezoidei*. Основной вход ко всем названным ядрам сформирован аксонами нейронов вентрального кохлеарного ядра. Эфференты этих структур в

составе латеральной петли, *lemniscus lateralis*, адресуются задним холмам среднего мозга. Часть волокон дополнительно переключается в двух мелкоклеточных ядрах латеральной петли, *nucl. lemnisci lateralis*.

Помимо восходящих проекций слуховые образования моста формируют и нисходящие связи. Так, эфференты ядер лате-

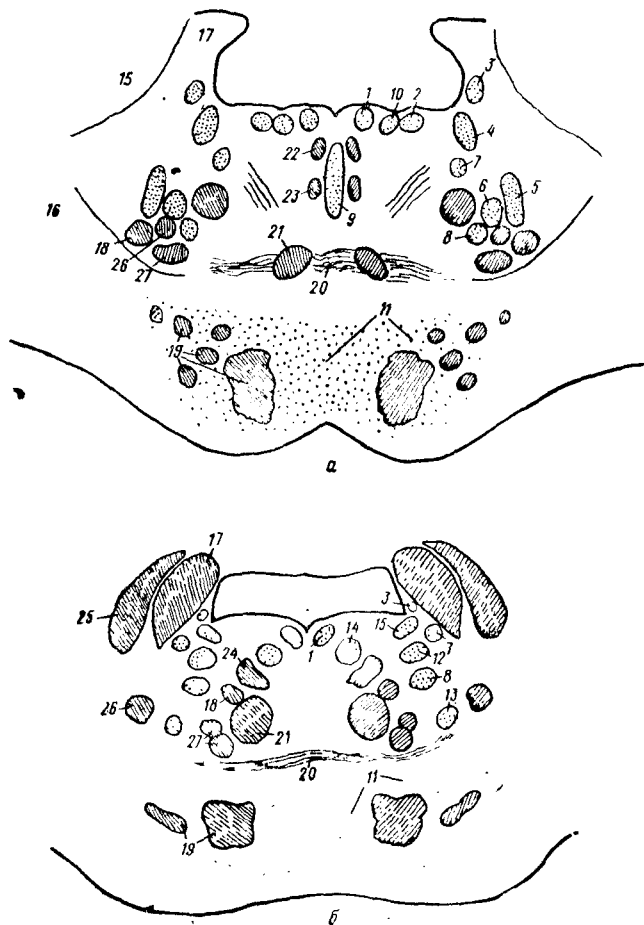


Рис. 31. Ядра и проводящие пути моста (по: Bossy, 1970).

*a, б* — уровни срезов VI, VII: 1 — предлежащее ядро, 2–4 — вестибулярные ядра (2 — медиальное, 3 — верхнее, 4 — латеральное), 5 — нижнее ядро V нерва, 6 — моторное ядро VII нерва, 7 — мостовое ядро V нерва, 8 — верхняя олива, 9–14 — ядра (9 — шва, 10 — VI нерва, 11 — моста, 12 — моторное V нерва, 13 — трапециевидного тела, 14 — гигантоклеточное), 15 — веревчатые тела, 16, 17 — средние (16) и верхние (17) ножки мозжечка, 18 — латеральная петля, 19 — пирамидный и корково-нуклеарный тракты, 20 — трапециевидное тело, 21 — медиальная петля, 22 — медиальный продольный пучок, 23–27 — тракты (23 — текто-спинальный, 24 — центральный покрывающий, 25 — передний спинно-мозжечковый, 26 — рубро-спинальный, 27 — спинно-таламический и спинно-тек-тальный).

ральной петли и верхнеоливарного комплекса направляются к ядрам ретикулярной формации. Нейроны верхней оливы дают начало оливо-кохлеарному тракту, *tr. olivocochlearis*, идущему (сначала в составе вестибулярного, а затем слухового нервов) к волосковым клеткам кортиева органа и осуществляющему регуляцию их активности. От медиального ядра верхней оливы начинаются пути к моторным ядрам тройничного и лицевого нервов, что обеспечивает, в частности, регуляцию натяжения барабанной перепонки в зависимости от уровня интенсивности приходящего звука. Проекция верхнеоливарного комплекса к ядру отводящего нерва проходит в составе медиального продольного пучка и обуславливают взаимодействие слуховых образований с глазодвигательным комплексом.

Мостовое ядро тройничного (V) нерва, *nucl. pontinus p. trigemini* (см. рис. 30), является непосредственным продолжением нижнего ядра и имеет сходные связи. Аfferенты его представлены аксонами нейронов тройничного ганглия, *g. trigeminale*, и проводят активность рецепторов области головы, лица, слизистой носа и ротовой полости, а также твердой мозговой оболочки. Часть аfferентов проходит (в составе медиальной петли) к таламическим ядрам, часть — к моторным ядрам VII, IX, X черепномозговых нервов.

В вентральных отделах покрышки сосредоточены моторные ядра (см. рис. 30, 31). Медиально от мостового ядра тройничного нерва располагается его двигательное ядро, *nucl. motorius p. trigemini*, нейроны которого осуществляют иннервацию жевательных мышц и мышц среднего уха. Дорсально от верхнеоливарного комплекса лежит моторное ядро лицевого (VII) нерва, *nucl. motorius p. facialis*, которое обеспечивает иннервацию мимических мышц и стремячковой мышцы среднего уха. Оба названных ядра имеют множество входов от сенсорных ядер черепномозговых нервов и опосредуют протекание таких рефлекторных реакций, как моргание, роговичный рефлекс, жевание, мимические движения. Кортиковые же входы (в составе корково-нуклеарного тракта) обеспечивают влияние высших отделов мозга на эти реакции и возможность их произвольного осуществления.

Дорсально от моторного ядра лицевого нерва расположено его вегетативное ядро — верхнее слюноотделительное, *nucl. salivatorius superior*, элементы которого иннервируют слизистую носа и слезные железы (через нейроны крылонебного ганглия, *g. pterigopalatinum*), а также регулируют активность подчелюстной и подъязычной слюнных желез (через элементы поднижнечелюстного ганглия, *g. submandibulare*). Благодаря взаимодействию данного ядра с моторным ядром V нерва осуществляется слезный рефлекс.

Ядро отводящего (VI) нерва, *nucl. p. abducentis*, расположено в дорсомедиальных отделах моста и относится к комплек-

су глазодвигательных образований (см. гл. VI). Его нейроны получают афференты от верхней оливы и вестибулярных ядер и, в свою очередь, иннервируют наружную мышцу глаза. Этими связями обеспечивается, в частности, сочетанный поворот глаз в сторону источника звука, а также поворот глаз с учетом движений головы в пространстве.

В перивентрикулярной зоне ростральных отделов моста группа норадренергических нейронов образует голубое пятно. По всей длине моста располагаются ядра шва — продолжение одноименных ядер продолговатого мозга — и структуры ретикулярной формации (см. гл. X).

Основание моста представлено большим числом волокон и разбросанных среди них клеточных групп. Последние носят название ядер моста, *nuclei pontis*, и состоят из мелких и средних мультиполярных нейронов. В каудальной части основания они образуют клеточное кольцо вокруг волокон пирамидного тракта, а в ростральной — мелкие островки, объединенные в четыре клеточные массы — медиальную, дорсальную, вентральную и латеральную. Последняя в мозге человека занимает наибольший объем и содержит более крупные по сравнению с другими нейроны. Источником афферентов ядер моста является кора большого мозга, нейроны которой формируют несколько нисходящих ипсилатеральных трактов: лобно-, височно-, затылочно-мостовых, *tr. fronto-, temporo-, occipitopontinus*. Афференты ядер моста переходят на противоположную сторону и адресуются мозжечку, составляя его средние ножки. Таким образом, роль ядер моста заключается в обеспечении контроллатеральных связей коры большого мозга и коры мозжечка. Это позволяет говорить о существовании двузвонного корково-мозжечкового пути, состоящего из корково-мостовых и мосто-мозжечковых звеньев.

Топография **проводящих путей** на уровне моста несколько отличается от их расположения в медуллярном отделе. Это выражается, в частности, в том, что пирамидный тракт из компактного пучка превращается в множество рассеянных между ядрами моста групп волокон. Кроме того, передний спинно-мозжечковый тракт переходит в дорсолатеральные отделы и входит в верхние ножки мозжечка. Центральный тегментальный тракт меняет положение, смещаясь к центру.

Собственные пути моста делятся на систему продольных, *fibrae pontis longitudinales*, и поперечных, *fibrae pontis transversae*, связей. К первым относятся корково-нуклеарные пути, частично заканчивающиеся на понтийных ядрах черепномозговых нервов, корково-ретикулярные, адресованные ядрам ретикулярной формации, а также корково-мостовые тракты, идущие к ядрам моста. К продольным связям относятся и восходящие пути, сформированные на данном уровне — медиальная и латеральная петли. К последней здесь присоединяются волокна

дорсального тригемино-таламического тракта, идущие от мостового ядра тройничного нерва.

Система поперечных связей представлена волокнами, связывающими ядра моста с корой мозжечка — мосто-мозжечковым трактом, *tr. pontocerebellaris*. Они образуют мощные латеральные отделы моста и переходят затем в средние ножки мозжечка.

В заключение следует подчеркнуть, что основной объем моста занимают проводящие пути, среди которых большая часть связывает два надсегментарных образования — кору большого мозга и кору мозжечка посредством ядер моста. Что же касается других ядер, то они не являются специфичными для уровня моста — их элементы мигрируют сюда из медуллярных отделов в процессе эмбриогенеза.

## § 2. МОЗЖЕЧОК

Мозжечок, *cerebellum*, помещается под затылочными долями полушарий большого мозга, дорсально от моста и продол-

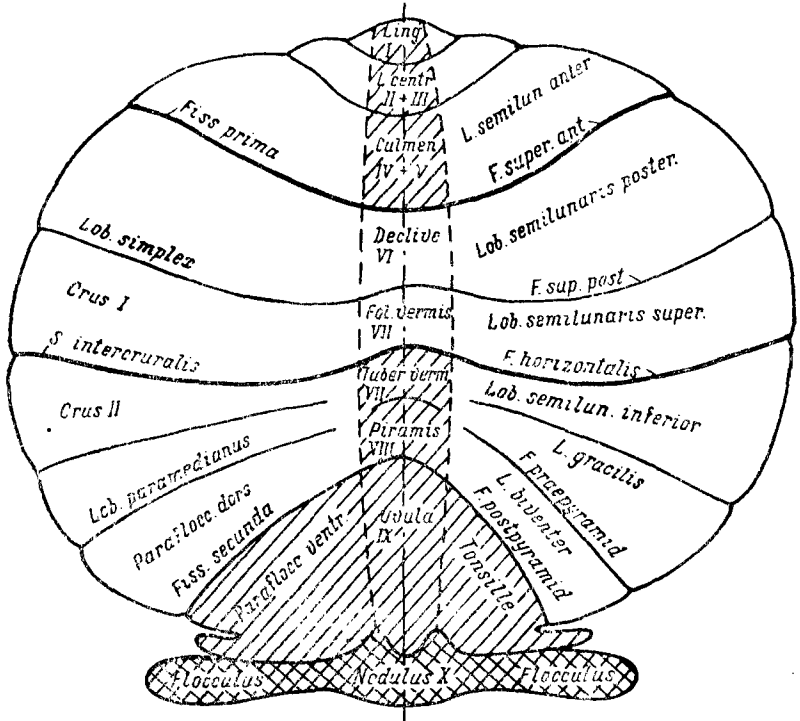


Рис. 32. Строение мозжечка млекопитающих (слева) и человека (справа) (по Schober, 1977).

Показаны: Archeocerebellum (двойная штриховка), Paleocerebellum (штриховка), Neocerebellum (не штриховано).

говатого мозга и лежит в задней черепной ямке. Максимальная ширина мозжечка составляет 11,5 см, длина в средней части — 3—4 см, в боковых частях — 5—6 см. На долю мозжечка приходится около 11% от веса головного мозга.

В мозжечке различают два полушария, *hemisphaera cerebelli*, и расположенную между ними узкую часть — червь мозжечка, *vermis cerebelli*. Поверхность мозжечка покрыта слоем серого вещества, или корой, которая образует извилины, отделенные друг от друга бороздами.

В каудальной части располагаются парные образования — околочлочок, *paraflocculus*, и члочок, *flocculus*, который присоединяется к червю мозжечка непарным отделом — узелком *nodulus*.

По времени становления в филогенезе мозжечок можно разделить на три части, каждая из которых имеет свою систему связей (табл. 3, рис. 32).

Таблица 3. Организация мозжечка у млекопитающих (суммировано по Bullock, 1977; Jenkins, 1978)

Отделы мозжечка	Части мозжечка, входящие в различные филогенетические отделы	Источники афферентации	Окончания афферентов коры мозжечка
<i>Archeocerebellum</i> (вестибулоцеребеллум)	Клочково-узелковая	VIII нерв, нижняя олива	Вестибулярные ядра, ядро шатра
<i>Paleocerebellum</i> (спинноцеребеллум)	Язычок, центральная долька, вершина, бугор червя, пирамида, язычок (червя), околочлочок	Контра- и ипсилатеральный спинно-мозжечковый тракт, ядра крахмального нерва, ретикулярная формация, нижняя олива, вестибулярные ядра, голубое пятно	Ядро шатра, пробковидные ядра, зубчатое ядро (специальная часть)
<i>Neocerebellum</i> (пontoцеребеллум)	Полушария мозжечка, скат, листок червя	Ядра моста, нижняя олива, голубое пятно	Зубчатые ядра, пробковидные ядра

В толще мозжечка располагается белое вещество, состоящее из волокон, обеспечивающих внутримозжечковые связи. На парасагиттальных и фронтальных срезах видны залегающие в глубине белого вещества ядра.

**Кора мозжечка** трехслойна и состоит из внешнего молекулярного слоя, толщиной около 300 мкм, ганглионарного или слоя клеток Пуркинье (его ширина 70—100 мкм) и зернистого слоя, который на открытой поверхности извилины имеет толщину 400—500 мкм, а в глубине борозд 100 мкм. В коре встречаются пять типов нейронов: зернистые (клетки-зерна), корзин-



чатые, звездчатые, клетки Гольджи и клетки Пуркинье, которые имеют достаточно сложную систему связей (рис. 33). Четыре типа нейронов относятся к тормозным и только клетки зерна являются возбуждающими.

В *молекулярном* слое находятся три типа вставочных нейронов: корзинчатые, коротко- и длинно-аксонные звездчатые клетки. Коллатерали аксонов корзинчатых клеток заканчиваются на телах клеток Пуркинье; аксоны звездчатых клеток устанавливают синаптические контакты с клетками Пуркинье в соотношении 17 : 1. В *ганглионарном* слое находятся клетки Пуркинье. В *зернистом* слое помимо клеток-зерен имеются клетки Гольджи. Число зернистых клеток в  $1 \text{ мм}^3$  равно  $2,8 \cdot 10^6$ . Аксоны клеток-зерен восходят к поверхности, Т-образно ветвятся, образуя параллельные волокна, которые тянутся от точки ветвления приблизительно на 1500 мкм. Свыше  $10^5$  параллельных волокон образуют возбуждающие синапсы на дендритах одной клетки Пуркинье. Параллельные волокна формируют также возбуждающие синапсы на дендритах корзинчатых, звездчатых клеток и клеток Гольджи (рис. 33, а). На этих же клетках заканчиваются тормозные коллатерали аксонов клеток Пуркинье. Клетки Гольджи образуют контакты с клетками-зернами (рис. 33, б).

На основании стереологических и количественных исследований мозжечка показано, что клетки Пуркинье расположены зигзагообразно в сагиттальном направлении, так, что каждая пятая-шестая клетка оказывается лежащей на одной продольной оси, а остальные смещаются на другие оси. Параллельные волокна образуют синаптические контакты приблизительно с каждой пятой клеткой Пуркинье из числа тех, дендритные ветви которых они пересекают. Поскольку сквозь дендриты одной клетки Пуркинье, на которой имеется  $9 \cdot 10^4$  дендритных шипиков, проходит около  $4 \cdot 10^5$  параллельных волокон, считают, что число синапсов, образованных параллельными волокнами с одной клеткой Пуркинье составляет  $8,3 \cdot 10^4$ . На одной клетке Пуркинье заканчиваются аксоны от 1792 клеток-зерен.

Существуют только два вида афферентных волокон, передающих информацию к коре мозжечка: лиановидные (лазящие) и мшистые волокна, и всего один вид эфферентных волокон, идущих от коры мозжечка: аксоны клеток Пуркинье, которые заканчиваются в его ядрах.

Система *лиановидных* волокон представляет собой моносинаптический вход, который заканчивается на соме и дендритах клеток Пуркинье. Многочисленные синаптические контакты вызывают исключительно сильное возбуждающее действие. Синапс между лиановидным волокном и клеткой Пуркинье в начале развития зародыша устанавливается на теле в виде «капюшона», который в ходе постнатального развития постепенно перемещается вверх на дендриты клетки Пуркинье, причем ход



кинье. Возбуждающий путь начинается окончаниями мышечных волокон на клетках-зернах, аксоны которых ветвятся, образуя параллельные волокна, заканчивающиеся возбуждающими синапсами на дендритах клеток Пуркинье. Тормозный путь представлен последовательностью окончаний: мышечные волокна — клетки-зерна — параллельные волокна — корзинчатые клетки, последние образуют плотные скопления тормозных синапсов на телах клеток Пуркинье.

В целом система афферентных волокон организована таким образом, что поступающая в кору мозжечка импульсация в конечном итоге адресуется клеткам Пуркинье, являющимся единственными эфферентными нейронами коры мозжечка. Эфферентная система коры мозжечка обеспечивает механизм торможения активности ядер мозжечка, на нейронах которых заканчиваются аксоны клеток Пуркинье.

Гистогенез коры мозжечка начинается с того, что большая часть матричных клеток, не трансформируясь в нейробласты, мигрирует на периферию за краевую зону, где образует поверхностный зернистый слой. Здесь происходит их постепенное преобразование в нейробласты и начинается вторичная миграция вглубь, во время которой они дифференцируются в зрелые формы — клетки-зерна, клетки Пуркинье, звездчатые и корзинчатые нейроны (рис. 34). Небольшая часть нейробластов мигрирует лишь в одном направ-

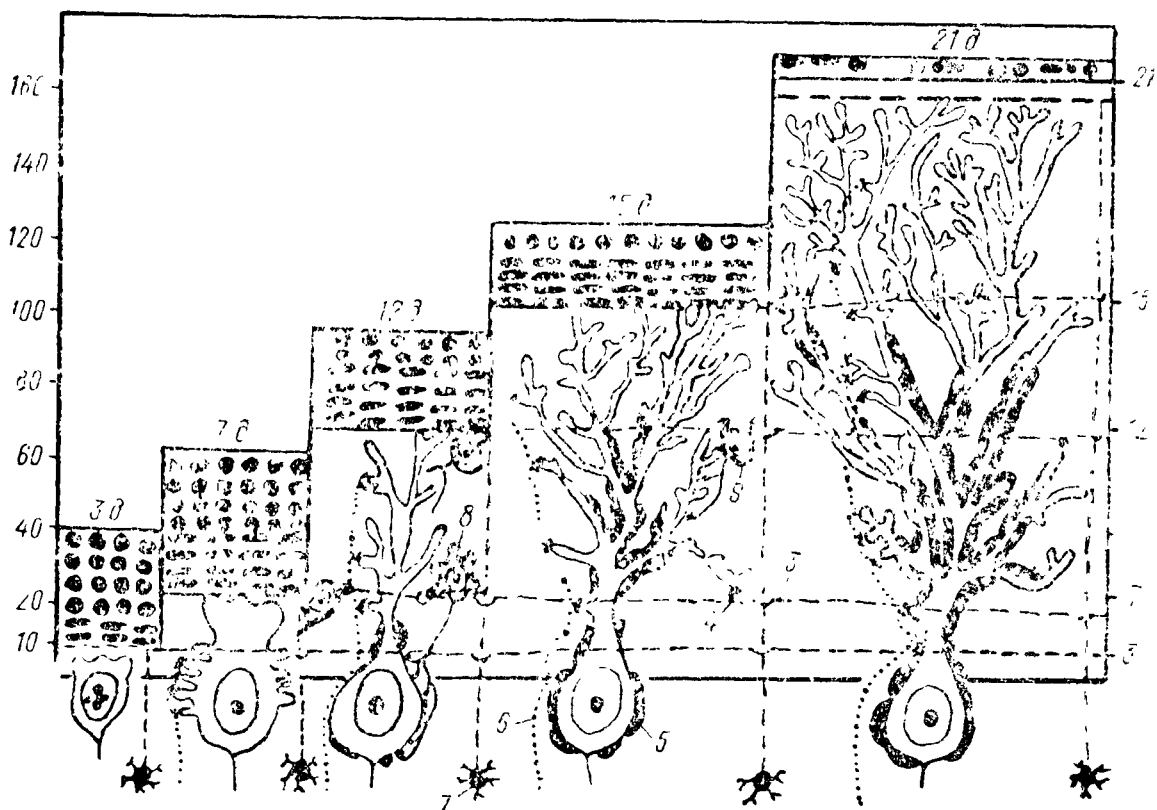


Рис. 34. Развитие элементов коры мозжечка крысы (по: Altman, 1972).

По вертикали: слева — глубина молекулярного слоя в мкм, справа — время развития в днях, 1 — клетки пролиферативной зоны, 2 — клетки зоны миграции, 3 — параллельные волокна, 4 — синапсы, образованные параллельными волокнами, 5 — глиальные клетки, 6 — лиановидное волокно, 7—8 — гранулярная (7) и звездчатая (8) клетки.

лении — от перивентрикулярного слоя к закладке коры, преобразуясь при этом в клетки Гольджи. Следует отметить, что дифференцировка клеток коры мозжечка — довольно длительный процесс. У человека поверхностный зернистый слой в мозжечке сохраняется в течение всего первого года жизни.

**Ядра мозжечка.** В глубине мозжечка над *IV* мозговым желудочком располагается ядро шатра, — *nucl. fastigii*. Латеральнее от него лежат мелкие шаровидные ядра, *nucl. globosus*, а еще латеральнее — вытянутое пробковидное ядро, *nucl. emboliformis*. Самым крупным ядром мозжечка является зубчатое, *nucl. dentatus*, оно имеет вид полуовала, открытого к центру, с характерными изрезанными краями и напоминает ядро оливы. Во всех четырех ядрах нейроны имеют сходное строение. Дендриты многих клеток имеют большие рецептивные поля. Дендриты нейронов, лежащих на периферии, часто выходят за пределы своих ядер. От нейронов ядер мозжечка начинаются его проводящие пути.

**Проводящие пути.** Связь мозжечка с другими отделами осуществляется тремя парами ножек (см. рис. 27).

Нижние ножки мозжечка, *pedunculi cerebellaris inferiores*, связывают мозжечок с продолговатым и спинным мозгом. В их составе проходят: 1) оливо-мозжечковые волокна от нижних олив; 2) задний спинно-мозжечковый путь; 3) часть волокон рострального спинно-мозжечкового пути; 4) ретикуло-мозжечковые волокна от ретикулярных ядер ствола мозга; 5) вестибуло-мозжечковые волокна. Эфференты начинаются в ядре шатра и образуют мозжечково-вестибулярные и мозжечково-ретикулярные волокна.

Средние ножки, *pedunculi cerebellares medii*, соединяют мозжечок с мостом. В их составе идут нервные волокна, связывающие ядра моста и кору мозжечка и формирующие мосто-мозжечковый тракт.

Верхние ножки, *pedunculi cerebellares superiores*, состоят из нервных волокон, проходящих в обоих направлениях. Афференты к мозжечку поступают из переднего спинно-мозжечкового пути. Нисходящие связи формируются нейронами ядер мозжечка за исключением ядра шатра и направляются к таламусу, красному ядру, ретикулярной формации, ядрам конечного мозга.

Проекция мозжечка на кору обеспечиваются нейронами зубчатого ядра либо через таламические ядра (зубчато-таламический путь), либо опосредованно через красное ядро (зубчато-рубро-таламический путь). Эфференты таламических ядер в свою очередь адресуются проекционным и ассоциативным областям коры большого мозга. Отметим, что филогенетически молодые отделы мозжечка, *neocerebellum*, и зубчатое ядро формируются у приматов и человека в связи с развитием тонких движений передних конечностей и функционируют в тесной связи с корой полушарий большого мозга.

Особенности связей мозжечка, с одной стороны — богатый спектр афферентной импульсации, а с другой — наличие опосредованных таламусом связей с моторными системами позволяют ему выполнять сложную функцию коррекции движений. Таким образом, не имея прямого выхода на мотонейроны, мозжечок обеспечивает тонкую координацию деятельности моторных систем. Велика и роль связей мозжечка с вестибулярными ядрами, посредством которых мозжечок участвует в осуществлении вестибуло-спинальных и вестибуло-глазных рефлексов. Область мозжечка, имеющая тесные связи с вестибулярными ядрами, представлена клочково-узелковой долей и ядром шатра.

## ГЛАВА VI

### СРЕДНИЙ МОЗГ

Средний мозг, *Mesencephalon*, у человека имеет небольшие размеры (его длина около 20 мм) и полностью скрыт плащом. Полостью его является узкий, диаметром около 1 мм водопровод мозга, *aqueductus cerebri*, *aqueductus Sylvii*.

Дорсальный отдел среднего мозга представлен пластинкой четверохолмия, *lamina quadrigemina*, которая состоит из двух пар выпуклых образований — крупных передних и меньших по размеру задних холмов. Холмы разделены взаимно перпендикулярными бороздами — сагиттальной и горизонтальной (рис. 35, б). Сагиттальная борозда заканчивается рострально у задней комиссуры, образующей переднюю границу мезенцефального отдела, а каудально — у верхнего угла ромбовидной ямки, где границей служит пучок волокон — уздечка, *trigulum*, связанная с передним мозговым парусом. Латерально от каждого из холмов отходят плотные тяжи — ручки холмов, направляющиеся вверх, в таламус.

Вентральный отдел среднего мозга состоит из парных образований — ножек мозга, *pedunculi cerebri*, которые начинаются из горизонтальной борозды, отделяющей мост, и, расходясь латерально, входят в глубь полушарий. Спереди они ограничены мамиллярными телами промежуточного мозга. Между ножками располагается ямка, *fossa interpeduncularis*, дно которой образовано задним продырявленным веществом, *substantia perforata posterior*, названным так из-за большого числа отверстий, через которые проходят кровеносные сосуды. Из расположенных на поверхности ножек борозд выходят корешки блуждающего (*IV*) и глазодвигательного (*III*) черепномозговых нервов (рис. 35, а).

На фронтальном сечении среднего мозга выделяют две ча-

сти — крышу, *tectum mesencephali*, и ножки мозга, *pedunculi cerebri*. Последние подразделяются на дорсально расположенную покрывку, *tegmentum*, и основание ножек мозга, *basis pedunculi cerebri*. Граница проходит по вентральному краю черной субстанции (рис. 35, в).

**Ядра крыши среднего мозга.**  
Крыша среднего мозга представлена передними и задними холмами, а также тектальной и претектальной областями, (рис. 36).

Передние холмы (у субприаматов — верхние холмы, или бугры), *colliculi superiores*, образуют роstralные отделы крыши среднего мозга и состоят из длинноаксонных проекционных нейронов и короткоаксонных интернейронов. Основные афференты их образованы волокнами зрительного тракта, *tr. opticus*, идущими в составе ручек передних холмов, *brachia colliculorum superiorum*. Часть входов представлена нейронами латерального колесчатого тела, расположенного в таламусе, и некоторыми другими ядрами. Афференты передних холмов адресованы таламическим ядрам: подушке и латеральному колесчатому телу, куда они поступают также в составе ручек. Наряду с восходящими проекциями передние холмы формируют многочисленные связи с мезэнцефалическими образованиями: тектальной и претектальной областями, красным ядром, ядрами III и IV черепномозговых нервов. Эти связи образованы аксонами крупных мультиполярных нейронов, лежащих в глубоких отделах передних холмов, и играют важную роль в организации

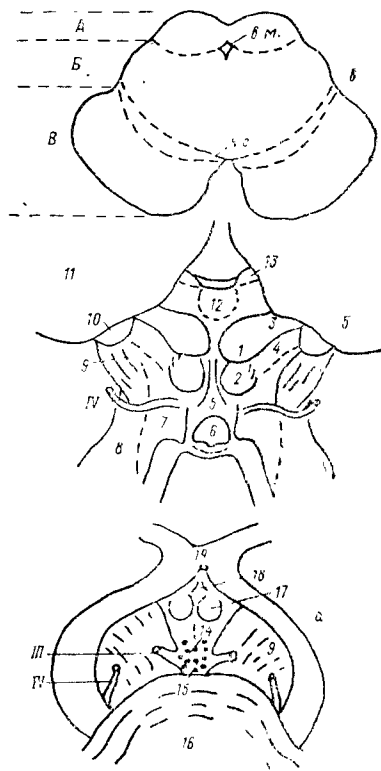


Рис. 35. Вентральная (а) дорсальная (б) поверхности и фронтальное сечение (в) среднего мозга.

1, 2 — передние (1) и задние (2) холмы, 3, 4 — ручки холмов, 5 — верхний мозговой парус и ручка, 6 — передняя доля мозжечка, 7, 8 — верхние (7) и средние (8) ножки мозжечка, 9 — ножки мозга, 10 — медиальное колесчатое тело, 11 — таламус, 12 — эпифиз, 13 — задняя комиссура, 14 — заднее продырявленное вещество, 15 — межножковая ямка, 16 — мост, 17 — мамиллярные тела, 18 — воронка, 19 — зрительный перекрест. А — крыша среднего мозга, Б-В — ножки мозга (Б — покрывка, В — основание ножек), в. м. — водопровод мозга, ч. с. — черная субстанция. Римскими цифрами обозначены черепно-мозговые нервы.

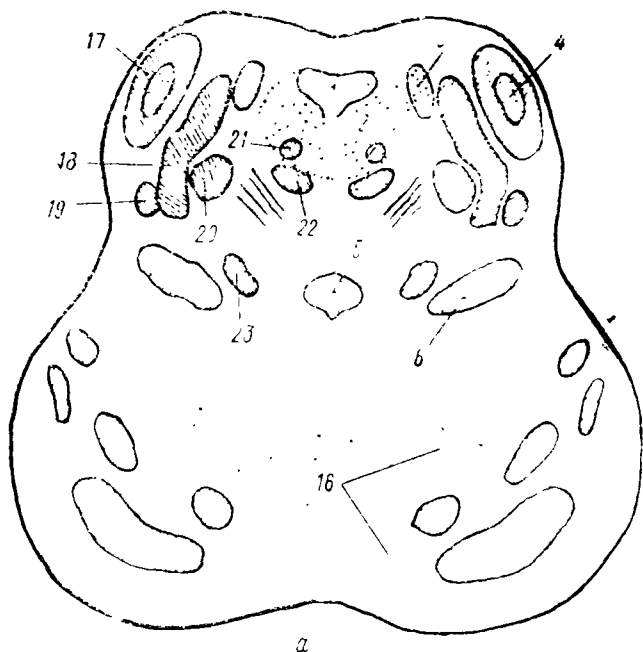


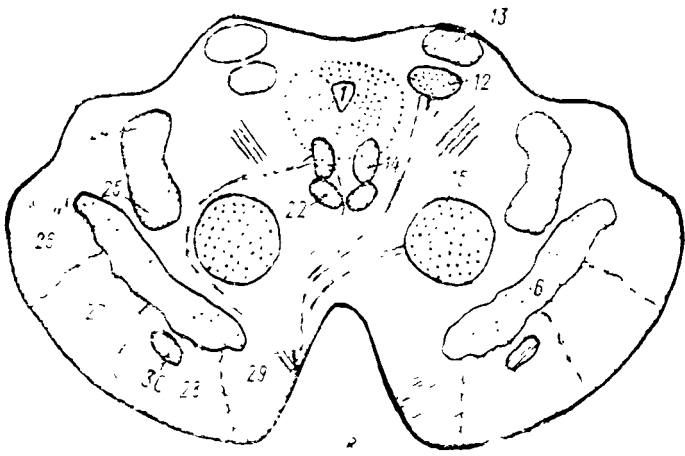
Рис. 36. Ядра и проводящие пути среднего мозга (по: Bossy, 1970).

*a — в* — уровни срезов — VIII—X: 1 — водопровод мозга, 2 — ЦСВ, 3 — среднемозговое ядро V нерва, 4 — ядро латеральной петли, 5 — межножковое ядро, 6—8 — компактная (6), ретикулярная (7) и латеральная (8) части черной субстанции, 9 — ядро IV нерва, 10 — дорсальное ядро покрышки (Гуддена), 11 — задний холм, 12 — тектальная область, 13 — передний холм, 14 — ядра III нерва, 15 — красное ядро, 16 — ядра моста, 17 — латеральная петля, 18 — верхние ножки мозжечка, 19 — текто-спинальный (19) и центральный покрышечный (20) тракты, 21, 22 — дорсальный (21) и медиальный (22) продольные пучки, 23, 24 — рубро-спинальный (23) и спинно-таламический (24) тракты, 25 — медиальная петля, 26—30 — тракты: 26 — височно- и затылочно-мостовые, 27 — пирамидный, 28 — корково-нуклеарный, 29 — лобно-мостовой, 30 — лобно-глазодвигательного поля.



V  
4

V  
5





комплекса глазодвигательных реакций (см. ниже). Часть волокон доходит до мостовых ядер *VI* и *VII* нервов и помимо зрительно-моторных взаимодействий обеспечивает такие реакции, как слезоотделение и моргание.

В области перехода водопровода мозга в *III* желудочек располагается небольшая и у человека слабо дифференцированная претектальная область, *area pretektalis*. Ее нейроны получают афферентацию от волокон зрительного тракта, нейронов латерального коленчатого тела и зрительной области коры. Афференты претектальной области, переходя в составе задней комиссуры на противоположную сторону, заканчиваются на нейронах вегетативного ядра *III* черепно-мозгового нерва, и таким образом обеспечивают проведение к нему влияний зрительной области коры, что оказывается необходимым для осуществления процесса аккомодации. Кроме того, часть проекций адресуется нижней оливе, и через нее — мозжечку. В целом претектальная область включена в комплекс образований, обеспечивающих протекание сложных зрительно-моторных реакций. В частности, помимо процессов аккомодации, она принимает участие в организации вертикальных движений глаз за счет связей с ядрами глазодвигательного нерва.

Тектальная область, *area tectalis*, представлена группой крупных звездчатых нейронов, расположенных под передними холмами и формирующих в эмбриогенезе глубокие слои этих отделов. Однако как по строению, так и по характеру связей тектальная область отличается от дорсальных отделов и часто рассматривается как участок среднемозговой ретикулярной формации (см. гл. X). Наибольшее число афферентов приходит сюда от передних и задних холмов. Афференты направляются многим образованиям, в том числе ядрам *III*, *IV*, *VI* черепно-мозговых нервов и спинному мозгу. Последние формируют текто-спинальный тракт, идущий к мото- и интернейронам верхних сегментов спинного мозга. В его составе проходят и текто-бульбарные волокна, заканчивающиеся на ядрах понто-медулярного уровня. Ипсилатеральные проекции связывают тектальную область с претектальной.

В задних (нижних) холмах, или буграх, *colliculi inferiores*, выделяют несколько ядер. Основная часть холма занята массивным ядром, состоящим из нескольких типов мультиполярных нейронов. Среди них выделяются длинноаксонные нейроны звездчатой и веретеновидной форм и короткоаксонные звездчатые клетки. Поверхностный дорсомедиальный отдел иногда обозначают как кору заднего холма. Среди ее нейронов различают поверхностные удлинённые веретеновидные клетки и лежащие в глубине звездчатые элементы. Афференты задних холмов поступают в составе латеральной петли и проводят импульсацию от нижележащих слуховых образований. Аксоны проекционных нейронов задних холмов выходят на боковую

поверхность, формируют ручки задних холмов и направляются в медиальное коленчатое тело. Часть эфферентов проходит через спайку холмов и идет в тектальную область, что делает возможным осуществление рефлекторных реакций при действии звука (например, поворот головы и глаз в сторону раздражителя). Небольшое число эфферентов адресовано красному ядру.

Таким образом, крыша среднего мозга содержит структуры зрительной и слуховой сенсорных систем, а также области, где осуществляется их взаимодействие.

**Ядра покрывки среднего мозга.** В области тегмента располагается производное крыловидной пластинки — ядро среднемозгового пути тройничного нерва, *nucleus mesencephalicus profundus*. Оно состоит из псевдоуниполярных нейронов, размеры которых увеличиваются в каудальных отделах. Ядро образует тонкую клеточную полоску, идущую на всем протяжении среднего мозга вблизи от дорсолатеральной стенки водопровода. Мезэнцефалическое ядро традиционно рассматривают как скопление первичных сенсорных элементов, гомологичных нейронам чувствительных черепномозговых и спинальных ганглиев. Показано, что сюда поступает импульсация от проприорецепторов мышц, расположенных в области лица, а эфференты адресованы моторным ядрам *V, VII, IX, XI* черепномозговых нервов. Функции этого ядра, по-видимому, заключаются в координации движений жевательных мышц, мышц лица, шеи, деятельности голосовых связок. Вместе с тем имеются данные, указывающие участие его в поддержании постоянства внутренней среды, в частности газового гомеостаза. Об этом свидетельствуют обширные связи нейронов мезэнцефалического ядра с капсулами мозга, с церебро-спинальной жидкостью в области водопровода и результаты физиологических экспериментов, продемонстрировавших высокую чувствительность его элементов к содержанию кислорода и углекислого газа.

Центральное серое вещество среднего мозга, *substantia grisea centralis mesencephali* (ЦСВ), состоит из мелких мультиполярных нейронов, образующих вокруг водопровода мозга слой толщиной около 2 мм (см. рис. 36). Оно имеет несколько отделов, отличающихся по строению и ориентации клеток, однако в целом область эта недостаточно изучена не только у человека, но и у животных. Аfferенты ЦСВ сформированы сенсорными ядрами среднего мозга, а также рядом структур промежуточного и конечного мозга. Среди последних преобладают отделы, входящие в состав лимбической системы (см. гл. IX), имеются проекции и от передних отделов коры большого мозга. Кроме того, в ЦСВ обнаружен прямой вход от нейронов спинного мозга, расположенных в *IV* и *V* пластинках Рекседа (на которых происходит переключение болевой импульсации), чем объясняется участие ЦСВ в восприятии боли. В клинических исследованиях показано наступление анальге-

зии при стимуляции этого отдела мозга человека. Эфференты ЦСВ направляются к таламусу и гипоталамусу, к ретикулярной формации среднего мозга и моста. Исследования, проведенные на животных, обнаружили участие этого отдела в процессах вокализации. Некоторые авторы, подчеркивая связь данной области с лимбическими структурами, считают ее важной для обеспечения вокализационного компонента эмоциональных реакций.

По периферии ЦСВ располагается комплекс ядер, осуществляющих разнообразные зрительно-моторные реакции: ядра глазодвигательного и блокового нервов, промежуточное ядро, ядро задней комиссуры.

Ядро блокового нерва, *nucl. n. trochlearis*, располагается в вентролатеральных отделах ЦСВ на уровне задних холмов и состоит из крупных мультиполярных нейронов, иннервирующих верхнюю косую мышцу глаза. Ядро глазодвигательного нерва, *nucl. n. oculomotorii*, представлено несколькими группами нейронов, расположенными на уровне передних холмов. Латерально располагается скопление крупных нейронов, осуществляющих иннервацию пяти наружных мышц глаза, благодаря чему происходит мигание и становятся возможными различные движения глаз. Медиально по средней линии расположена группа мелких нейронов (ядро Перлиа), иннервирующих внутренние прямые мышцы и вызывающие таким образом конвергенцию зрительных осей (см. рис. 30).

Афферентные проекции к ядрам *III* и *IV* нервов сформированы вестибулярным комплексом, нейронами передних холмов и тектальной области. Между ядрами *III*, *IV*, *VI* нервов существуют тесные взаимные связи, благодаря которым становятся возможными сочетанные движения глаз и стабилизация изображения на сетчатке.

Рострально от крупно- и мелкоклеточных отделов ядра *III* нерва лежит его вегетативный компонент — мелкоклеточное парасимпатическое ядро (ядро Якубовича), *nucl. accessorius n. oculomotorii*, или ядро Эдингер-Вестфалья. На нем заканчиваются проекции претектальной области и передних холмов, а его эфференты адресованы нейронам периферического ресничного ганглия, *g. ciliare*. Последние иннервируют внутренние мышцы глаза: ресничную, меняющую кривизну хрусталика, и мышцу, суживающую зрачок. Таким образом, происходит сужение зрачка при возрастании освещенности и аккомодация (последнее — при участии зрительной области коры). Оба вида реакций осуществляются билатерально за счет обширных комиссуральных связей претектальной области.

Промежуточное ядро (ядро Кахаля), *nucl. interstitialis*, располагается в ростральных отделах среднего мозга, впереди от глазодвигательного. Оно состоит из крупных нейронов, на которых происходит переключение импульсации, входящей от

вестибулярных ядер, передних холмов, претектальной области. Эфференты ядра направляются к ядрам III и IV нервов, лежащему ядру продолговатого мозга. Часть проекций проходит в составе медиального продольного пучка.

Ядро задней комиссуры (ядро Даршкевича), *nucl. commissurae posterior*, лежит в дорсальных отделах ЦСВ и по характеру организации связей подобно промежуточному ядру. Многие его эфференты после перекреста в задней комиссуре входят в медиальный продольный пучок.

Отметим, что все названные ядра глазодвигательного комплекса получают корковые афференты, представленные аксонами нейронов лобно-глазодвигательного поля (см. гл. IX), что делает возможной произвольную регуляцию движений глаз. Кроме того, конвергенция разномодалной импульсации на нейронах тектальной области обеспечивает регуляцию движений глаз, головы и шеи не только в ответ на зрительные, но и другие стимулы.

В ростральных отделах среднего мозга над задним продырявленным веществом по средней линии располагается межножковое ядро, *nucl. interpeduncularis*. Основные афференты его приходят в составе хабенуло-интерпедункулярного тракта от эпиталамической области промежуточного мозга. Часть входит образована нейронами мамиллярных тел гипоталамуса. Эфференты ядра направляются к ретикулярной формации, а также (в составе медиального продольного пучка) к моторным ядрам нижележащих отделов мозга. Функциональная роль ядра у человека недостаточно ясна. Объем ядра и число его связей в процессе эволюции прогрессивно уменьшаются. Полагают, что у человека его активность связана с интеграцией некоторых видов химической чувствительности (обонятельной и висцерохимической) особенно в ранние периоды онтогенеза. Эфференты ядра адресованы ретикулярной формации ствола и сегментальному ядру (ядру Гуддена) (см. ниже).

В области покрышки среднего мозга располагается несколько образований, входящих в состав экстрапирамидной системы, осуществляющей протекание сложно координированных двигательных актов (см. гл. IX). К ним относятся черное вещество, красное и покрышечное педункуло-понтитное ядра (см. рис. 36).

Черное вещество (субстанция), *substantia nigra*, располагается в вентральных отделах покрышки среднего мозга и имеет вид широкого пласта пигментированных нейронов. Ядро состоит из дорсально расположенной компактной части, *pars compacta*, и лежащей вентрально ретикулярной части, *pars reticularis*. Некоторые авторы выделяют и небольшую латеральную часть, *pars lateralis*, находящуюся в дорсолатеральных участках ядра. Клетки компактной части содержат дофамин, этим и объясняется их пигментация, определившая название ядра. Дендриты дофаминергических нейронов пронизывают ретику-

лярную часть черной субстанции и, вероятно, воздействуют на ее элементы.\* Нейроны ретикулярной части лишены пигмента, имеют небольшие размеры и мелкими группами внедряются в основание ножек мозга. Компактная и ретикулярная части черной субстанции значительно отличаются не только по химизму нейронов, но и по характеру организации связей. Аfferенты компактной части образованы гипоталамусом, миндалевидным комплексом, педункуло-понтийным, латеральным хабенулярным ядрами и ядрами шва. Вход к ретикулярной части сформирован ядрами конечного мозга — скорлупой и бледным шаром, а также субталамическим ядром. Эfferенты компактной части направляются к скорлупе и хвостатому ядру, ретикулярная часть проецируется на таламические ядра MD, VA, VL и на педункуло-понтийное ядро. Таким образом, оба отдела черной субстанции формируют связи с многими образованиями вышележащих уровней и тесно связаны друг с другом. Латеральная же часть черной субстанции связана с передними холмами и, возможно, является частью среднемозговой ретикулярной формации.

Красное ядро, *nucleus ruber*, расположено в вентральных отделах покрышки и имеет вид цилиндрической колонны клеток, протянувшейся по всей длине среднего мозга. Каудальная часть его состоит из крупных мотонейронов и у человека невелика. Она является филогенетически древним образованием. Рострально расположенная мелкоклеточная часть — эволюционно молодое образование и достигает максимального развития у человека. Красное ядро окружено капсулой, состоящей из миелинизированных волокон. Значительная часть входов к нему образована элементами зубчатого ядра мозжечка (приходит в составе верхних мозжечковых ножек) и ядра конечного мозга — бледного шара (в составе чечевицеобразного ядра). Эfferентами ядра являются также волокна корково-рубрального тракта, а также аксоны передних и задних холмов.

Эfferенты крупно- и мелкоклеточных отделов оказываются различными. Нейроны крупноклеточного отдела дают начало рубро-спинальному тракту, волокна которого при выходе из ядра совершают перекрест и идут далее в основании ножек мозга к спинальным мотонейронам. От мелкоклеточной части начинается значительная часть центрального покрышечного тракта, *tr. tegmentalis centralis*, идущего к моторным ядрам черепномозговых нервов, нижней оливе, ретикулярной формации понто-медуллярного отдела. Другой путь связывает мелкоклеточную часть с таламическими ядрами VA, VL и хвостатым ядром конечного мозга.

\* Показано, что дендриты нейронов компактной части способны выделять дофамин, который, вероятно, оказывает тормозное воздействие на клетки ретикулярной части черной субстанции, что является примером отрицательной обратной связи в экстрапирамидной системе.

Традиционно красное ядро рассматривается как эфферентное звено, по которому высшие отделы экстрапирамидной системы — ядра конечного мозга и некоторые области коры — оказывают свое влияние на исполнительные образования — моторные ядра спинного и нижних отделов головного мозга. Вместе с тем характер связей мелкоклеточной части красного ядра позволяет считать одной из функций его проведение импульсации от мозжечка в кору большого мозга через таламические ядра VA, VL.

Покрышечное педункуло-понтинное ядро, *nucl. tegmenti pedunculo-pontinus*, относится к числу мало изученных даже у животных. В мозге человека оно располагается в каудальных отделах мезэнцефалона и ограничено верхними ножками мозжечка — медиально, волокнами медиальной петли — латерально и вентрально, дорсально над ним лежит клиновидное ядро ретикулярной формации. В ядре выделяют две части (по плотности клеток) — небольшую, расположенную в дорсолатеральной части каудального полюса компактную часть, *pars compacta*, и рассеянную часть, *pars dissipata*, занимающую основной объем ядра. Недостаточная изученность этого образования не позволяет разделить связи двух его отделов, хотя полагают, что к экстрапирамидной системе имеет отношение лишь компактная часть ядра. Аfferенты, подходящие к ней, берут начало в сенсомоторной области коры, бледном шаре, субталамическом ядре, красном ядре, ретикулярной части черной субстанции. Основные эфференты адресованы компактной части черной субстанции и субталамическому ядру.

В настоящее время трудно оценить роль этого образования, однако можно полагать, что данное ядро включено в систему обратных связей экстрапирамидных образований. Кроме того, оно находится в той области среднего мозга, которая посылает обширные связи к каудальным отделам мозга и источникам ретикуло-спинального тракта. Возможно, именно таким образом у высших приматов и человека обеспечивается «доступ» высших отделов экстрапирамидной системы к моторным образованиям, поскольку функциональное значение и удельный вес рубро-спинального тракта у них невелики.

Значительная часть покрышки занята структурами ретикулярной формации, в частности крупным клиновидным ядром, *nucl. cuneiformis* (см. гл. X). [К производным ретикулярной формации относят и дорсальное покрышечное ядро (ядро Гуддена), *nucl. tegmenti dorsalis*, которое ряд авторов включают в число лимбических образований мозга. Ядро расположено в каудальных отделах среднего мозга в нижней части ЦСВ. Аfferентами его являются аксоны нейронов межножкового ядра, ядра одиночного пути, [волокна мамилло-теgmentального тракта.] Эфференты ядра (в основном в составе дорсального продольного пучка) направляются к моторным и вегетативным ядрам понто-медуллярного отдела. Часть эфферентов адресуется гипоталамусу и проходит в перивентрикулярной системе волокон.

**Проводящие пути** среднего мозга. Основная масса проводящих путей сосредоточена в основании ножек мозга. Здесь проходят пути, берущие начало от коры большого мозга и не переключающиеся на уровне среднего мозга. Корково-мостовые волокна занимают самое медиальное (tr. frontopontinus) и латеральное (tr. occipito- et temporo-pontinus) положения. Корково-спинальные и корково-нуклеарные волокна располагаются в средней части ножек мозга (см. рис. 36).

В тегментальном отделе среднего мозга проходит медиальная петля и волокна верхних ножек мозжечка. От нейронов среднемозговых образований берут начало многие как восходящие, так и нисходящие тракты. Так, в латеральных отделах задних холмов формируются ручки задних холмов, направляющиеся к таламусу. Часть ручек передних холмов также образована эфферентами среднемозгового отдела зрительной системы. Эфферентами ядер различных уровней образования медиальный продольный пучок, fasc. longitudinalis medialis, однако значительный объем его волокон берет начало в промежуточном ядре, ядре задней комиссуры и тегментальной области. В составе пучка проходят и афференты среднего мозга (пути, связывающие вестибулярный и глазодвигательный комплексы), а также проекции верхних олив к ядрам VI и VII черепномозговых нервов. В целом медиальный продольный пучок опосредует передачу влияний и взаимосвязь ряда мезэнцефалических структур и моторных образований продолговатого и спинного мозга. Во многом сходен с ним и дорсальный продольный пучок, f. longitudinalis dorsalis, в составе которого проходят пути, связывающие ди- и мезэнцефальные образования в основном с вегетативными ядрами ствола мозга (см. выше и гл. VII). От красного ядра берет начало значительная часть центрального тегментального (покрышечного) тракта, идущего к нижней оливе, ядрам VII, IX, X, XI черепномозговых нервов и ретикулярной формации. Спинальным мотонейронам адресованы волокна текто- и рубро-спинального трактов, tr. tectoreticulospinalis.

[Комиссуральные связи среднего мозга проходят в составе спаек передних и задних холмов, commissurae colliculorum, а также в задней комиссуре commissura posterior.] Последняя не только обеспечивает комиссуральные связи, но и опосредует взаимодействие разных образований среднего мозга, а также содержит контрлатеральные проекции структур конечного мозга на мезэнцефальные отделы, например корково-холмовые связи.

Таким образом, на уровне среднего мозга располагается ряд образований, участвующих в организации сложных координированных реакций, возникающих в ответ на внешнее воздействие — световое или звуковое. Это обусловлено многочисленными связями комплекса глазодвигательных ядер, а также конвергенцией зрительных и слуховых входов на нейронах тек-

тальной области. Формирующиеся в этом отделе текто- и рубро-спинальные тракты, а также медиальный продольный пучок, иннервируя интер- и мотонейроны спинного мозга, обеспечивают участие скелетных мышц в реакциях, вызванных телецептивными стимулами. Кроме того, ряд образований среднего мозга является компонентами экстрапирамидной и лимбической систем.

## ГЛАВА VII

### ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ МОЗГ

Промежуточный мозг, *Diencephalon*, является роstralной частью ствола мозга и состоит из дорсального и вентрального отделов. К дорсальному относится таламэнцефалон, *Thalamencephalon*, и эпиталамус, *Epithalamus*, к вентральному — подталамическая область — гипоталамус, *Hypothalamus*, и субталамус, *Subthalamus* (рис. 37).

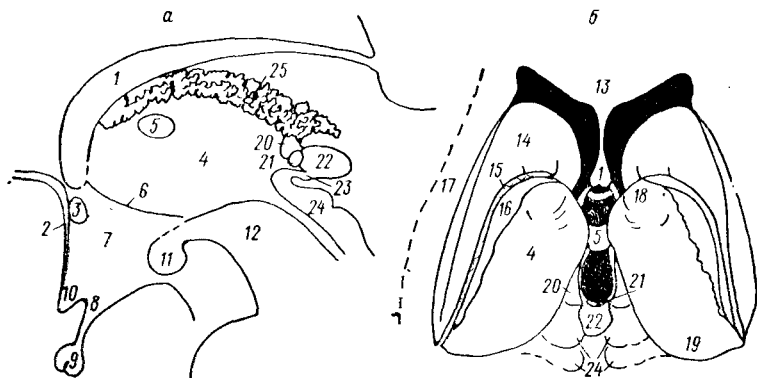


Рис. 37. Медиальная (а) и дорсальная (б) поверхности промежуточного мозга.

1 — свод, 2 — конечная пластинка, 3 — передняя комиссура, 4 — таламус, 5 — межбугорное сращение, 6 — пограничная (гипоталамическая) борозда, 7 — гипоталамус, 8 — углубление воронки, 9 — гипофиз, 10 — зрительное углубление, 11 — мамиллярные тела, 12 — покрывка среднего мозга, 13 — мозолистое тело, 14 — хвостатое ядро, 15 — боковая полоска, 16 — прикрепленная пластинка, 17 — внутренняя капсула, 18, 19 — бугорок (18) и подушка (19) таламуса, 20, 21 — ядра (20) и комиссура (21) поводков, 22 — эпифиз, 23 — задняя комиссура, 24 — четверохолмие, 25 — сосудистое сплетение.

Таламэнцефалон и гипоталамус образуют стенки общей полости — III мозгового желудочка, *ventriculus tertius*, имеющего вид узкой вертикальной щели. Передней стенкой желудочка служит конечная пластинка, *lamina terminalis*, и расположенная дорсально от нее передняя комиссура, *commissura anterior*.



Каудально желудочек ограничен задней комиссурой. Крыша его образована тонким слоем клеток, пронизанным кровеносными сосудами мягкой мозговой оболочки, которые, внедряясь в полость желудочка, образуют его сосудистое сплетение, *plexus chorioideus ventr. tertii*. Вентрально полость желудочка суживается в углубление воронки, *recessus infundibuli*, соединяющее ее с гипофизом, и в зрительное углубление, *recessus opticus*, расположенное рострально (рис. 37).

## § 1. СТРОЕНИЕ ТАЛАМЭНЦЕФАЛОНА

**Таламэнцефалон** — наиболее массивная часть промежуточного мозга — состоит из собственно таламуса, *thalamus*, или зрительного бугра, *thalamus opticus*, и заталамической области, или метаталамуса, *metathalamus*. Вентральная граница отдела проходит по гипоталамической борозде, *s. hypothalamicus* (продолжение *s. limitans*) хорошо заметной на стенках *III* желудочка. От конечного мозга таламус ограничен волокнами внутренней капсулы (латерально) и дном центральной части бокового желудочка (дорсолатерально). Передняя граница образована головкой хвостатого ядра. Дорсокаудально от зрительного бугра расположен эпиталамус.

Таламус представляет собой парное яйцевидное образование длиной около 4 см, заостренный конец которого, обращенный рострально, носит название бугорка, *tuberculum anterior thalami*. Более массивный каудальный полюс зрительного бугра образует подушку, *pulvinar*, вентрально от которой располагаются структуры метаталамуса — латеральное и медиальное коленчатые тела (рис. 37).

Свободная дорсальная поверхность таламуса покрыта слоем белого вещества, *stratum zonale*, и латерально ограничена от хвостатого ядра конечной полоской, *stria terminalis*. По внутреннему краю дорсальной поверхности проходит другой пучок волокон — мозговая полоска, *stria medullaris thalami*. От задненаружного края по диагонали идет сосудистая борозда, *s. chorioideus*, разделяющая поверхность таламуса на две части: латеральную, покрытую прикрепленной пластинкой, *lamina affixa* (эпендимной выстилкой дна бокового желудочка), и медиальную, граничащую с субарахноидальным пространством (см. рис. 37).

Таламэнцефалон состоит из большого числа нейронов, объединенных в ядра. Обнаруживаемое у большинства людей межбугорное сращение, *adhesia interthalamica*, соединяющее медиальные стенки зрительных бугров, также имеет клеточное строение. Следует отметить, что в современной физиологической литературе структуры таламуса и метаталамуса часто рассматриваются вместе как единый таламический отдел промежуточного мозга.

Таламус является чрезвычайно сложно организованным отделом мозга, претерпевшим в ходе эволюционного развития значительные изменения. Этим объясняется невозможность прямой экстраполяции данных, полученных на животных, на организацию зрительного бугра человека. Так, показано, что ряд ядер у высших млекопитающих редуцируется, наличие других не является постоянным даже внутри одного вида, третьи же претерпевают столь интенсивное развитие, что их гомологизация становится затруднительной. Среди существующих классификаций, построенных с использованием различных критериев, наиболее употребительными являются классификации Уолкера [1938] и Хасслера [1959], в основе которых лежат морфологические критерии — гистологическая однородность и характер организации связей. Первая классификация в основном используется в экспериментальных исследованиях, вторая — в клинике.

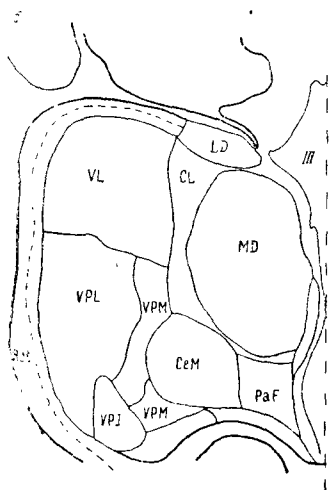
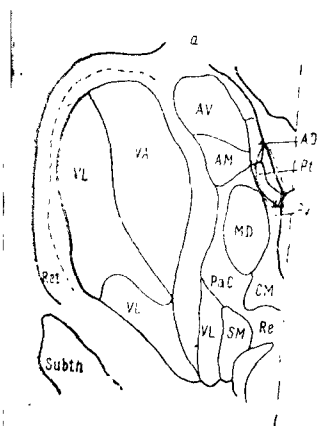
Рассмотрим подробнее классификацию **таламических ядер**. Таламус разделен V-образной внутренней медуллярной пластинкой на несколько ядерных групп — переднюю, медиальную и латеральную. Кроме того, область межбугорного сращения и перивентрикулярные отделы объединяют в группу ядер средней линии, а каудальный полюс таламуса и метаталамус — в заднюю группу ядер (рис. 38).

*Передняя группа* ядер занимает область таламического бугорка и представлена тремя ядрами: наиболее крупным передневентральным ядром, *nucl. anteroventralis (AV)*, переднедорсальным, *nucl. anterodorsalis (AD)*, и переднемедиальным, *nucl. anteromedialis (AM)*.<sup>\*</sup> Нейронный состав их достаточно однороден: основную часть клеток составляют так называемые релейные нейроны средних размеров (20—35 мкм), имеющие несколько (от 4 до 10) относительно коротких дендритов, образующих дисковидное поле ветвлений, ориентированное перпендикулярно восходящим проекциям. Аксоны этих нейронов имеют небольшое число коллатералей и формируют эфференты ядер. Менее многочисленны здесь интернейроны — небольшие клетки (12—20 мкм) с коротким аксоном и несколькими длинными дендритами. В ядре AM обнаруживаются и крупные ретикулоподобные элементы.

*Ядра средней линии* являются наиболее переменными по положению и размерам. К ним относятся: паравентрикулярное ядро, *nucl. paraventricularis (Pa)*, расположенное вдоль стенки III желудочка, паратениальное, *nucl. paratenialis (Pt)*, лежащее перивентрикулярно в области бугорка, а также центральное медиальное ядро, *nucl. centralis medialis (CM)*. В межбугорном сращении выделяют ромбовидное, *nucl. rhomboidalis (Rb)*, и соединяющее, *nucl. reuniens (Reu)*, ядра, а также

<sup>\*</sup> Отметим, что в названиях ядер таламуса принято использовать аббревиатуру от латинских терминов, означающих пространственное положение того или иного ядра внутри зрительного бугра. Например, положение ядра AD соответствует этому названию — в мозге млекопитающих оно располагается в переднем полюсе и занимает его поверхностные отделы. Однако в силу сложной пространственной организации и различных направлений филогенетического развития мозга млекопитающих такое совпадение названия и положения обнаруживается далеко не для каждого таламического ядра.

центральную серую массу, *massa grisea centralis*. Ядра этой группы состоят из редко расположенных мультиполярных нейронов.



**Медиальная группа ядер** непосредственно примыкает к ядрам средней линии. Латеральной ее границей служит внутренняя медуллярная пластинка. В эту группу входят: крупное дорсальное медиальное ядро, *nucleus medialis dorsalis (MD)*, и расположенное книзу от него вентральное медиальное ядро, *nucleus medialis ventralis (MV)*, состоящие из редких и небольшого числа интернейронов. В ядре MD выделяют крупноклеточную часть, лежащую вентромедиально, и латеральную мелкоклеточную часть.

В переднем отделе зрительного бугра вдоль волокон внутренней медуллярной пластинки располагается субмедиальное ядро, *nucleus submedialis (Sub)*. Между разделяющимися ветвями медуллярной пластинки находится крупный срединный центр, *centrum medianum (CeM)*, в состав которого помимо округлых и веретеновидных нейронов средней величины входят и крупные ретикулоподобные клетки. Среди во-

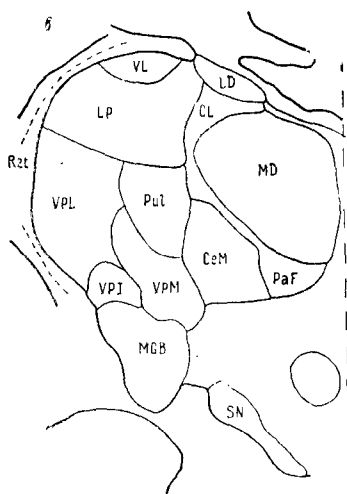


Рис. 38. Расположение ядер таламуса на фронтальном сечении [Dekaban, 1954].

*a* — *в* — уровни срезов. *S. n.* — *substantia nigra*. Объяснения в тексте.

локон медуллярной пластинки и вблизи хабенуло-интерпедункулярного тракта располагаются парафасцикулярное, *nucl. parafascicularis* (PaF), и небольшое латеральное центральное ядро, *nucl. centralis lateralis* (CL), состоящие из мультиполярных с редкими дендритами ретикулоподобных нейронов. Ядра CeM, PaF, CL часто выделяют в отдельную группу интраламинарных ядер, поскольку у животных они составляют небольшие клеточные группы, внедренные в медуллярную пластинку. У человека же ядра CeM и PaF достигают значительных размеров, и последнее чаще обозначается как парафасцикулярный комплекс, состоящий из нескольких ядер.

*Латеральная группа* ядер располагается кнаружи от внутренней медуллярной пластинки. В ее вентральных отделах содержатся два больших ядра: латеральное вентральное, *nucl. ventralis lateralis* (VL), и переднее вентральное, *nucl. ventralis anterior* (VA). Дорсально от них располагаются заднее латеральное, *nucl. lateralis posterior* (LP), и дорсальное латеральное, *nucl. lateralis dorsalis* (LD), ядра. Под ними лежат структуры так называемого вентробазального комплекса: заднелатеральное вентральное ядро, *nucl. ventralis posterolateralis* (VPL), заднемедиальное вентральное, *nucl. ventralis posteromedialis* (VPM), и заднее промежуточное вентральное ядро, *nucl. ventralis posterior intermedius* (VPI). Клеточный состав ядер латеральной группы оказывается достаточно однородным — основной объем занят релейными нейронами, менее значительно число короткоаксонных интернейронов. В состав ядер вентробазального комплекса, кроме того, входят редкие крупные (до 50 мкм) ретикулоподобные клетки, а также особого типа мелкие (около 5 мкм) безаксонные нейроны. К латеральной группе относят и ретикулярное ядро, *nucl. reticularis thalami* (Ret), которое имеет вид тонкой изогнутой пластинки, ограничивающей боковую поверхность зрительного бугра, и лежит между наружной медуллярной пластинкой и внутренней капсулой. По составу оно значительно отличается от других ядер данной группы — большинство его элементов является крупными мультиполярными нейронами с редкими маловетвящимися дендритами и аксонами, которые, претерпевая бифуркацию, направляют свои ветви как вверх, так и вниз вдоль оси ствола мозга.

*Заднюю группу* ядер образуют подушка зрительного бугра и структуры метаталамуса. Подушка, *pulvinar* (Pul) — наиболее крупное таламическое ядро, состоящее из крупных мультиполярных нейронов, расположенных медиально, и средней величины релейных клеток, образующих латеральный отдел. В состав метаталамуса входят коленчатые тела (см. рис. 27).

Латеральное коленчатое тело (ЛКТ), *corpus geniculatum lateralis* (CGL), состоит из дорсальной и вентральной частей. Дорсальная часть, *pars dorsalis*, имеет слонское строение и представлена мелкими и крупными релейными нейронами. Аф

афферентами ее являются в основном волокна зрительного тракта и ручек передних холмов. Показано, что волокна, проводящие импульсацию от палочек сетчатки, проецируются на крупнопонейронные слои, от колбочек — на слои мелких нейронов. Афференты дорсальной части адресованы полям 17, 18 затылочного полюса полушарий, вентральной части ЛКТ и некоторым другим таламическим ядрам (см. ниже). Вентральная часть, *pars ventralis*, называемая у человека и приматов прегенкулятным ядром, состоит из крупных ретикулоподобных клеток. Основную массу ее афферентов составляют проекции дорсальной части ЛКТ, кроме того, сюда приходит импульсация от передних холмов, мозжечка и сетчатки. Афференты вентральной части адресованы интраламинарным ядрам таламуса, передним холмам, претектальной области и ретикулярной формации среднего мозга. Ядро не имеет выхода на кору и, как показано в экспериментальных исследованиях, участвует в организации зрительно-моторных реакций.

Медialное коленчатое тело (МКТ), *corpus geniculatum medialis* (CGM), включает несколько ядер, формирующих основную, *pars principalis*, и крупноклеточную части, *pars magnocellularis*. Основная часть подразделяется на вентральный и дорсальный отделы. Первый имеет слоистое строение за счет упорядоченного расположения тел пучковидных нейронов и дискоидных полей ветвлений их дендритов, второй состоит из крупных мультиполярных клеток. Афференты к основной части приходят в составе ручек задних холмов, эфференты образуют вход в 41, 42 поля височной доли. Кроме того, отсюда начинаются пути к задним холмам, крупноклеточной части МКТ, к некоторым другим таламическим ядрам. Крупноклеточная часть наряду с пучковидными нейронами содержит крупные ретикулярные клетки. Афферентами этого отдела МКТ являются волокна медиальной части ручек задних холмов, медиальной петли, аксоны нейронов основной части МКТ, мозжечка, вестибулярных ядер. Эфференты крупноклеточной части адресованы височной области коры и ядрам конечного мозга.\*

Изучение таламуса с точки зрения организации его связей привело к созданию морфофункциональной классификации ядер, согласно которой они подразделяются на три группы: проекционные, или релейные, ассоциативные и неспецифические.

**Проекционные ядра** характеризуются наличием четко пространственно организованных входов афферентных волокон и выходом на локальные области новой коры. В зависимости от того, какой области коры адресованы проекции, выделяют сенсорные, моторные и лимбические проекционные ядра.

\* Следует отметить, что некоторые авторы относят к задней группе таламуса и претектальные образования, расположенные на границе со средним мозгом: претектальную область, претектальное ядро и ядро задней комиссуры (см. гл. VI).

К проекционным *сенсорным* ядрам относят ядра задней группы — основную часть МКТ, дорсальную часть ЛКТ, а также ядра VPL, VPM, VPI вентробазального комплекса. Основной афферентный поток, приходящий к указанным отделам ЛКТ и МКТ, связан с активностью зрительных и слуховых рецепторов соответственно. Эфференты же их распределяются в локальных отделах новой коры (см. выше) таким образом, что сохраняется четкое представительство различных рецептивных зон, и можно говорить о ретино- или томотопии зрительных и слуховых проекций как на уровне таламуса, так и на уровне соответствующих зон коры.

Основная импульсация поступает к ядрам вентробазального комплекса по волокнам медиальной петли и спинно-таламического тракта. Для этих ядер также показана строгая пространственная организация входов, иными словами, здесь сохраняется топографическое представительство поверхности тела — соматотопия. Соматотопия обнаруживается и при анализе характера распределения эфферентов вентробазального комплекса, адресованных полям 1, 2, 3, 4, 6 новой коры. Кроме того, ядро VPI, получающее вторичные вкусовые проекции, направляет свои эфференты в поле 43.

К проекционным *моторным* ядрам относятся ядра VA и VL. Основным источником их афферентов является внутренний сегмент бледного шара. Другие афференты берут начало в мозжечке и проходят в составе верхних его ножек. Для ядра VL обнаружены входы вестибулярных ядер. Эфференты ядер VA, VL адресованы сенсомоторной области коры — полям 4, 6.

К проекционным *лимбическим* ядрам относятся ядра AD, AV, AM передней группы. Основные афференты их образованы нейронами мамиллярных тел гипоталамуса. Кроме того, нейроны ядра AV получают проекции гиппокампа, а двух других ядер — афференты септальной области (см. ниже). Эфференты ядер передней группы распределяются в лимбической области коры, расположенной на медиальной поверхности полушария (в поле 27 от ядра AD, в полях 23, 24 — от AV и 24, 32 — от AM), а кроме того, в формациях гиппокампа.

Таким образом, несмотря на различия в организации проводящих путей, для всех проекционных ядер показана общая основная функция — проведение импульсации — в определенных области коры, что обеспечивает быстрое проведение сенсорной афферентации (сенсорные ядра), взаимодействие стволовых и корковых отделов, связанных с центральной организацией движений (моторные ядра), а также проведение экстеро- и интероцептивной импульсации в лимбические отделы коры — лимбические ядра.

**Ассоциативные ядра** характеризуются множественностью источников афферентации и относительно локальным выходом

на так называемые ассоциативные области коры. К этой группе относятся ядра LP, LD, Pulv, MD. Общей характерной чертой ядер LP, LD, Pulv является наличие большого числа афферентов от ЛКТ и МКТ, от интраламинарных ядер и миндалевидного комплекса. Ядра LP, LD получают, кроме того, проекции от передних и задних холмов и ядер вентробазального комплекса. Аксоны релейных нейронов ядер LP и LD проецируются на теменную область коры, поля 5, 7. Эфференты Pulv направляются в затылочную (поля 18, 19), нижнетеменную (поля 39, 40) и верхневисочную (поле 22) области коры. Ядра LP, PD, Pulv вместе с зонами проекций образуют целостную таламо-париетальную систему, повреждение которой вызывает нарушение или невозможность осуществления ряда сложных форм распознавания, речи, нарушение схемы тела.

Характер связей ядра MD во многих отношениях отличается от только что описанных. Это касается прежде всего многочисленности источников его афферентации, среди которых невозможно установить преобладающие. Так, помимо свойственных всем ассоциативным ядрам входов от сенсорных и интраламинарных ядер, а также от миндалевидного комплекса, MD получает проекции от гипоталамуса, ядер конечного мозга и гиппокампа. Эфференты ядра распределяются в лобных отделах коры (поля 8—12, 45—47), часть нейронов адресуют проекции эпиталамусу, гиппокампу, миндалинам. Тесные связи ядра MD с лобными областями новой коры позволили сформулировать представление о таламо-фронтальной ассоциативной системе. Данные о функциональной роли ядра оказываются весьма разнообразными и иногда противоречивыми, однако все они свидетельствуют о его участии в контроле эмоциональных состояний и в сложных процессах восприятия пространства и времени.

В целом ассоциативные ядра таламуса являются эволюционно молодыми отделами диэнцефалона, и их формирование происходит параллельно развитию ассоциативных областей новой коры. Интеграция разномодальной импульсации на нейронах ассоциативных ядер и дальнейшее проведение ее в кору обеспечивает протекание ряда сложных процессов распознавания, восприятия, опосредует активность лимбических структур.

Группа **неспецифических ядер** получает проекции от большого числа мозговых образований и характеризуется диффузными проекциями на обширные области коры. К этой группе относят интраламинарные ядра и ядра средней линии. Их афференты берут начало в разных отделах слуховой, зрительной и соматосенсорной систем, в красном ядре, черной субстанции, в ядрах мозжечка, а также в гиппокампе и миндалевидном комплексе. Несколько иначе организованы афференты ретикулярного таламического ядра, которое ряд авторов также относят к данной группе. Его нейроны получают входы от других

неспцифических ядер таламуса, от сенсорных таламических ядер и от бледного шара. Эфференты неспцифических ядер как полагали ранее, лишены какой-либо определенной топографии и не проецируются на новую кору. Однако к настоящему времени показана приуроченность их эфферентов к определенным областям коры. Так, нейроны ядер средней линии адресуют проекции в теменную, орбито-фронтальную и лимбическую области коры. Интраламинарные ядра проводят импульсацию в теменную, а ретикулярное ядро — в орбито-фронтальную области. Помимо корковых областей неспцифические ядра проецируются и на ядра конечного мозга.

Таким образом, неспцифические ядра таламуса представляют собой гетерогенную как по составу, так и по характеру связей группу. Интраламинарные ядра таламуса часто рассматривают как интраламическую ассоциативную систему, а ретикулярное ядро как структуру, опосредующую проведение информации к лобной области коры. Данные клиники свидетельствуют об участии этих ядер в генезе эмоциональных состояний, в организации аффективных реакций. Следует отметить также, что сильное развитие ретикулярного и интраламинарных ядер обнаруживается только у человека.

Ядра средней линии относятся к наиболее древним отделам таламуса. Функции их, по-видимому, заключаются в осуществлении тонических неспцифических влияний на кору большого мозга. Характер нейронной организации ядер данной группы, а также особенности их проекций позволяют некоторым авторам рассматривать неспцифические ядра таламуса как ростральное продолжение ретикулярной формации ствола мозга.

В заключение следует отметить, что в основу изложенной классификации положены принципы организации связей таламических ядер с корой. Эта классификация не является всеобъемлющей, так как в ней, например, не учитывается эволюционный «возраст» того или иного отдела. Кроме того, в нее не включаются таламические ядра, не проецирующиеся на кору большого мозга — вентральный отдел ЛКТ и крупноклеточная часть МКТ. Однако принятые критерии позволяют при анализе организации связей таламэнцефалона прийти к выводу о параллельности развития и функциональном единстве многих таламических ядер и областей коры. При этом во всех функциональных группах ядер — проекционных, ассоциативных и неспцифических — можно обнаружить существование двух относительно независимых отделов, один из которых связан со структурами лимбической системы, а другой имеет отношение к организации экстерорецепции. В целом же для рассмотренных образований (за исключением вентрального отдела ЛКТ и крупноклеточной части МКТ) характерно отсутствие проекций к моторным отделам ствола мозга, что еще раз подчеркивает морфофункциональное единство таламуса и коры боль-



шого мозга. Эфференты таламических ядер поступают в составе волокон внутренней капсулы.

## § 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ЭПИТАЛАМУСА

Эпиталамическая область расположена дорсомедиально по отношению к каудальным отделам зрительного бугра и занимает относительно небольшой объем (см. рис. 37). В ее состав входит треугольник поводков, *trigonum habenulae*, образованный как расширение каудальной части мозговых полосок таламуса, и расположенные в его основании ядра поводков, *pucll. habenulae*. Треугольники соединены комиссурой поводков, *com. habenularum*, в глубине которой проходит задняя комиссура. На поводках — парных тяжах, начинающихся от треугольника, подвешено непарное шишковидное тело, *corpus pineale*, или эпифиз, *epiphysis* — коническое образование длиной около 6 мм. В передней части он связан с обеими комиссурами и лежащим в задней стенке III желудочка субкомиссуральным органом, *organum subcommissurale*.

Ядра поводков сформированы двумя клеточными группами — медиальным и латеральным поводковыми (хабенулярными) ядрами, *pucll. habenulae medialis et lateralis*. Афферентами медиального ядра являются волокна мозговых полосок, проводящие импульсацию от лимбических образований конечного мозга (области перегородки, гиппокампа, миндалин), а также от ядра MD, бледного шара и гипоталамуса. Латеральное ядро получает входы от латеральной преонтической области, внутреннего сегмента бледного шара и ядра MD. Эфференты медиального ядра, адресованные интерпедункулярному ядру среднего мозга, формируют отогнутый пучок (пучок Мейнперта), *fasc. retroflexus*, или хабенуло-интерпедункулярный тракт, *tr. habenulo-interpeduncularis*. Эфференты латерального ядра поводков следуют в составе этого же пути, проходя через межжонковое ядро без переключений и адресуются компактной части черной субстанции, ЦСВ и ретикулярным ядрам среднего мозга.

Таким образом, проекции обоих поводковых ядер приурочены к моторным образованиям ствола и ретикулярной формации. У низших позвоночных эта система является важным звеном, опосредующим влияние лимбических образований на моторные системы мозга и обеспечивающим пищедобывательное поведение. Функциональная роль этих отделов мозга у приматов и человека не ясна. Полагают, что хабенуло-интерпедункулярная система, созревающая в онтогенезе много раньше других моторных систем, обеспечивает протекание пищевых реакций в раннем постнатальном онтогенезе.

Другой отдел эпиталамуса — эпифиз — является железой внутренней секреции и состоит из глиальных элементов и особых клеток пинеалоцитов. Эпифиз иннервируется ядрами поводков, к нему подходят волокна мозговых полосок, задней комиссуры, а также проекции верхнего шейного симпатического

ганглия. Аксоны, входящие в железу, ветвятся среди пинеалоцитов, обеспечивая регуляцию их активности. К числу биологически активных веществ, вырабатываемых эпифизом, относятся мелатонин и вещества, играющие важную роль в регуляции процессов развития, в частности, полового созревания. Эпифиз влияет на клетки подспаечного органа, который, в свою очередь, принимает участие в регуляции водно-солевого обмена. Следует отметить, что субкомиссуральный орган с характерными особенностями его структуры можно обнаружить только ранние периоды пренатального онтогенеза человека.

### § 3. СТРОЕНИЕ ГИПОТАЛАМУСА И СУБТАЛАМУСА

Гипоталамус, *Hypothalamus* — небольшая по объему область мозга, располагается в вентральном отделе диэнцефалона (см. рис. 37). На базальной поверхности мозга гипоталамус располагается кзади от зрительного перекреста, а каудально без видимых границ переходит в покрывку среднего мозга (см. рис. 35, *a*). Каудальная граница отдела условно проходит по линии, соединяющей мамиллярные тела и заднюю комиссуру. Латеральные границы проходят по внутреннему краю ножек мозга. Наиболее крупными образованиями гипоталамуса являются мамиллярные тела, расположенные в переднем отделе заднего продырявленного вещества. Рострально от них располагается серый бугор, *tuber cinereum*, постепенно переходящий в воронку, *infundibulum*, на конце которой находится гипофиз, *hypophysis*. Следует отметить, что хотя гипофиз частично происходит из гипоталамической закладки, его обычно не относят к области промежуточного мозга, а рассматривают как железу внутренней секреции.

На фронтальных сечениях гипоталамус представлен нейронными скоплениями, окружающими дно и стенки нижней части *III* желудочка. Области, в которых обнаруживается большая плотность клеточных тел, обозначают как ядра, зоны с диффузно расположенными нейронами называют полями.

Существует несколько классификаций гипоталамических образований. По одной из них в медио-латеральном направлении в гипоталамусе выделяют три области: перивентрикулярную, медиальную и латеральную (рис. 39).

**Перивентрикулярная** область гипоталамуса представлена несколькими слоями мелких (8—12 мкм) нейронов, расположенных вдоль стенок *III* желудочка. Слои клеточных тел чередуются с продольно идущими волокнами. Наиболее крупное клеточное скопление этой области располагается в базальной части и носит название ядра воронки, *nucl. infundibularis*. В его состав входят крупные нейроны (до 30—35 мкм), обладающие способностью к нейрокринии — выработке биологически активных веществ, так называемых релизинг-факторов.

Последние транспортируются по аксонам и выделяются в капиллярную сеть срединного возвышения, *eminentia medialis*, расположенного в передней стенке гипофизарной ножки, и, таким образом, достигают передней доли гипофиза, где регулируют выработку ряда гормонов.

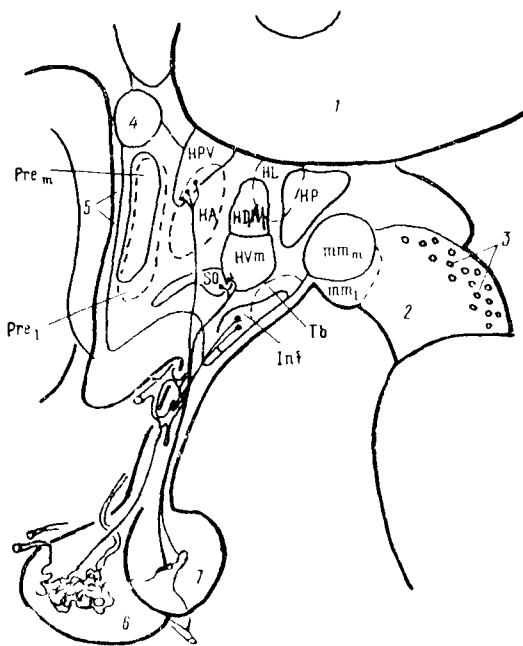


Рис. 39. Расположение основных ядер гипоталамуса (по: Nieuwenhuys с. а., 1978).

1 — таламус, 2 — вентральный отдел покрышки среднего мозга, 3 — заднее продырявленное вещество, 4 — передняя комиссура, 5 — конечная пластинка, 6, 7 — передняя (6) и задняя (7) доли гипофиза. Показаны связи гипоталамических нейронов с гипофизом через портальную систему. Остальные обозначения — в тексте.

**Медиальная** область наиболее богата клеточными элементами и составляет основной объем гипоталамуса человека. В rostro-каудальном направлении медиальная зона разделяется на переднюю, среднюю и заднюю клеточные группы.

В состав *передней* группы входит паравентрикулярное ядро, *nucl. paraventricularis* (HPV), представляющее собой широкую вертикальную полосу клеток (длиной до 7,5 мм), идущую от зрительного перекреста вентрально, до ядер средней линии таламуса — дорсально. Вентрально от ядра HPV располагается супраоптическое, или надзрительное ядро, *nucl. supraopticus* (SO), ограниченное латеральной частью оптического перекреста. Ростральные отделы передней группы занимают слабо дифференцированные диффузное супраоптическое, *nucl. supraopticus diffusus*, и супрахиазматическое ядра, *nucl. suprachiasmaticus*, которые часто объединяются под названием переднего гипоталамического ядра, *nucl. anterior hypothalami* (HA). В структурном отношении ядра передней группы характеризуются наличием крупных секреторных нейронов (размером 30—

35 мкм), аксоны которых образуют мощный гипоталамо-гипофизарный тракт, *tr. hypothalamohypophysialis*, насчитывающий до 200 тыс. аксонов. Его волокна спускаются по гипоталамической ножке в нейрогипофиз и выделяют в его портальную систему гормоны окситоцин и вазопрессин (см. рис. 39).

К *средней* группе относится вентро-медиальное ядро, *nucl. hypoth. ventromedialis* (HVM), идущее от мамиллярных тел до ядра SO. Над ним располагается дорсомедиальное ядро, *nucl. hypoth. dorsomedialis*, (HDM), которое почти не отграничено от HVM. Оба ядра состоят из средних и мелких нейронов разнообразной формы с небольшим числом слабоветвящихся дендритов.

В состав *задней* группы входит несколько ядер, среди которых выделяется хорошо дифференцированное заднее гипоталамическое ядро, *nucl. hypoth. posterior* (HP). Это ядро спереди граничит с ядрами HDM и HVM, а каудально тянется до рострального отдела ЦСВ среднего мозга. У человека оно состоит из крупных ретикулоподобных нейронов. К задней группе относятся и комплекс мамиллярных ядер, объединяющий медиальное, латеральное и промежуточное ядра, *nucl. corporis mammillaris medialis, intermedius, lateralis* (ММ<sub>м</sub>, ММ<sub>и</sub>, ММ<sub>л</sub>). Первое является наиболее крупным ядром и у человека составляет основной объем видимых с базальной поверхности мамиллярных тел. Его нейронный состав отличается наличием особых клеток с короткими ветвящимися дендритами и длинными аксонами, формирующими миелинизированные проекции к формациям гиппокампа.

*Латеральная* область гипоталамуса отделена от медиальной волокнами свода. (Латеральной ее границей служит внутренняя капсула и субталамическая область.) Каудально она переходит в вентральную часть покрывки среднего мозга. Латеральная область наиболее значительно дифференцируется у человека и состоит из латерального гипоталамического ядра, *nucl. hypoth. lateralis* (HL), содержащего помимо мелких и средних нейронов крупные ретикулоподобные клетки, а также ядер серого бугра, *nucl. tuberales* (Tb). Последние делятся на туберальное, *nucl. tuberalis*, туберо-мамиллярное, *nucl. tubero-mammillaris* и туберо-латеральное, *nucl. tubero-lateralis*. Ядра серого бугра дифференцируются только у приматов и человека, по клеточному составу близки к ретикулярным образованиям.

Ряд авторов включают в гипоталамус и преоптическую область, *area preoptica* — небольшой участок мозга между оптическим перекрестом и передней комиссурой. В ней выделяют перивентрикулярное преоптическое ядро, *nucl. preopticus periventricularis*, а также медиальное и латеральное ядра, *nucl. preoptici medialis et lateralis* (Pre<sub>м</sub>, Pre<sub>л</sub>), являющиеся ростральным продолжением соответствующих областей гипоталамуса (см. рис. 39).

Наиболее характерной особенностью **связей гипоталамуса** является множественность источников афферентации и перекрытие их проекций на различных гипоталамических группах.

Общим для всех гипоталамических ядер является наличие прямых входов от коры большого мозга, в особенности, от орбито-фронтальной ее области. Однако для каждой отдельной группы ядер существуют свои источники преимущественной афферентации. Так, основная масса корковых афферентов, приходящих к передней группе ядер, берет начало в полях лобных долей: 44, 45, 47, 8, 10. Для ядер средней группы характерно преобладание проекций от задней орбитальной коры и полей 6, 8; для задней гипоталамической группы — от полей 4, 6, 8.

Значительная часть других афферентных волокон также берет начало в телэнцефальных образованиях: палеокортексе, гиппокампе и миндалевидном комплексе. Кроме названных ко всем гипоталамическим ядрам показан вход от передней группы таламуса и ядра MD.

Среди источников афферентации, расположенных в каудальных отделах ствола, значительное место занимают [норадренергические нейронные группы, посылающие проекции ко всем гипоталамическим ядрам, и серотонинергические нейроны ядер шва, проецирующиеся на переднюю группу ядер] (см. также гл. XI). Кроме того, для латеральной и задней клеточных групп показано значительное число афферентов, берущих начало в области центрального серого вещества среднего мозга и ретикулярной формации понто-медулярного отдела.

Сенсорные входы в гипоталамус представлены в различных ядерных группах. Так, передняя группа ядер получает прямые входы от волокон зрительного тракта. В этом случае, как обнаружено на животных, дендриты гипоталамических нейронов проникают сквозь стенку III желудочка и, ветвясь в области зрительного перекреста, образуют синаптические контакты с волокнами. Многие гипоталамические ядра передней и средней групп получают проекции ядра солитарного тракта, что обеспечивает поступление в гипоталамус импульсации от вкусовых и висцеральных рецепторов. Кроме того, для ядра HVM показаны входы от дорсального ядра латеральной петли.

Несколько отличаются от названных проекции к мамиллярным телам. Их афференты в основном представлены миелинизированными аксонами нейронов формаций гиппокампа, поступающими сюда в составе волокон свода.

Основной характеристикой эфферентных проекций гипоталамуса является их максимальная приуроченность к моторным образованиям ствола мозга, выход на железы внутренней секреции — эпифиз и гипофиз, а также тесные связи со структурами древней коры и базальными ганглиями.

Особое место в вопросе об эфферентах гипоталамуса занимает проблема организации корковых проекций. Традиционно

полагали, что связь гипоталамуса с новой корой опосредуется таламическими ядрами AD, AV, AM, MD, однако в литературе имеются сведения о существовании прямых входов в новую кору от некоторых гипоталамических ядер. Эфферентные проекции к миндалевидному комплексу и базальным ганглиям обнаружены от большинства ядер гипоталамуса.

Наиболее характерной особенностью распределения эфферентов гипоталамуса является их приуроченность к исполнительным (моторным и гормональным) образованиям мозга. Так, передняя группа ядер через портальную систему гипофиза оказывает регулирующее влияние на нейрогипофиз, а инфундибулярное ядро через кровеносную систему срединного возвышения осуществляет воздействие на аденогипофиз. Влияние на эпифиз осуществляется, по-видимому, за счет участия ядер поводков, получающих импульсацию из гипоталамуса. От всех ядерных групп гипоталамуса показаны проекции к ретикулярным отделам ствола и вегетативным его ядрам. При этом медиальная группа в основном иннервирует парасимпатические отделы, а латеральная и задняя — симпатические. Задняя группа ядер имеет помимо прочих тесные связи с передней группой таламуса, а также с ядром Гуддена среднего мозга, а через него, с ретикулярной формацией.

Проводящие пути гипоталамуса проходят в нескольких гетерогенных трактах, берущих начало в различных отделах мозга.

Наиболее важной проводящей системой является медиальный пучок переднего мозга, *fasc. telencephalicus medialis*, идущий от базальных отделов телэнцефалона (из области перегородки) до латеральных отделов ретикулярной формации ствола мозга. В его составе проходят гипоталамические афференты, берущие начало в области древней и орбитальной (новой) коры, волокна от дорсального ядра латеральной петли, а также дофамин- и норадренергические проекции. Эфференты гипоталамуса, проходящие в составе этого тракта, адресуются вентральному тегменту и центральному серому веществу среднего мозга, голубому пятну, а также палеокортикальным образованиям конечного мозга.

Другой системой связей, содержащей гипоталамические проекции, является дорсальный продольный пучок (пучок Шютца), *fasc. longitudinalis dorsalis*, обеспечивающий взаимные связи многих отделов ствола мозга. В его составе проходят гипоталамические афференты, представленные аксонами нейронов ядра солитарного тракта, ядер шва, ядра Гуддена и центрального серого вещества. В составе этого же тракта проходят аксоны гипоталамических нейронов, осуществляющих иннервацию моторных и вегетативных ядер черепномозговых нервов, симпатических ядер спинного мозга, ядра Гуддена и центрального серого вещества.

Небольшая по объему конечная полоска, *stria terminalis*,

помимо прочего обеспечивает двусторонние связи гипоталамуса и миндалины. Паллидарные афференты гипоталамуса (проекции бледного шара) проходят в составе лентиккулярной петли, таламические — в составе нижней таламической ножки.

Наряду с названными, имеются и собственные гипоталамические тракты. К ним относится крупный миелинизированный пучок — свод, *logix*, основной объем которого образован волокнами, связывающими гипоталамус с формациями гиппокампа. На уровне передней комиссуры свод разветвляется. Меньшая его часть осуществляет иннервацию преоптической области, большая — передней гипоталамической группы и мамиллярных тел. От мамиллярных ядер берут начало два крупных миелинизированных тракта — мамилло-таламический тракт (тракт Вик д'Азира), *tr. mamillothalamicus*, и мамилло-теgmentальный тракт (тракт Гуддена), *tr. mamillotegmentalis*. Первый направляется к передней группе таламуса, второй — осуществляет связь гипоталамических образований с ядром Гуддена и ретикулярным ядром покрышки. Перивентрикулярный пучок, *l. periventricularis*, содержит афферентные и эфферентные немиелинизированные волокна, проходящие в стенках III желудочка и связывающие гипоталамус с ядрами таламуса (интра-ламинарными, средней линии, ядром MD). Гипоталамо-гипофизарный тракт связывает нейросекреторные ядра с портальной системой гипофиза.

Функциональная классификация ядер гипоталамуса отсутствует, хотя, как было сказано выше, можно выделить группу нейросекреторных ядер, включающих SO, PV, Inf. Наиболее характерной особенностью их, помимо тесной связи с обоими отделами гипофиза, является наличие прямых входов от сетчатки. Полагают, что это может служить основой для обеспечения циркадной ритмики в активности желез внутренней секреции.

Некоторые авторы делят гипоталамус в соответствии с эффектами его стимуляции на симпатическую и парасимпатическую области. Однако такая классификация не является ни исчерпывающей, ни точной, поскольку области влияния на вегетативные центры в гипоталамусе перекрываются.

В целом причина отсутствия функциональной классификации гипоталамической области заключается в многообразии и сложности ее влияний на другие отделы мозга и на организм вообще. Так, помимо участия гипоталамуса в поддержании гомеостаза выявлена значительная его роль в регуляции таких системных реакций, как пищевые, половые, реакция ярости. В опытах с использованием самостимуляции в медиальной зоне гипоталамуса обнаружены «центры удовольствия», «голода», «жажды», «насыщения». Стимуляция заднего гипоталамуса или его повреждение приводит к появлению сновидных состояний, а в некоторых случаях — к летаргии; это свидетельствует в

после предположения о том, что латеральная область гипоталамуса является роstralным продолжением ретикулярной формации мозга и включена в ретикулярную активирующую систему (см. гл. X). Мамиллярные тела являются важным компонентом лимбической системы и включены в процессы организации эмоциональных реакций. Кроме того, данные клиники свидетельствуют об участии этих образований в организации краткосрочной памяти. Наконец, в последнее время появляются работы, показывающие участие этого комплекса в активности «биологических часов».

В целом многочисленные и разнообразные эффекты, возникающие при поражении или экспериментальном воздействии на гипоталамус, говорят о его участии в регуляции гормонального и тканевого обмена, а также в контроле эмоционально-мотивационных состояний. Морфологически это обеспечивается включением его в лимбическую систему. Следует отметить, однако, что функции гипоталамуса человека изучены недостаточно полно. Прежде всего это относится к ядрам серого бугра, некоторые из которых выделяются только у приматов и человека.

Субталамус, *Subthalamus*, расположен в вентральном отделе каудальной части диэнцефалона и состоит из субталамического ядра (Люисова тела), *incl. subthalamicus*, неопределенной зоны, *zona incerta*, и полей Фореля. Дорсальная граница представлена зрительным бугром, вентральная — гипоталамусом, каудально субталамус переходит в покрывку среднего мозга (см. рис. 37).\*

Субталамическое ядро представляет собой протяженную (около 12 мм) клеточную массу эллипсоидной формы, замещающую в роstralных отделах черную субстанцию. Латерально ядро ограничено волокнами внутренней капсулы. Медиально от него и впереди от красного ядра располагается продолжение тегментальной области среднего мозга — поле Фореля H, содержащее миелинизированные волокна, связывающие красное ядро с ядрами конечного мозга и корой. Латерально от субталамического ядра вверх расходятся таламические пучки, или поля Фореля H<sub>1</sub>, непосредственно примыкающие к нижней части зрительного бугра. Вентрально от них проходит чечевицеобразный пучок, *fasc. lenticularis*, или поле Фореля H<sub>2</sub>. Между полями H<sub>1</sub> и H<sub>2</sub> располагается неопределенная зона (рис. 40).

Люисово тело — основной клеточный компонент субталамуса, получает большое число афферентов от наружного и внутреннего сегментов бледного шара, от сенсомоторной области коры и ядер конечного мозга — скорлупы и хвостатого ядра.

---

\* Последнее обстоятельство позволяет некоторым авторам включать в субталамус роstralный полюс красного ядра и межножковое ядро среднего мозга.



Эфференты его направляются к красному ядру, черной субстанции, бледному шару.\* Таким образом, субталамическое ядро системой двусторонних связей включено в комплекс образований, имеющих непосредственное отношение к организации движений — экстрапирамидную систему.

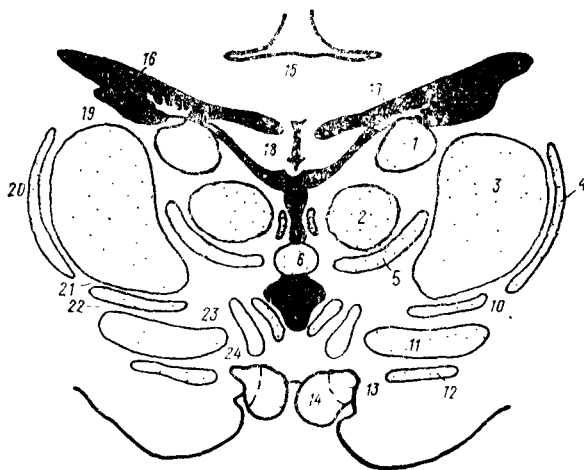


Рис. 40. Ядра промежуточного мозга на уровне субталамического отдела.

1-3 — группы ядер таламуса (1 — передняя, 2 — медиальная, 3 — латеральная), 4-6 — ядра таламуса (4 — ретикулярное, 5 — интраламинарные, 6 — средней линии), 8 — заднее ядро гипоталамуса, 9 — латеральная область, 10 — неопределенная зона, 11 — субталамическое ядро, 12 — черная субстанция; 13, 14 — латеральное (13) и медиальное (14) ядра мамиллярных тел, 15 — мозолистое тело; 16, 17 — боковые желудочки и сосудистое сплетение; 18 — свод, 19 — конечная полоска, 20 — внутренняя капсула, 21-23 — поля Фореля (21 —  $H_1$ , 22 —  $H_2$ , 23 —  $H$ ), 24 — мамилло-таламический тракт.

Нейроны неопределенной зоны получают проекции в виде коллатералей корково-нуклеарного и корково-спинального трактов и, в свою очередь, проецируются на красное и субталамическое ядра.

Поля Фореля в основном представлены скоплением миелинизированных волокон, соединяющих красное ядро с корой большого мозга (поле  $H$ ), таламус с ядрами конечного мозга (поле  $H_1$ ), субталамус с базальными ганглиями (поле  $H_2$ ). Часть проходящих в полях Фореля путей отдает коллатерали небольшим клеточным скоплениям, расположенным здесь, — ядрам полей Фореля, *nuclei campi Foreli*. (*nuclei area  $H, H_1, H_2$* ).

\* Тесные связи субталамического ядра с бледным шаром рассматриваются некоторыми авторами как доказательство общности их происхождения из единой закладки — энтопедункулярного ядра вентрального таламуса.

## КОНЕЧНЫЙ МОЗГ

Конечный мозг, *Telencephalon*, является самым крупным отделом головного мозга человека и состоит из плаща, *pallium*, узлов основания, или базальных ганглиев, *g. basales* (*nuclei basales*), и боковых желудочков, *ventriculi laterales*.

Плащ, представленный поверхностно расположенным скоплением нейронов, относится к корковым формациям и имеет сложный рельеф за счет большого числа борозд, *sulci*, и извилин, *gyri*. Базальные ганглии лежат в глубине полушарий и построены по ядерному типу. Полости конечного мозга имеют сложную конфигурацию: расположенный в каждом из полушарий желудочек состоит из переднего, заднего и нижнего рога, соединенных общей центральной частью.

Передний рог, *cornu anterior*, лежит в лобном полюсе и ограничен спереди, снизу и сверху коленом мозолистого тела. Медиальная его стенка образована прозрачной перегородкой, *septum pellucidum*, состоящей из двух глиальных мембран, ограничивающих замкнутое заполненное ликвором пространство, *cavum septi pellucidi*. Часть дна и латеральную стенку переднего рога образуют базальные ганглии. Центральный отдел бокового желудочка, *pars centralis*, представлен узкой горизонтальной щелью, верх которой сформирован коленом мозолистого тела, а низ — базальными ядрами. Нижний рог расположен в височной области и ограничен сверху частью хвостатого ядра, медиально — гиппокампом. Задний рог представляет собой суживающуюся кзади щель, латеральная стенка которой образована мозолистым телом, а другие — затылочной долей полушарий. Сосудистое сплетение, расположенное в боковых желудочках конечного мозга, *plexus chorioideus ventriculi laterales* проникает сюда из III мозгового желудочка.

Все корковые формации, занимающие поверхность конечного мозга, состоят из большого числа нейронов и делятся на области, поля, подполя, исходя из специфики распределения их элементов и особенностей организации проекций. По распространенной классификации И. Н. Филимонова, корковые формации принято разделять на древнюю, *paleocortex*, старую, *archeocortex*, и новую кору, *neocortex*. Последняя составляет основной объем плаща и на всем протяжении отграничена от более древних отделов так называемой межзачаточной корой, которая включает две области — перипалеокортекс, *peripaleocortex*, разграничивающий новую и древнюю кору, и периархикортекс, *periarcheocortex*, окружающий области старой коры на ее границе с новой.

Критерием выделения неокортикальных областей является полное их отделение от перивентрикулярных клеточных масс, дающих начало ядрам конечного мозга, а также обязательное прохождение в эмбриональном развитии стадии шестислойного строения. Архикортикальные формации также относятся к полностью отделенной коре, но по структурной организации сходны лишь с нижними отделами новой коры. Палеокортекс является полутделенным, *semicortex*, и к нему относят те области плаща, которые имеют области перехода к ядерным образованиям конечного мозга. Для межзубочной коры характерна постепенность изменения ее архитектоники от старых и древних формаций к неокортикальным.

Объем корковых формаций различен. Так, относительные величины новой, старой и древней коры в условных единицах составляют 95, 6; 2,2; 0,6 соответственно. Размеры перипалеокортекса в тех же единицах оказываются равными 1,3 и 0,3.

## § 1. ЯДРА КОНЕЧНОГО МОЗГА

Весь комплекс базальных ганглиев, или базальных ядер, расположен в толще полушарий латерально и, отчасти, вентрально по отношению к таламусу. Он включает хвостатое и чечевицеобразное ядра, ограду, миндалевидный комплекс и безымянную субстанцию.

Наиболее крупным из базальных ганглиев является хвостатое ядро, *nucleus caudatus*, имеющее большое ретро-каудальное протяжение. Утолщенный передний его конец — головка хвостатого ядра, *caput nucleus caudati*, располагается в переднем отделе бокового желудочка и снизу граничит с передним продырявленным веществом. Дорсально и каудально головка переходит в тело хвостатого ядра, *corpus nucleus caudati*, которое, начинаясь от рострального полюса таламуса, идет вверх и назад под дном центральной части бокового желудочка, постепенно истончаясь. На уровне каудального полюса таламуса оно переходит в хвост хвостатого ядра, *cauda nucleus caudati*, направляющийся вниз и окружающий зрительный бугор. Рострально хвост продолжается вдоль нижнего рога бокового желудочка и заканчивается у миндалевидного комплекса в переднем отделе височной доли. Таким образом, хвостатое ядро формирует почти полный круг, открытый книзу.

Чечевицеобразное ядро, *nucleus lentiformis*, располагается над передним продырявленным веществом латерально от зрительного перекреста. На фронтальных сечениях оно имеет вид клина, вершина которого обращена медиально к таламусу, а основание — латерально, к ограде (рис. 41). Большое число прослоек, состоящих из миелинизированных волокон, разделяющих компоненты ядра, обусловили его название — полосатое тело,

corpus striatum. Внутренней границей чечевицеобразного ядра служит внутренняя капсула, *capsula interna*, латерально оно отделено от ограды наружной капсулой, *capsula externa*. Медулярными пластинками чечевицеобразное ядро делится на

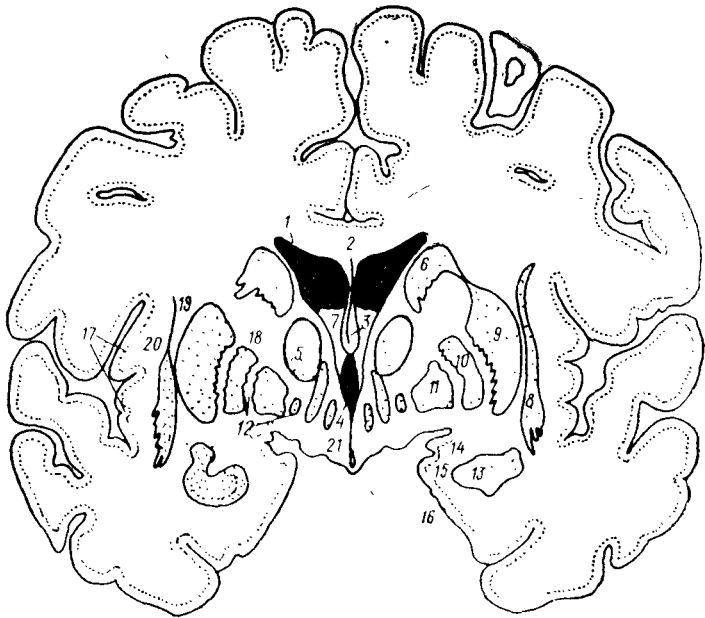


Рис. 41. Фронтальный разрез конечного мозга на уровне базальных ганглиев.

1 — передний рог бокового желудочка, 2 — мозолистое тело, 3 — свод, 4 — III желудочек, 5 — таламус, 6 — головка хвостатого ядра, 7 — межжелудочковое отверстие, 8 — ограда, 9 — скорлупа, 10, 11 — наружный (10) и внутренний (11) сегменты бледного шара, 12 — наружная и внутренняя медулярные пластинки, 13 — миндалина, 14, 15 — полулунная (14) и двойная (15) извилины, 16 — парагиппокамповая извилина, 17 — островок, 18—20 — капсулы (18 — внутренняя, 19 — наружная, 20 — самая наружная), 21 — гипоталамус.

два отдела. Внешний носит название скорлупы, *putamen*, и наружной медулярной пластинкой отделен от внутреннего отдела — бледного шара, *globus pallidus*. Бледный шар, в свою очередь, представлен двумя сегментами, разделенными внутренней медулярной пластинкой. Наружный сегмент — единое образование, а внутренний у человека поделен на латеральную и медиальную части. Несмотря на пространственную близость компонентов чечевицеобразного ядра, они имеют разное филогенетическое происхождение и в процессе эмбриогенеза развиваются по-разному. Бледный шар, или паллидум, в силу более древнего происхождения рассматривается как старая часть полосатого тела — палеостриатум. Скорлупа и хвостатое ядро, имеющие общее эмбриональное происхождение, сходные ней-

ронное строение и характер организации связей, объединяются в неостриатум, или просто стриатум.

Клеточный состав стриатума достаточно однороден: подавляющее большинство (до 98%) его элементов представлено нейронами средних размеров, имеющими дендриты с большим числом шипиков и короткие, богатые коллатеральными аксоны. Незначительное число клеток имеют крупные размеры, веретеновидную или треугольную форму тела и длинные, покидающие пределы комплекса, аксоны. Распределение этих типов нейронов в стриатуме не равномерно: у человека они образуют пять концентрических слоев, смешивающихся от дорсолатеральной к вентромедиальной области неостриатума. Число мелких нейронов в этом направлении возрастает и достигает максимума в вентромедиальном отделе скорлупы.

Особенностью афферентных связей неостриатума является обилие корковых входов при доминировании фронтальных отделов. Афференты, берущие начало в сенсомоторных и соматосенсорных областях (поля 1—4) проецируются, сохраняя соматотонию на нейроны скорлупы, а хвостатое ядро получает основные связи от полей 6, 8, 9. Афференты от других областей не столь многочисленны, но во всех случаях проекции корковых нейронов одного поля приходят на строго локальные участки неостриатума, и таким образом разные отделы хвостатого ядра и скорлупы находятся под преимущественным влиянием определенных зон коры большого мозга. Как правило, корковые афференты представлены аксонами нейронов V слоя, лишены коллатералей, т. е. проекции носят строго направленный характер. В неостриатум приходят афференты и от интраламнарных ядер таламуса CeM и PaF. Первое в основном адресует проекции в скорлупу, второе — в хвостатое ядро. Показаны также входы и от ядер VA, VL, MD, крупноклеточной части МКТ, мозжечка. Значительное число афферентов неостриатума образовано дофаминергическими нейронами компактной части черной субстанции.

Характер взаимодействия стриатных нейронов с афферентами и закономерности внутриядерных связей далеко не ясны, существует несколько гипотетических схем соединений элементов стриатума (рис. 42).

Подавляющее большинство эфферентов неостриатума, выходя компактными пучками, направляются к обоим сегментам бледного шара. При этом проекции хвостатого ядра и скорлупы, не перекрываясь, адресуются соседним участкам паллидума. Часть волокон проходит его без переключений и идет к ретикулярной части черной субстанции. Менее значительны связи стриатума с субталамическим и красным ядрами, нижней оливой, голубым пятном, ядрами шва. Связи стриатума с корой, по-видимому, опосредуются таламическими ядрами VA и VL. Источником проекционных эфферентов стриатных обра-

зований могут являться не только крупные, но и мелкие нейроны, часть которых имеет выходящие за пределы ядра аксоны.

Бледный шар, *globus pallidus*, состоит из крупных мультиполярных нейронов треугольной формы и является достаточно гомогенным по клеточному составу. Основная часть его аффе-

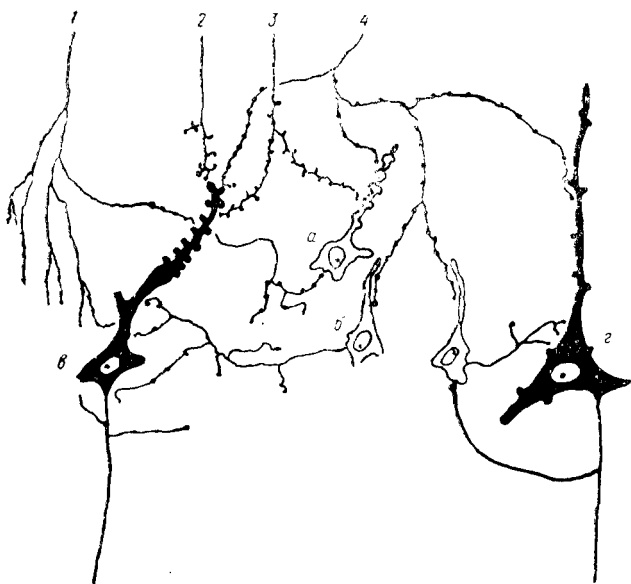


Рис. 42. Схема соединения нейронов стриатума [Pasik e. a., 1980].

*а* — холинергический, *б* — ГАМК-ергический интернейроны, *в*, *г* — ГАМК- и пептидергический эфферентные нейроны, 1—4 — стриарные афференты (1 — мез- и диэнцефалические, 2 — таламические, 3 — корковые, 4 — нигральные).

рентов имеет стриатное происхождение. Другим источником входов является субталамическое ядро. Распределение афферентов внутри сегментов паллидума отличается незначительно, эфферентные же проекции оказываются разными. Для наружного сегмента бледного шара показан лишь выход на субталамическое ядро. Внутренний сегмент формирует связи с многими образованиями. Его аксоны образуют два крупных проводящих тракта. Один из них отходит от медиальной части сегмента, огибает его медиально и дорсально и направляется сначала во внутреннюю капсулу, а затем сквозь субталамическое ядро к полю  $H_2$ . Этот путь составляет дорсальную часть чечевицеобразного пучка, *fasc. lenticularis*. Вентральная часть отходит от латерального отдела внутреннего сегмента и идет по вентральной стороне бледного шара к полю  $H_2$ . Отсюда об- части лентиккулярного пучка направляются каудально, поворачивают перед красным ядром и затем в составе поля  $H_1$  дости-

гают таламических ядер VA, VL, CeM. Незначительная часть волокон переключается, не достигая таламуса, на нейронах красного и ледункуло-понтитного покрышечного ядер. Эфференты внутреннего сегмента паллидума адресуются также субталамическому и поводковым ядрам, ядру глазодвигательного нерва.

В функциональном отношении нео- и палеостриатные образования являются важным звеном экстрапирамидной системы, осуществляющей регуляцию сложнокоординированных движений (см. гл. IX).

Ограда, *claustrum*, располагается снаружи от чечевицеобразного ядра и отделена от него наружной капсулой, *caps. externa*, от коры ее отделяет самая наружная капсула, *caps. extrema*. Ограда имеет необычную для ядра форму тонкой пластинки серого вещества, ориентированной вертикально и имеющей максимальную поверхность в проекции на латеральную стенку полушарий. Росто-каудальная протяженность ее у человека составляет 35—54 мм, высота — 6—10 мм, толщина — 3 мм.

Для нейронного состава ограды характерна значительная полиморфность: здесь обнаружены звездчатые, веретенovidные, округлые и пирамидоподобные нейроны с различным характером ветвлений дендритов и с аксонами, богатыми коллатеральными. Наиболее многочисленны корковые входы, берущие начало во всех областях новой коры, таламические входы образуются ядром CeM. Данные, полученные на животных, свидетельствуют о существовании стриатных, нигральных и амигдалярных проекций. Эфференты ограды направляются к обширным областям новой коры, стриатуму, миндалине, обонятельной луковице, ядру CeM, мозжечку. Таким образом, и по характеру связей, и по нейронному составу это ядро значительно отличается от стриатума.

Функциональная роль ограды не изучена.\* Эксперименты на животных дают весьма разнообразные и не всегда воспроизводимые эффекты. Тем не менее, согласно одному из мнений, ограда играет важную роль в организации висцеральных реакций, кроме того, показано, что электрическая стимуляция ограды вызывает появление вегетативных компонентов эмоциональных реакций, выражающихся в изменении частоты дыхания, сердечных сокращений, интенсивности слюноотделения.

Миндалевидный комплекс, *corpus amygdaloideum*, или миндалина (амигдала) представляет собой крупное образование (11×8,4×4,6 мм), расположенное в дорсомедиальной части височной доли над ростральным отделом нижнего рога боко-

---

\* Клиника не располагает случаями изолированного повреждения этой структуры. Сильные же двигательные расстройства, сопровождающие кровоизлияния в эту область, по-видимому, объясняются близостью важнейших проводящих путей, идущих в наружной и самой наружной капсулах.

вого желудочка. Медуллярные пластинки делят комплекс на несколько ядер, образующих два отдела амигдалы — кортико-медиальный и базо-латеральный. Кроме того, в ростральной части выделяют слабодифференцированную переднюю амигдалоидную область (рис. 43).

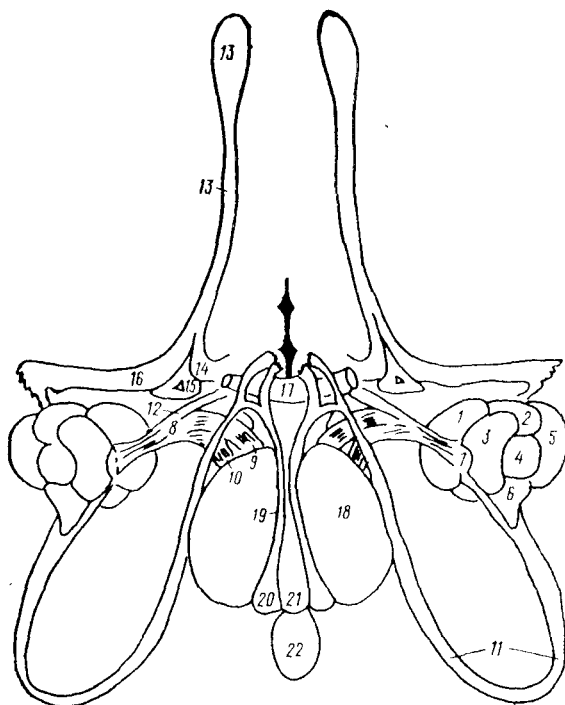


Рис. 43. Миндалевидный комплекс и система его связей [Nieuwenhuys e. a., 1978].

1—6 — ядра миндалевидного комплекса (1 — кортикальное, 2 — переднее, 3 — медиальное, 4 — центральное, 5 — латеральное, 6 — базальное), 7 — п. TOL, 8 — вентральный амигдало-фугальный тракт, 9 — нижняя таламическая ножка, 10 — медиальный продольный пучок переднего мозга, 11 — конечная полоска, 12 — диагональная полоска Брока, 13 — обонятельная луковица и тракт, 14 — медиальная обонятельная полоска, 15 — обонятельный бугорок, 16 — латеральная обонятельная полоска, 17 — передняя комиссура, 18 — таламус, 19 — медуллярная полоска, 20, 21 — ядра (20) и комиссура (21) поводков, 22 — эпифиз.

Кортико-медиальная часть, *pars corticomediaлис amigdalae*, сформирована нейронными группами, лежащими в дорсомедиальной области комплекса. В ее состав входят: кортикальное, медиальное и центральное ядра, *nucl. corticalis, medialis et centralis amigdalae*, а также небольшое ядро латерального обонятельного тракта, *nucl. lateralis tr. olfactorii (nTOL)*, лежащее между кортикальным и медиальным ядрами. Для строения кортикального и ядра nTOL характерны черты организа-



ции палеокортикальных формаций: в их состав входят пирамидные клетки, лежащие слоями, и мультиполярные элементы. Степень выраженности слоев в ядре pTOL зависит от уровня развития обонятельной рецепции, и у человека это ядро имеет регрессивные признаки. Для медиального и центрального ядер характерен однообразный состав — здесь преобладают редковетвистые длинноаксонные нейроны с большим числом шипиков на дендритах.

Базо-латеральная часть, *pars basolateralis amigdalae*, включает крупное латеральное ядро, *nucl. lateralis amigdalae*, и небольшое базальное, или добавочное ядро, *nucl. basalis (accessorius) amigdalae*. Нейроны этих ядер относятся к длинноаксонным и густоветвистым. Аксоны образуют большое число коллатералей, формирующих внутриамигдаларные связи.

Передняя амигдалоидная область, *area amigdaloida anterior*, состоит из диффузно расположенных клеток разной величины. В оральной ее части, являющейся продолжением извилины Брока (см. ниже), выделяется скопление крупных нейронов.

Основные афференты миндалевидного комплекса берут начало в структурах обонятельной системы. Так, прямой вход обонятельных луковиц обнаружен для кортико-медиального отдела, в базо-латеральную часть миндалины обонятельный вход сформирован препирiformной корой (см. ниже). Миндалина получает значительное число проекций от преоптической области и гипоталамуса, которые адресуются всем ее отделам. Источником корковых афферентов служат височные и орбитофронтальные области. В ряде работ показано существование сенсорных проекций к миндалине — слуховых, зрительных, вкусовых. О морфологических путях проведения этой импульсации известно немного: достоверно показан вход от парабрахияльного ядра ретикулярной формации, опосредующего поступление афферентов от вкусовой сенсорной системы. Предполагается также наличие прямых входов от МКТ.

Эфференты миндалевидного комплекса образованы либо длинноаксонными, либо пирамидными нейронами и адресованы большому числу структур промежуточного и конечного мозга — лобной, височной и островковой областям новой коры, области перегородки, преоптическому и гипоталамическому отделам. Каудальные эфференты амигдалы в основном образованы центральным ядром и идут к области покрышки и ЦСВ среднего мозга, к ретикулярной формации понто-медуллярного уровня и дорсальному ядру блуждающего нерва. Кроме того, показаны двусторонние связи миндалевидного комплекса с черной субстанцией, ядрами шва, голубым пятном.

К проводящим системам комплекса относятся: латеральная обонятельная и конечная полоски, а также вентральный амигдало-фугальный тракт (см. рис. 43).

Латеральная обонятельная полоска, *stria olfactoria lateralis*, представлена аксонами митральных клеток обонятельной луковицы, которые заканчиваются на нейронах кортико-медиального отдела. Помимо афферентов в полоске содержатся и амигдало-фугальные волокна, осуществляющие обратную связь со вторичными нейронами обонятельной системы.

Конечная полоска, *stria terminalis*, в основном относится к кортико-медиальной части миндалины. Выходя компактным пучком из каудального полюса амигдалы, она проходит вдоль внутренней границы хвостатого ядра и, достигая передней комиссуры, разделяется на пре-, пост- и собственно комиссуральные части. Прекомиссуральная часть связывает миндалину с преоптической областью и гипоталамусом. В посткомиссуральной части проходят афферентные и эфферентные связи амигдалы, гипоталамуса и латеральной преоптической области. Здесь же идут волокна миндалины, направляющиеся к ядру ложа конечной полоски, *nuc. striae terminalis*. Это ядро представлено группой нейронов, сопровождающих волокна конечной полоски на всем ее протяжении и, вероятно, осуществляющих связь миндалины со стриатумом. Комиссуральная часть полоски обеспечивает связи симметричных отделов комплекса и проходит в каудальных отделах передней комиссуры.

Вентральный амигдало-фугальный тракт, *tr. amigdalofugalis, ventralis*, начинается от дорсомедиальной части комплекса и проходит через безымянную субстанцию и переднее продырявленное вещество. Затем часть волокон направляется в кору, другие в составе нижней таламической ножки — в таламус и гипоталамус, наконец, третьи образуют амигдало-теgmentальный тракт, *tr. amigdalotegmentalis*, обеспечивающий связи миндалины с мезэнцефальными отделами и содержащий, помимо эфферентов, афферентные проекции к амигдале.

В функциональном отношении миндалину рассматривают как часть лимбической системы (см. гл. IX). Тесные двусторонние связи ее с гипоталамусом обуславливают важную роль миндалины в регуляции вегетативных и нейроэндокринных реакций.\*

Безымянная субстанция (Рейхарта), *substantia innominata*, является полоской серого вещества, лишенной четких границ

---

\* Интерес клиницистов к функциям этого образования объясняется тем, что при поражениях височной доли, а следовательно, и миндалины, наблюдается сложный комплекс расстройств, включающий нарушение эмоциональных реакций, субъективного переживания эмоций, процессов запоминания, что, вероятно, обеспечивается ее тесным взаимодействием с формациями гиппокампа и ядром MD таламуса. Однако несмотря на значительное число исследований и клинических наблюдений, данных оказывается пока недостаточно для оценки роли миндалевидного комплекса в организации поведенческих реакций.

и идущей от височной дуги передней комиссуры до амигдалы — латерально, от бледного шара — каудально, ядра ложа конечной полоски — медиально. Таким образом, это самый вентральный отдел базальных ганглиев, граничащий с древней корой. Аfferенты безымянной субстанции в основном происходят от обонятельного бугорка и вентральной части головки хвостатого ядра, nucl. accumbens. Эfferенты направляются к субталамическому ядру и гипоталамусу. Функциональное значение этого отдела мозга человека не ясно. У животных, вероятно, он вместе с nucl. accumbens и обонятельным бугорком образует единую систему, во многом аналогичную стрио-паллидарной и имеющую непосредственное отношение к координации ольфакто-моторных реакций.

## § 2. ДРЕВНЯЯ И СТАРАЯ КОРА

Отделы плаща, относящиеся к палеокортексу, занимают небольшие области, лежащие на базальной поверхности лобных долей. В их состав включают обонятельные луковицы, обонятельный треугольник, диагональную, септальную, периамигдаллярную и препириформную области (рис. 44).

Обонятельные луковицы, *bulbus olfactorius*, представляют собой удлиненные (около 10 мм) овальные образования, занимающие самое роstralное положение из всех отделов древней коры. Они имеют слоистое строение за счет упорядоченного расположения нейронов и зон их контактов. Наиболее характерными для обонятельных луковиц являются многочисленные митральные клетки, которые получают импульсацию от сенсорных обонятельных нейронов, расположенных в слизистой оболочке носовой полости. Другие типы нейронов обонятельных луковиц — перигломерулярные, пучковые, зернистые — в основном формируют внутренние связи отдела. Синаптическая организация луковиц достаточно сложна, между всеми типами клеток показаны как возбуждающие, так и тормозные взаимодействия. Последние, как полагают, обеспечиваются перегломерулярными нейронами.

Основные эfferенты обонятельных луковиц представлены аксонами митральных клеток, которые, образуя обонятельный тракт, *tr. olfactorius*, направляются к переднему обонятельному ядру, препириформной и другим отделам старой и древней коры. В состав тракта входят и аксоны пучковых клеток, зона иннервации которых ограничена латеральным обонятельным трактом. Полагают также, что именно они, проходя в составе передней комиссуры, обеспечивают контрлатеральные взаимодействия обонятельных луковиц.

Аfferентами обонятельных луковиц помимо сенсорных входов являются проекции нейронов извилины Брока, голубого пятна, ядер шва. Функциональное значение их, по-видимому,

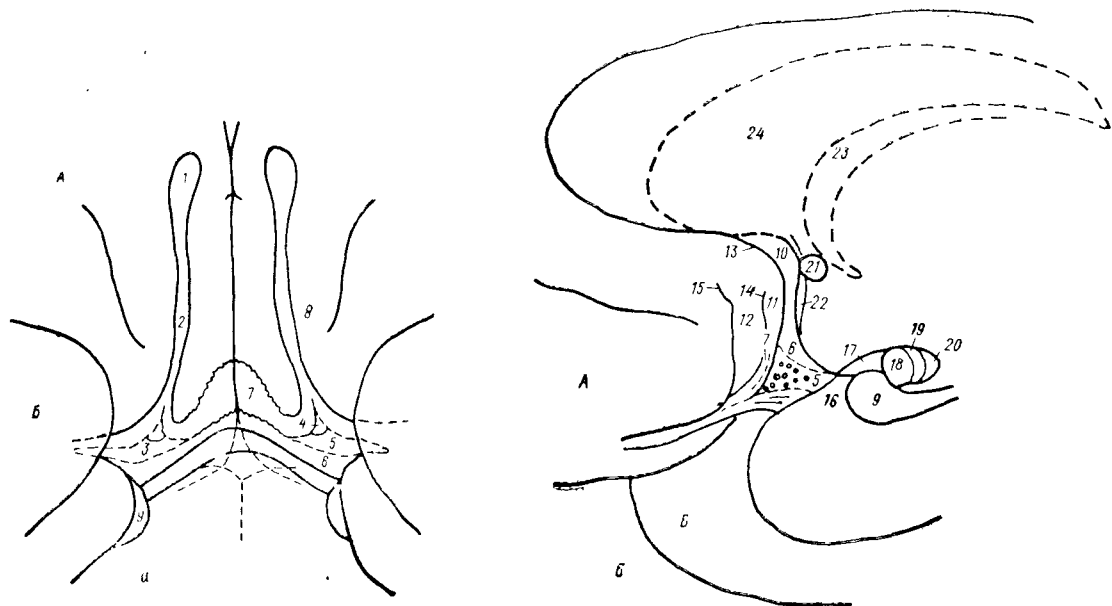


Рис. 44. Формации древней и старой коры на базальной (а) и медиальной (б) поверхностях.

А, Б — лобная (А) и височная (Б) доли: 1—4 — обонятельные: 1 — луковицы, 2 — тракт, 3 — треугольник, 4 — бугорок, 5 — переднее продырявленное вещество, 6—12 — извилины (6 — диагональная Брока, 7, 8 — медиальная (7) и латеральная (8) обонятельные, 9 — двойная, 10 — подмозолистая, 11 — коленчатая, 12 — парольфакторная), 13—15 — парольфакторные борозды (13 — задняя, 14 — медиальная, 15 — передняя), 16 — препириформная область, 17 — полулунная извилина, 18 — извилина крючка, 19 — связка Джакомини, 20 — интралимбическая извилина, 21 — передняя комиссура, 22 — конечная пластинка, 23 — свод, 24 — прозрачная перегородка.

заключается в регуляции обонятельных реакций в зависимости от внутреннего состояния, а также других факторов, например новизны стимула, наличия раздражителей других модальностей.

Волокна обонятельного тракта проходят по базальной поверхности лобной доли и в основании обонятельной борозды образуют обонятельный треугольник, *trigonum olfactorium*, покрытый снаружи тонким слоем серого вещества. Передний его отдел занимает диффузная клеточная группа — переднее обонятельное ядро, *nucl. olfactorius anterior* (рис. 44, 45). Строе-

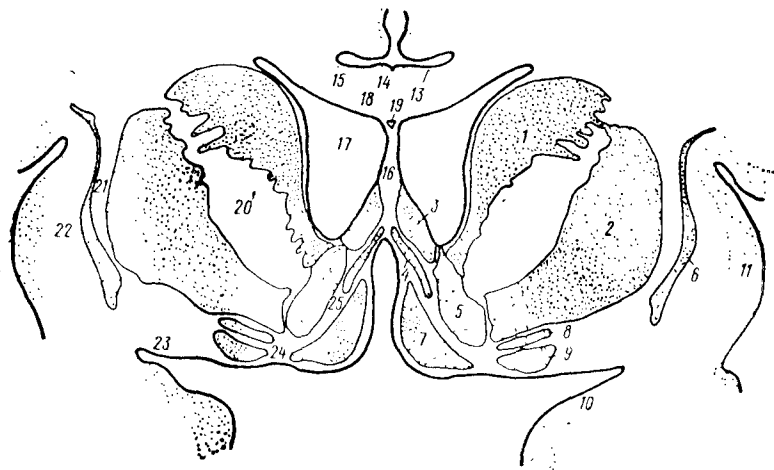


Рис. 45. Формации старой и древней коры на фронтальном срезе на уровне перегородки [Nieuwenhuys e. a., 1978].

1 — головка хвостатого ядра, 2 — скорлупа, 3, 4 — ядра перегородки (3) и диагональной полоски (4), 5 — *nucl. assimbeus*, 6 — ограда, 7 — медиальная обонятельная извилина, 8 — безымянная субстанция, 9 — переднее обонятельное ядро, 10 — препириформная кора, 11 — кора островка, 12 — поясная извилина, 13—15 — супракоммиссуральный гиппокамп (13 — серый покров мозолистого тела, 14 — медиальная и 15 — латеральная продольные полоски), 16 — прозрачная перегородка, 17 — передний рог бокового желудочка, 18 — мозолистое тело, 19 — полость прозрачной перегородки, 20—22 — капсулы (20 — внутренняя, 21 — наружная, 22 — самая наружная), 23, 24 — латеральная (23) и медиальная (24) обонятельные полоски, 25 — диагональная полоска Брока.

ние этого ядра сходно по составу с гранулярным слоем обонятельной луковицы, и на этом основании его принято рассматривать как непосредственное продолжение данного слоя. В основании треугольника залегает сильно редуцированный у человека обонятельный бугорок, *tuberculum olfactorium*. Сзади от него расположено переднее продырявленное вещество, *substantia perforata anterior*, пронизанное многочисленными отверстиями. Между ним и зрительным перекрестом располагается диагональная извилина Брока, *g. diagonalis* (Broca), которая проходит из наружного угла продырявленного вещества к внутреннему и продолжается на медиальной поверхности полушарий в виде подмозолистой извилины, *g. subcallosus*.

В глубине извилины Брока находится небольшая группа нейронов и проходит компактный пучок волокон. Последний образует диагональную связку Брока, *bandaetta diagonalis*, а клеточное скопление носит название ядра диагональной связки.

Септальная область располагается на внутренней стенке полушарий. Каудально ее граница проходит по передней комиссуре, *commissura anterior*, и конечной пластинке, *lamina terminalis*, дорсально — по передним отделам мозолистого тела. Рострально она граничит со старой корой. В состав септальной области входит прозрачная перегородка, *septum pellucidum*, представляющая тонкий слой глиальных клеток, и достаточно крупное скопление нейронов, залегающее в ее основании — медиальное и латеральное ядра перегородки, *nuclei medialis et lateralis septi*. Вентролатерально от них находится ядро *nucleus accumbens*, которое часто рассматривают как вентральное продолжение головки хвостатого ядра. Вентромедиально от септальных располагается ядро диагональной полосы Брока (см. рис. 45).

В области обонятельного треугольника волокна обонятельного тракта разделяются на медиальную, среднюю и латеральную обонятельные полосы, *striae olfact. medialis, media et lateralis*. Медиальная полоска ограничивает внутреннюю часть треугольника и направляется в септальную область. Средняя полоска заканчивается в области продырявленного вещества, а латеральная проходит через него и адресуется кортикальному ядру миндалина и непосредственно примыкающей к нему полулуной извилине, *g. semilunaris* (см. рис. 44). Волокна латеральной полоски заканчиваются также и на нейронах латеральной обонятельной извилины, проходящей вдоль наружного края тракта и образующей препириформную кору.

Волокна обонятельного тракта, проходящие в составе средней полоски, контактируют с нейронами обонятельного бугорка и переднего обонятельного ядра. От них, в свою очередь, начинаются пути к септальной области и диагональной извилине. Медиальное ядро перегородки и ядро диагональной извилины обеспечивают поступление обонятельной афферентации в ядра поводков (через конечную полосу) и гиппокамп (через систему свода). Таким образом, обонятельная импульсация в конечном итоге проецируется на большое число структур палео- и архикортекса, а также в промежуточный мозг.

Большинство образований, получающих прямые входы от обонятельных луковиц, объединяются под названием первичной обонятельной коры, структурная организация и степень выраженности которой находятся в тесной зависимости от уровня развития обонятельной системы.

У животных с хорошо развитым обонянием — макросматиков, эти области имеют трехслойное строение. У человека же слоистое строение обнаружено только в передних отделах обонятельного бугорка, в других структу-

рах слои не выражены, и нейроны образуют более или менее компактные островки, разделенные волокнами. Неполная отделенность древней коры выражается в том, что некоторые ее области без видимых границ переходят в подкорковые образования: обонятельный бугорок — в стриатум, диагональная область — в безымянную субстанцию, а периамигдаларная область согласно некоторым классификациям идентифицируется с кортикальным ядром миндалина и включается в ядра конечного мозга.

Строение перипалеокортикальных формаций более дифференцировано по сравнению с древней корой. Так, переходная инсулярная область (островок) имеет отчетливую слоистую организацию и состоит из ряда зон, строение которых приближается к строению неокортикальных. Также на основании трехслойного строения препирформная область (латеральная обонятельная извилина) зачастую рассматривается как межзоточная формация.

Функциональная характеристика палеокортикальных образований далеко не ясна. Критерий причастности к обонятельной системе явно недостаточен, да и не точен, поскольку в этом случае к древней коре следует отнести и переходные, и некоторые архикортикальные отделы, также получающие обонятельный вход от сенсорных нейронов второго порядка, но значительно отличающиеся по строению. Кроме того, хотя структурная организация многих рассматриваемых образований находится в тесной зависимости от степени развития обонятельной системы, часть «типично» обонятельных отделов, например ядра перегородки, хорошо развиты и у человека. Многие отделы древней коры рассматриваются как часть лимбической системы (см. гл. IX). В последнее время некоторые авторы, указывая на структурное единство и сходство в организации связей палеокортикальных и стриопаллидарных образований, предлагают рассматривать диагональную область, *nucl. accumbens*, обонятельный бугорок как особую систему — вентральный стриатум — имеющую отношение как к лимбической, так и к экстрапирамидной системам.

**Архикортекс** в мозге человека представлен формациями гиппокампа, занимающими медиальные отделы полушарий. По периферии они окружены периаρχикортексом — межзоточной корой, отделяющей старую кору от новой.

Гиппокамп представляет собой С-образную структуру, образующую в проекции на боковую стенку полушарий полный круг. Анатомически по отношению к мозолистому телу формации гиппокампа разделяются на пре-, супра- и ретрокомиссуральные отделы (рис. 46).

*Прекомиссуральная* часть представлена узкой полоской вертикально ориентированных нейронов, расположенных непосредственно перед септальной областью. На медиальной стенке полушарий прекомиссуральный гиппокамп занимает область колленчатой извилины, *g. geniculatus*, а затем переходит на базальную поверхность в виде медиальной обонятельной извили-

вы, *g. olfactorius medialis* (см. рис. 44). Каудальная граница прекомиссуральной части проходит по задней парольфакторной борозде, которая отделяет ее от подмозолистой извилины древней коры. Спереди прекомиссуральный гиппокамп граничит с переходной пернархикортикальной областью — парольфакторной извилиной, *g. parolfactorius*.

Дорсально прекомиссуральная часть переходит в *супракомиссуральный* гиппокамп, представленный тонкой пластинкой серого вещества, *indusium griseum*, и двумя парами тяжей — медиальной и латеральной продольными полосками, *stria longitudinalis medialis et lateralis* (см. рис. 45). Этот отдел гиппокампа проходит над мозолистым телом по всей его длине и в каудальной части последнего переходит в две небольшие, расположенные вертикально извилины — Ретциуса и фасцикулярную (ленточную), которые относятся к *ретрокомиссуральной* части гиппокампа (рис. 46).

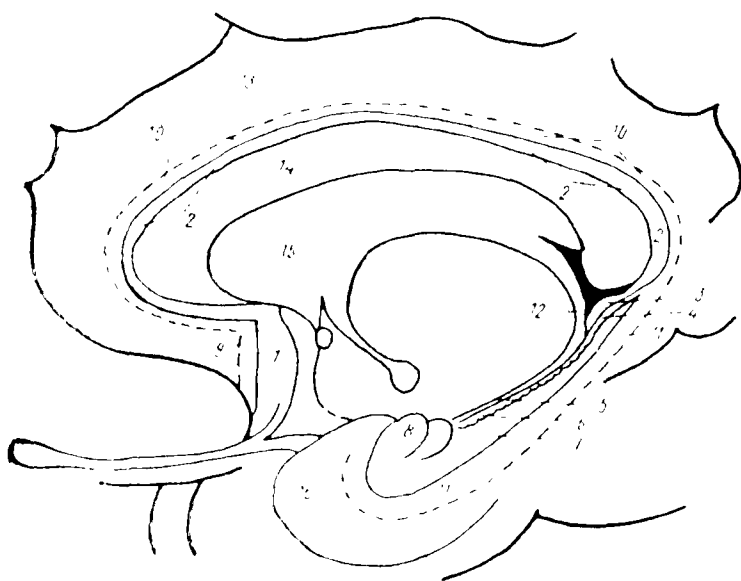


Рис. 46. Формации гиппокампа.

1 — прекомиссуральный гиппокамп (зубчатая извилина), 2 — супракомиссуральный отдел, 3-8 — ретрокомиссуральный отдел (3 — зубчатая извилина, 4 — извилина Ретциуса, 5 — зубчатая извилина, 6 — аммонов рог, 7 — субикулум, 8 — область крючка), 9-11 — пернархикортекс (9 — парольфакторная извилина, 10 — перитектальная область, 11 — пресубикулум и энторинальная кора), 12 — свод, 13 — поясная извилина, 14 — мозолистое тело, 15 — прозрачная перегородка, 16 — перигиппокампальная извилина.

Основной объем и ретрокомиссуральной части, и всех формаций гиппокампа составляет вентральный гиппокамп. Он располагается в медиальной части височной доли и в ходе эмбрионального развития оказывается ввернутым в глубь нижнего рога бокового желудочка.

Эта часть формаций гиппокампа подразделяется на три продольно ориентированные отдела: наиболее медиально расположенную зубчатую извилину, *g. dentatus*, аммонов рог, *cornu Ammonis*, и лежащий латерально субикулум, *subiculum*. За счет эмбриональных преобразований зубчатая извилина занимает дорсальное, а субикулум — самое вентральное положение. Поверхность гиппокампа, обращенная в полость желудочка, покрыта слоем белого вещества, по медиальной границе его проходит скопление волокон — бахромка. Ростральный отдел



прекомиссурального гиппокампа образует две небольшие извилины — интралимбическую (продолжение аммонова рога) и тяж Джакомини (продолжение зубчатой извилины).

Периархикортикальные области располагаются по периферии старой коры. В ростральных отделах прекомиссуральный отдел гиппокампа переходит в парольфакторную извилину, а супракомиссуральный ограничен перитектальной областью, занимающей вентральные и вентромедиальные отделы сводчатой извилины. Ретрокомиссуральный гиппокамп ограничен межуточными участками парагиппокампальной извилины: непосредственно примыкающий к старой коре отдел носит название пресубикулум, латерально от него находится энторинальная кора. Ростральная часть прекомиссурального гиппокампа ограничена переходными полями области крючка, *uncus* (рис. 46) и двойной извилиной, *g. ambiens* (см. рис. 44).

Клеточный состав гиппокампальных формаций разнообразен и наиболее богат в ретрокомиссуральной части. При этом структурная организация разных отделов вентрального гиппокампа несколько отличается друг от друга.

Наружный слой зубчатой извилины — плексиморфный, или молекулярный, *stratum moleculare*, составлен в основном нейронными отростками, хотя в нем встречаются и редкие полиморфные клетки. Наибольшее число клеток содержится в гранулярном слое, *str. granulosum*, их дендриты ориентированы по направлению к молекулярному слою, а аксоны проходят сквозь третий, полиморфный слой, *str. multiformis*, и вместе с отростками составляющих его нейронов входят в аммонов рог, где образуют мшистые волокна.

В аммоновом роге выделяют шесть слоев. Самый наружный, *alveus*, непосредственно примыкает к эпендиме бокового желудочка и состоит из миелинизированных волокон. Под ним располагается слой, содержащий редкие полиморфные нейроны, *str. oriens*. Основной объем этого слоя составлен проксимальными участками аксонов и базальными дендритами пирамидных нейронов, тела которых формируют следующий, пирамидный слой, *str. pyramidale*. Его клетки имеют характерную форму и специфический характер отхождения дендритов — их называют двойными пирамидами. Вокруг их тел корзинчатые нейроны следующего слоя, *str. radiatum*, образуют густые сплетения. Два последних слоя — *str. lacunosum et moleculare*, содержат небольшое число нейронов и терминальные ветвления дендритов пирамидных нейронов.

По плотности и расположению нейронов в аммоновом роге млекопитающих выделяют несколько зон —  $CA_1$  —  $CA_4$ . Зона  $CA_1$  граничит с субикулумом, зона  $CA_4$  переходит в зубчатую извилину. Ее пирамидный слой непосредственно продолжается в виде гранулярного слоя, *g. dentatus*. Наиболее многочисленны клеточные элементы в зоне  $CA_3$ . Пирамидные нейроны зон

CA<sub>3</sub> и CA<sub>4</sub> формируют коллатерали, проецирующиеся на другие зоны гиппокампа и, таким образом, формируют внутригиппокампаальные связи, (рис. 47). Субикулум имеет сходное с аммоновым рогом строение и состоит из пяти слоев.

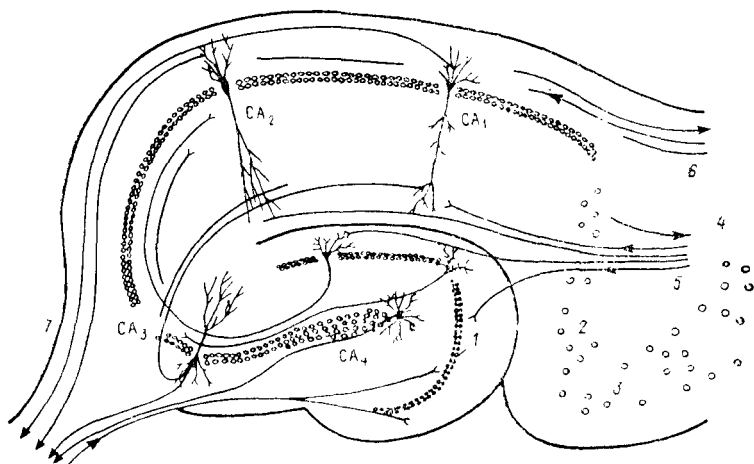


Рис. 47. Схема строения гиппокампа мозга крысы [Shober, 1977].

1 — зубчатая извилина, 2 — субикулум, 3 — пресубикулум, 4 — энторинальная кора, 5 — *tr. perforatus*, 6 — *alveus*, 7 — бахромка гиппокампа.

Структурная организация супра- и прекомиссурального гиппокампа оказывается менее сложной. Прекомиссуральная часть состоит из трех слоев, супракомиссуральная образована малочисленными разрозненными клеточными группами и лишена слоистого строения.

Пернархикортикальные формации делятся на несколько областей, которые постепенно по составу и характеру стратификации приближаются к новой коре. Так, в энторинальной и пресубикулярной областях насчитывают 3 основных слоя, но в энторинальной коре имеется четкая стратификация и деление на подслои, а в пресубикулуме не всегда удается выделить основные.

Связи вентрального отдела ретрокомиссурального гиппокампа организованы таким образом, что афферентные проекции адресуются нейронам зубчатой фасции и аммонова рога, а значительная часть эфферентов сформирована нейронами субикулума.

Особое место в системе связей гиппокампа занимает энторинальная кора. Она является основным источником афферентов зубчатой фасции и аммонова рога, а также получает многочисленные проекции гиппокампа, опосредуя таким образом его связь с другими отделами мозга. Через энторинальную кору

в гиппокампе поступают афференты от препривормной, лобной, височной областей коры, от миндалины и передней группы таламических ядер.

Помимо опосредованных имеются и прямые входы к пирамидным нейронам аммонова рога и субикулума и клеткам *str. radiatum*. Источником этих проекций являются клетки миндалины, диагональной и септальной областей, гипоталамуса и ядер шва.

Эфференты гиппокампа сформированы пирамидными нейронами субикулума и аммонова рога, однако могут являться и аксонами нейронов, *str. oriens*, а также клеток зубчатой извилины. Эфференты ретрокомиссурального гиппокампа адресованы отделам древней коры, медиальным отделам височной и лобной долей новой коры, структурам промежуточного мозга.

Помимо связей с другими отделами мозга, ретрокомиссуральный гиппокамп имеет тесные связи с пре- и супракомиссуральными отделами, а также комиссуральные связи с контралатеральным отделом.

Исследования, проведенные на животных, свидетельствуют о наличии в гиппокампе входов от структур зрительной, обонятельной и слуховой систем. Для человека этот вопрос не решен. Обонятельный вход показан лишь для прекомиссурального отдела, получающего волокна обонятельного тракта. Клинические данные говорят о существовании проекций зрительной системы, однако пути проведения ее не ясны.

Наиболее крупным скоплением проводящих путей гиппокампа является свод, *fornix*. Его основной объем представлен эфферентами гиппокампа, которые вначале формируют бахромку, *fimbria*, а затем ножку свода, *crus fornicis* — уплощенный тяж, который поднимается вверх и у мозолистого тела соединяется с контралатеральным в единую компактную массу — свод. Волокна его, непосредственно прилегая снизу к мозолистому телу, проходят до роstralного полюса таламуса. В области межжелудочкового отверстия свод раздваивается и волокна в виде колонн свода, *columnae fornicis*, направляются вниз к передней комиссуре. Здесь они разделяются на пре- и посткомиссуральную части. Последняя — более крупная, обеспечивает связи гиппокампа с мамиллярными телами, первая — с таламусом, миндалиной и палеокортексом.

Система связей ретрокомиссурального гиппокампа с другими отделами старой коры и с областями неокортекса формирует пояс, *cingulum* — мощный пучок волокон, проходящий над мозолистым телом. Он состоит из коротких и длинных путей, обеспечивающих взаимодействие всех отделов старой и промежуточной коры. Кроме того, в его состав входят афференты, идущие к энторинальной коре от других отделов мозга.

Связи энторинальной коры с гиппокампом опосредуются пучком *tr. perforatus*. Комиссуральные связи основного отдела

ретрокомиссурального гиппокампа образуют комиссуру гиппокампа, psalterium, расположенную между ножками свода.

Оценить функциональную роль формаций гиппокампа чрезвычайно сложно. Традиционно их рассматривали как высшее представительство обонятельной системы. Однако многочисленными работами последних лет показано, что область прямых обонятельных проекций в этот отдел ограничена и у человека представлена лишь прекомиссуральной частью гиппокампа. В настоящее время формации гиппокампа рассматривают в качестве важного звена лимбической системы (см. гл. IX).

Клинические данные свидетельствуют об участии ретрокомиссурального отдела вместе с парагиппокампальной корой в процессах пространственной перцепции, в узнавании знакомых лиц. Наиболее распространенное направление исследований функций гиппокампа связано с его ролью в организации процессов памяти. Многочисленные данные клиники показывают, что при двусторонних повреждениях или гиппокампэктомии человек испытывает дефицит памяти, который затрагивает только пост- и короткий преоперационный или травматический период. При этом у больных не обнаруживается нарушений интеллектуальной сферы. Возможно, что подобная симптоматика является следствием не только деструкции самого гиппокампа, но и обусловлена нарушением связи височной доли, неизбежно возникающим в подобных случаях.

Если же учесть особенности связей гиппокампа с энторинальной корой, то сделать вывод о функциях собственно гиппокампа окажется весьма трудно. Вместе с тем, имеется ряд данных, которые указывают на избирательное повреждение определенных отделов гиппокампа при некоторых психических заболеваниях, однако эти факты пока не получили своего объяснения. Некоторые исследователи полагают, что гиппокамп является функционально асимметричным образованием, подобно некоторым неокортикальным отделам, но морфологи подчеркивают его структурную симметрию.

## ГЛАВА IX

### НОВАЯ КОРА

#### § 1. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НОВОЙ КОРЫ

Новая кора, или кора полушарий большого мозга у человека занимает поверхность около 1500 см<sup>2</sup> (по некоторым данным до 2500 см<sup>2</sup>), причем на поверхности извилин располагается только около 30% неокортекса, остальная его часть скрыта в глубине борозд. Полушария подразделяются на ряд долей, каждая из которых состоит из множества извилин, sulci, разделенных, в свою очередь, бороздами, gyri (рис. 48).

Цитоархитектоническое исследование неокортекса выявило значительные отличия в величине и плотности расположения нейронов, а также в структурной организации слоев различных

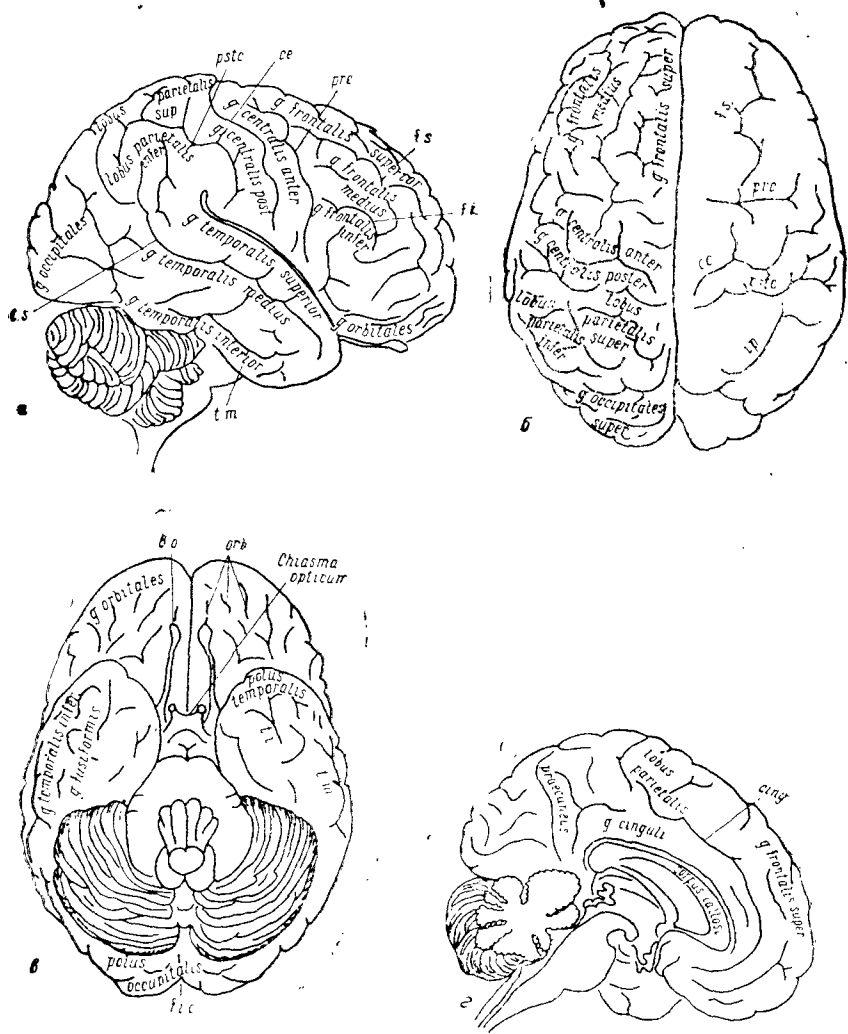


Рис. 48. Борозды и извилины коры полушарий большого мозга на латеральной (а), дорсальной (б), базальной (в) и медиальной (г) поверхностях.

В. О. — Bulbus olfactorius — обонятельная луковица, се — sul. centralis — центральная борозда, cing — sul. cinguli — поясная борозда, f. l. — sul. frontalis inferior — нижняя лобная борозда, f. l. c. — fissura longitudinalis cerebri — продольная щель большого мозга, f. s. — sul. frontalis superior — верхняя лобная борозда, ip — sul. Intraparietalis — внутрименная борозда, olf — sul. olfactorius — обонятельная борозда, orb — sul. orbitalis — глазничная борозда, pre sul. precentralis — предцентральная борозда, pstc — sul. postcentralis — постцентральный борозда, t. m. — sul. temporalis medius — средняя височная борозда, t. s. — sul. temporalis superior — верхняя височная борозда.

его областей. Используя эти данные, многие авторы проводили картирование коры и определяли границы ее полей. Общепринята классификация К. Бродмана [1909], предусматривающая деление всех кортикальных формаций конечного мозга на 52 поля и цифровое обозначение последних. В отечественной литературе используется классификация, созданная на ее основе Институтом мозга АМН СССР (рис. 49).

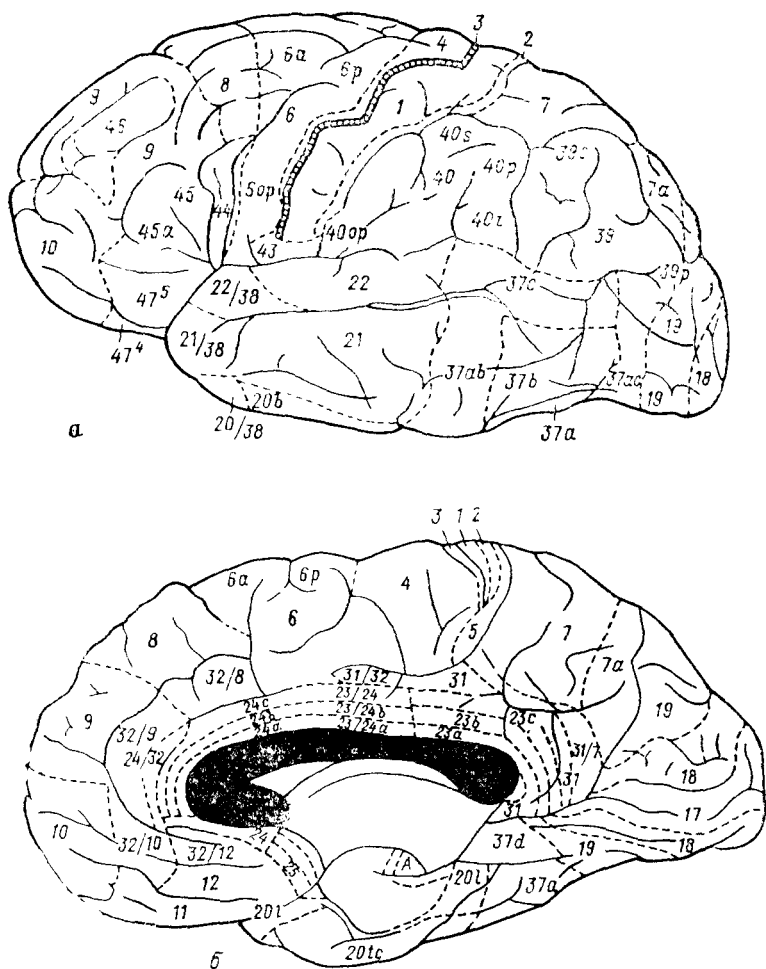


Рис. 49. Цитоархитектоническая карта полей коры полушарий человека на латеральной (а) и медиальной (б) поверхностях.  
[ Институт мозга АМН СССР].

**Классификация нейронов коры.** Кора содержит  $10^{10}$  различных нервных клеток. Существуют классификации нейронов,

основанные на их морфологической характеристике, функциональной роли и биохимических признаках. Классификации по морфологическим признакам учитывают форму и размеры клеточного тела, характер ветвления дендритов и аксона, наличие шипиков на дендритах. По длине аксона Р. Кахаль выделил клетки Гольджи I (длинноаксонные, аксон уходит за пределы коры) и клетки Гольджи II (короткоаксонные, аксон ветвится внутри коры). В дальнейшем первый тип подразделили на два класса — пирамиды и веретена, второй — на петлистоеаксонные и ветвистоеаксонные звездчатые клетки, кроме того, выделили два подкласса переходных форм.

По размерам клеточного тела в коре различают сверхмалые нейроны  $6 \times 5$  мкм (6 — высота тела клетки, 5 — его ширина), малые  $10-15 \times 7-10$  мкм, средние  $25 \times 10$  мкм, большие  $40 \times 18$  мкм, гигантские больше чем  $40 \times 18$  мкм, пирамиды Беца  $60-120 \times 30-60$  мкм.

В последние годы авторы склоняются к выделению двух типов нейронов в коре мозга: пирамидных и непиримидных. 75% нейронов составляют пирамидные клетки, различные по размерам, рисунку своих дендритов и аксона. В тип непиримидных нейронов попадают звездчатые, веретеновидные, клетки Мартинотти, клетки Кахалья — Ретцнуса, которые функционально и химически являются неоднородными (рис. 50).

Для типичных *пирамидных* клеток характерно тело конусовидной формы, от апикального полюса которого отходит наиболее крупный апикальный дендрит, достигающий I слоя, где он дихотомически ветвится; от основного ствола отходят боковые ветви. Вниз и в стороны от тела нейрона отходят базальные дендриты от 4 до 16 штук, которые также ветвятся несколько раз. На апикальном и базальных дендритах имеются выросты — шипики, которые значительно увеличивают рецепторную поверхность нейрона. От базальной части тела клетки или от проксимального участка одного из базальных дендритов отходит аксон, который на расстоянии  $60-90$  мкм от тела нейрона начинает ветвиться, образуя возвратные, косонидущие и горизонтальные коллатерали. Некоторые пирамиды отличаются нетипичной формой, например, коротким или двурогим апикальным дендритом, непропорциональным развитием одного из базальных дендритов, ярко выраженной асимметрией ветвления и т. д. Имеются пирамидные нейроны с восходящими внутрикорковыми коллатералими аксонов. Основное функциональное назначение пирамидных клеток — интегрирующая роль в коре и осуществление выхода из коры.

*Звездчатые* клетки характеризуются коротким аксоном, отсутствием верхушечного дендрита, отсутствием (за редким исключением) шипиков на дендритах. В последние годы появляется все большее число работ, в которых доказывается тормозная функция звездчатых клеток. Аксоны звездчатых клеток за-

заканчиваются на «стратегически» выгодных частях других нейронов, на телах, аксонном холмике, начальном сегменте аксона т. е. в местах, где происходит генерация импульсов и незначительное число тормозных синаптических контактов может изменить ход физиологического процесса. Аксон звездчатых кор

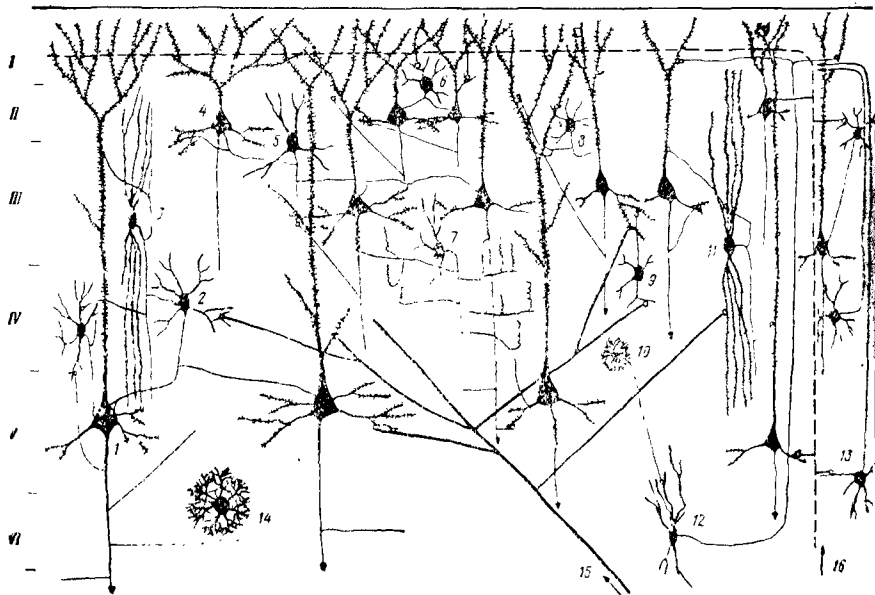


Рис. 50. Нейроны и межнейронные связи коры мозга.

Слева римскими цифрами обозначены слои; 1—14 — клетки (1 — пирамидная V слоя, 2 — звездчатая корзинчатая, 3 — с двойным букетом дендритов, 4 — пирамидная, 5, 6 — корзинчатые II слоя, 7 — аксо-аксонная, 8 — клетка «канделябр» II слоя, 9 — звездчатая IV слоя, 10 — звездчатая паукообразная, 11 — шипиковая с двойным букетом дендритов, 12, 13 — клетки Мартиноцци, 14 — звездчатая с плотно расположенными дендритами VI слоя); 15, 16 — специфический (15) и комиссуральный или ассоциативный (16) афференты. Объяснения в тексте.

звездчатых нейронов может распространяться до 1000 мкм как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении, его концевые веточки заканчиваются характерными перичеселлярными сплетениями вокруг тел пирамидных нейронов, аксонные терминалы содержат уплощенные везикулы, в которых находится тормозный медиатор, и образуют симметричные контакты (II тип по Грей): 40% на телах, 50% на проксимальных участках апикальных и базальных дендритов, 10% с непиримидными нейронами.

Клетки-«канделябры» (аксо-аксонные клетки) имеют тело овальной формы 8—10×16—20 мкм, от которого радиально отходят дендриты, аксон ветвится в зоне своего дендритного поля, распространяясь на 200—300 мкм в горизонтальном направлении, заканчивается 140—170 терминальными веточками диа-



метром 2 мкм. Все идентифицированные контакты симметричного типа клеток-«канделябров» были обнаружены на начальном сегменте аксонов пирамидных клеток. В зрительной коре в III слое одна аксо-аксонная клетка образует контакты на начальных сегментах аксонов 18 пирамидных нейронов, а в сенсомоторной коре на 166 пирамидных нейронах. На каждом начальном сегменте одна терминальная веточка устанавливает 2—14 контактов. Считается, что эти нейроны оказывают мощное модулирующее действие на выходе импульсов из коры.

*Клетки с двойным букетом дендритов* имеют овальную форму клеточного тела размером  $10 \times 18$  мкм, гладкие или редкошиповые дендриты начинаются от противоположных полюсов тела, следуют вертикально, пересекая несколько слоев. Аксон начинается от нижнего полюса тела клетки, на расстоянии 30—50 мкм от его начала отходят 5—10 коллатералей, распространяющихся радиально. Эти нейроны образуют синаптические контакты симметричного типа с дендритными стволами и шипиками пирамидных и непиримидных нейронов.

*Шипиковые звездчатые клетки с двойным букетом дендритов* отличаются от предыдущих наличием шипиков на дендритах и ходом аксона, который идет вертикально вверх и вниз от тела клетки и образует асимметричные синапсы.

*Густоветвистые шипиковые звездчатые клетки* описаны в VI слое. Их дендритные ветвления занимают 150—200 мкм, тонкие первичные дендриты дают многочисленные вторичные ветви. Аксон ветвится в пределах 270 мкм от перикариона и занимает пространство в 2 раза большее, чем дендритное поле, заканчивается терминалями с уплощенными синаптическими везикулами.

Веретеновидные клетки имеют овальное тело, от противоположных полюсов которого отходят 2 мощных дендрита и несколько тонких дендритных веточек, на дендритах имеются шипики. Аксон большинства веретеновидных клеток мало ветвится и уходит в белое вещество.

*Клетки Мартинотти* располагаются в IV—VII слоях, напоминают перевернутые пирамиды, их аксон отходит от апикального полюса, направляется вверх и, достигая I слоя, Т-образно разветвляется, или ветвится в III слое. Функция этих нейронов пока не ясна.

*Клетки Кахала — Ретциуса* обнаруживаются только в пренатальном и раннем постнатальном периодах в I слое. Аксон и дендриты этих клеток имеют горизонтальное ветвление в пределах своего слоя.

Помимо основных типов имеется большая группа переходных форм нейронов: пирамидо-веретен, звездчатоподобных пирамид, звездчатых клеток с длинным аксоном, уходящим как в противоположное полушарие, так и в соседние поля коры.

**Слой коры.** У человека в коре выделяют семь слоев, кото-

рые имеют свои особенности строения в различных областях, касающиеся размеров и соотношения тех или иных форм нейронов, организации межнейронных связей. Однако всем отделам новой коры присущи и общие черты строения и функционального назначения различных слоев.

*I* слой — плексиморфный, или зональный, имеет толщину 200—300 мкм, беден клеточными элементами и состоит из тангенциальных волокон, проходящих параллельно поверхности коры. В *I* слой поднимаются верхушечные разветвления апикальных дендритов пирамид нижних слоев, а также аксонные коллатерали некоторых нейронов. Главное назначение системы волокон *I* слоя заключается в обеспечении межнейронных связей значительного числа клеток разных слоев.

*II* слой — наружный зернистый, состоит преимущественно из малых и сверхмалых пирамидных клеток. Их дендриты, как правило, дитохомически ветвятся, образуя ветвления 4—5-го порядков. В глубине слоя встречаются звездчатые клетки средних размеров с горизонтально идущими коллатералими аксонов. Описаны малые звездчатые корзинчатые нейроны с горизонтальными коллатералими протяженностью 300 мкм, концевые ветви аксона оплетают тела 10—20 пирамидных клеток. Роль нейронов данного слоя во внутриворковых переключениях определяется тем, что находящиеся здесь пирамидные и звездчатые нейроны одновременно образуют контакты как с системой тангенциальных волокон, так и с аксонным сплетением *III* слоя (полоской Кез — Бехтерева). Пирамиды с внутриворковыми нисходящими аксонами обеспечивают вертикальные связи нейронов разных слоев.

*III* слой — наружный пирамидный, значительно варьирует по ширине. В ассоциативных областях коры и в сенсомоторной коре его ширина достигает 500 мкм, в связи с этим в нем часто выделяют три подслоя. Подслои *III, а* и *III, б* содержат пирамидные клетки малого и среднего размеров, в подслое *III, в* располагаются крупные и гигантские пирамидные нейроны с хорошо развитыми дендритами. Среди пирамид находятся малые и средние звездчатые клетки с радиальным и полярностовидным ветвлением дендритов. В *III* слое встречаются клетки — «канделябры» и корзинчатые нейроны. В верхнюю часть слоя *III* поднимаются ассоциативные афференты  $\Pi$ , образуя коллатерали, распространяются в виде аксонного сплетения (называемого полоской Кез — Бехтерева). Крупные и гигантские пирамидные нейроны, расположенные в глубокой части *III* слоя, дают начало системе ассоциативных связей коры и каллозальным эфферентам.

*IV* слой — внутренний зернистый, или гранулярный, значительно отличается по ширине слоя и клеточному составу в разных отделах коры. Так в зрительной и слуховой областях *IV* слой очень широкий и подразделяется на три подслоя, в сен-

сомоторной области *IV* слой не выделяют (агранулярная кора). В *IV* слое преобладают нейроны малого калибра всех разновидностей. Пирамидные клетки часто имеют коротких апикальный дендрит. Крупные пирамиды встречаются редко, они не образуют четкого слоя и рассеяны среди многочисленных звездчатых нейронов. Характерной особенностью мозга человека является наличие пирамидных нейронов с коротким сильно ветвящимся аксоном, такие элементы значительно увеличивают число внутрикорковых связей. В *IV* слое встречаются звездчатые клетки всех разновидностей. В этом слое заканчивается основная часть таламических афферентов, коллатерали которых образуют плотный слой волокон — наружную полосу (Белларже) (в зрительной коре она называется полоской Дженари).

*V* слой — внутренний пирамидный, характеризуют крупные и в некоторых областях гигантские пирамидные клетки, которые образуют либо четкий слой, либо скопления по 3—7 нейронов. Апикальные дендриты большинства пирамид достигают *I* слоя, образуют там верхушечный букет, также встречаются коротковерхушечные, двурогие и другие разновидности пирамидных нейронов. Набор звездчатых клеток в этом слое беднее, чем в верхних слоях коры. Звездчатые клетки среднего и крупного калибра, их аксон ветвится или в горизонтальном направлении, или восходит в верхние слои. В этом же слое обнаружены крупные веретеновидные клетки и нейроны переходных форм. В *V* слое сосредоточена основная масса корковых проекционных эфферентов, в глубине слоя коллатерали аксонов этих клеток образуют внутреннюю полосу (Белларже).

Для *VI* и *VII* слоев — мультиформных, типичными клеточными элементами являются переходные формы, веретеновидные клетки, полулуны, клетки Мартинотти и звездчатые клетки с восходящим аксоном и аксоном, ветвящимся в пределах слоя.

Модульный принцип организации коры полушарий большого мозга. Наиболее универсальным объединением нейронов в неокортексе являются пучки апикальных дендритов пирамидных нейронов (рис. 51, а). Дендриты, входящие в пучок, берут начало от гнезда средних и крупных пирамид *V* слоя. По мере восхождения в *I* слой их дендриты сближаются, образуются контакты типа десмосом, к пучку присоединяются апикальные дендриты вышерасположенных пирамид. В состав пучков входят от 3 до 20 нейронов. Между апикальными дендритами в пучке создаются благоприятные условия как для конвергенции, так и для дивергенции импульсов.

Наиболее отчетливо в морфологическом плане организованы колонки нейронов в соматосенсорной коре у грызунов. У них каждый sinusный волосок и каждая вибрисса проецируются на своеобразную колонку клеток. Последняя в слое *IV* обособлена в виде скопления нейронов разного диаметра (в среднем от 100 до 300 мкм) и получила название «бочонок» — «баррел». Плотность нейронов в стенке бочонка в 1,6 раза выше, чем в центре. Все клетки бочонка активируются движением одной контралатеральной вибриссы. Специфические афференты входят в центр бочонка и заканчиваются на нейронах *IV* слоя. Дендриты клеток, образующих бочонок, вет-

вятся в его пределах, между клетками устанавливаются тесные межнейронные контакты.

В зрительной коре колонки образуют вертикально чередующиеся пластинки для правого и левого глаза, которые на горизонтальных срезах имеют вид полосок шириной около 400 мкм. Полоски изредка дихотомически ветвятся и имеют слепые окончания (рис. 51, б). Комиссуральные и ассоциативные афференты также формируют на уровне IV слоя колонки диаметром 200—600 мкм.

В слуховой коре мозга человека описаны объединения нейронов — вертикальные цилиндры, в центре которых расположены пирамидные клетки, окруженные полярно-кустовидными звездчатыми нейронами. Дендриты и аксон звездчатых клеток ветвятся в вертикальном направлении, распространяясь на несколько слоев. Основу цилиндра создают кровеносные сосуды, в организации его участвуют и ганглиальные клетки.

Моторная кора также дискретна по своей организации, и в ней физиологическими методами выделяют колонки клеток диаметром около 1000 мкм, однако форма и геометрия их неизвестна.

В лобной коре приматов выделены объединения нейронов — модули. Под этим понимается группа нейронов, способная к возбуждению или торможению независимо от процессов, протекающих в соседних группах клеток, имеющая афферентные входы, определенную систему внутрикорковых межнейронных связей, включая тормозные интернейроны, а также эфферентные выходы, осуществляемые через одиночные нейроны или группу пирамидных клеток. Основополагающую роль в организации модулей играют тормозные интернейроны, которые представлены различными группами звездчатых клеток (рис. 52, в). Звездчатые корзинчатые клетки с вертикальным ходом коллатералей аксонов способны вызывать торможение в группе пирамидных нейронов в вертикальной колонке диаметром 100—150 мкм (микромодуль). Горизонтальные размеры объединений определяются протяженностью коллатералей звездчатых корзинчатых нейронов с горизонтальным ходом аксонов. А поскольку их протяженность составляет 400—600 мкм, звездчатые нейроны этого вида могут объединять пирамидные клетки нескольких микромодулей. Таким образом создаются объединения более высокого порядка. Это позволяет допустить, что в конкретной ситуации может функционировать различный набор модулей и микромодулей и таким образом на жесткой системе связей создается определенная функциональная пластичность.

**Афференты и эфференты коры головного мозга.** В кору поступает большое число афферентов от других отделов мозга. Эти волокна называются *проекционными афферентами*. Они входят в кору под углом  $45^\circ$ , их диаметр на входе составляет 1,5—2 мкм; достигая IV слоя, волокна истончаются и интенсивно ветвятся, распространяясь по горизонтали на 500—1500 мкм. На животных подробно изучена организация проекций различных таламических ядер на корковые нейроны. Так, нейроны наружного колесчатого тела образуют синаптические контакты с шипиками апикальных и базальных дендритов пирамидных клеток III слоя, с шипиками апикальных дендритов пирамид V слоя и на телах и шипикообразных выростах звездчатых нейронов зрительной коры. Нейроны ядра VL проецируются преимущественно на шипики апикальных дендритов пирамид III слоя.

Нейроны коры по характеру организации связей подразделяются на внутрикорковые, аксоны которых не выходят за пределы серого вещества, и эфферентные. Последние в зависимо-

сти от направления хода аксона делятся на проекционные, адресующие импульсацию за пределы коры полушарий, ассоциативные, соединяющие соседние извилины в пределах одного полушария, и комиссуральные, соединяющие оба полушария. Подавляющее большинство комиссуральных нейронов посылают свои аксоны в составе мозолистого тела и носят название каллозальных. Показано, что определенная часть нейронов является одновременно и ассоциативными и каллозальными за счет длинных аксонных коллатералей, обеспечивающих связи и в своем, и в противоположном полушариях.

*Каллозальные* проекции формируются нейронами, расположенными преимущественно в III слое (иногда в V и II слоях).

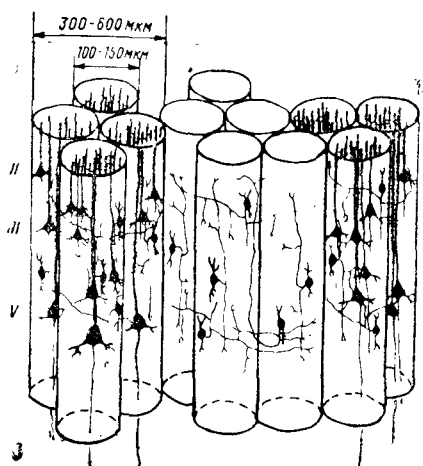
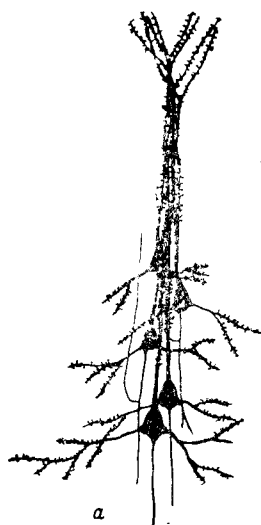


Рис. 51. Организация колонок в коре мозга.

*а* — пучки апикальных дендритов пирамидных клеток, *б* — колонки глазодоминантности в зрительной коре обезьяны, *в* — модули в лобной коре обезьян (*а* — по: Бабминдра Брагга, 1982; *б* — по: Хьюбел Визель, 1982; *в* — по: Батуев, Демьяненко, 1983).

Обычно это пирамидные клетки, хотя единичные звездчатые пишиковые нейроны также могут выполнять эту функцию. Каллозальные волокна часто распространяются «точка в точку», т. е. существуют двусторонние реципрокные межполушарные связи. Достигнув противоположного полушария, комиссуральные волокна входят в кору под прямым углом (рис. 51), образуя колонку волокон диаметром от 200 до 600 мкм. Они образуют контакты с апикальными дендритами пирамид *V—III* слоев, а также заканчиваются на дендритах звездчатых клеток *II* слоя. Поднимаясь к поверхности коры, каллозальные афференты отдают коллатерали.

*Ассоциативные связи* формируют пирамидные клетки *III—II* (реже *V*) слоев. Довольно редко эту роль могут выполнять и шипиковые звездчатые нейроны. Аксоны этих клеток, достигая определенной зоны коры, входят в нее (в виде ассоциативных афферентов) под прямым углом в составе колонки волокон диаметром 240—300 мкм, расстояние между соседними колонками равно 450—500 мкм. Ассоциативные афференты отдают коллатерали в *V—II* слоях и поднимаются в *I* слой, заканчиваясь на телах и проксимальных участках дендритов пирамидных клеток, на дендритах клеток Мартинотти и на звездчатых нейронах.

*Эфферентные проекционные нейроны* являются в основном пирамидными клетками *V—VI* слоев и располагаются группами или подшпочке. Они могут образовывать диффузные или локально-специфичные связи с подкорковыми структурами.

**Проводящие пути конечного мозга** состоят из большого количества нервных волокон, идущих в различных направлениях. Соседние извилины связаны между собой дугообразными пучками, *fibrae arcuatae cerebri*. Длинные же волокна соединяют более отдаленные участки коры (рис. 52). К последним относятся: поясной пучок, *f. singulum*, связывающий различные участки поясной извилины как между собой, так и с соседними извилинами медиальной поверхности полушария; лобная доля, соединяется с нижнетеменной долькой, задней частью височной доли и с затылочной долей посредством верхнего продольного пучка, *f. longitudinalis superior*. Нижний продольный пучок, *f. longitudinalis inferior*, связывает височную и затылочную доли. Крючковидный пучок, *f. uncinatus*, обеспечивает связь орбито-фронтальной и височной областей.

Основная часть комиссуральных связей проходит в составе мозолистого тела, *corpus callosum*, объединяющего большинство неокортикальных формаций. Это наиболее крупная комиссура мозга, содержит у человека около 200 млн. волокон, диаметром 0,5—1,0 мкм, 40% их миелинизировано. Незначительное число неокортикальных комиссуральных волокон проходит в составе передней комиссуры.

Проекционные волокна в белом веществе полушария ближе

к коре образуют так называемый лучистый венец, согопа *gadiata*; основная часть этих волокон сходится во внутреннюю капсулу, которая на фронтальном срезе имеет вид полоски, согнутой под прямым углом. В нее входят: корково-спинномозговые волокна, *fibrae corticospinales*; корково-мостовой путь,

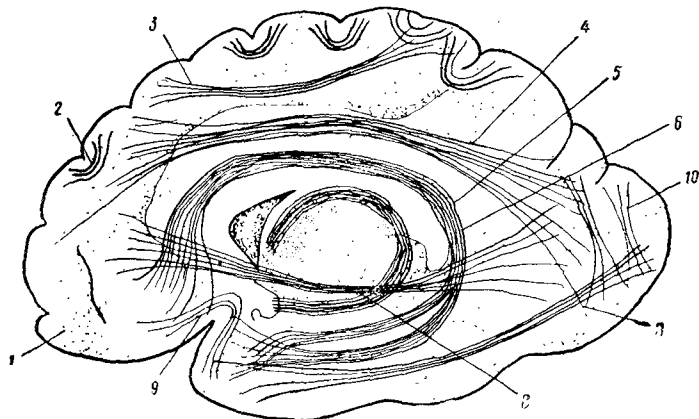


Рис. 52. Проводящие пути конечного мозга (по: Воробьев, Синельников, 1948).

1 — лобная доля, 2 — дугообразные волокна большого мозга, 3 — ассоциативный путь, 4 — верхний продольный пучок, 5 — пояс, 6 — свод, 7—9 — пучки (7—нижний продольный, 8 — нижний лобно-затылочный, 9 — кривокивидный, 10 — вертикальный).

*tr. corticopontinus*, начинающийся от различных отделов полушарий конечного мозга (*tr. fronto-, occipito- et temporopontinus*), а также корково-ядерный путь, *tr. corticonuclearis*, образованный нейронами прецентральной извилины и осуществляющий иннервацию контрлатеральных моторных ядер черепно-мозговых нервов. Здесь же располагаются тракты, обеспечивающие двусторонние связи таламуса и коры.

Процессы гистогенеза коры начинаются с митотического деления клеток вентрикулярной зоны. Дочерние нейробласты после деления мигрируют к краевой зоне и между ним и промежуточным слоем образуют тонкий слой клеток (рис. 53). Последующие волны миграции приводят к появлению новых клеточных элементов, образующих отдельные слои, располагающиеся поверхностнее. Таким образом, к периоду окончания процессов миграции элементы, которые мигрировали первыми, оказываются в глубине коры и формируют VI—VII слои, нейробласты, пришедшие в корковую закладку последними дают начало II слою. I слой образуется из маргинального слоя, непосредственно примыкающего к мягкой мозговой оболочке.

Дифференцировка элементов неокортекса происходит в той же последовательности: первыми дифференцируются нейроны, расположенные в глубине корковой пластинки, последними — нейроны II слоя. Раньше других созревают клетки Кахала — Ретциуса, расположенные в I слое.

В развитии неокортекса имеется четкая последовательность появления и дифференцировки единиц разного ранга: сначала происходит формирование слоев, затем citoархитектонических областей и, наконец, полей и подполей.

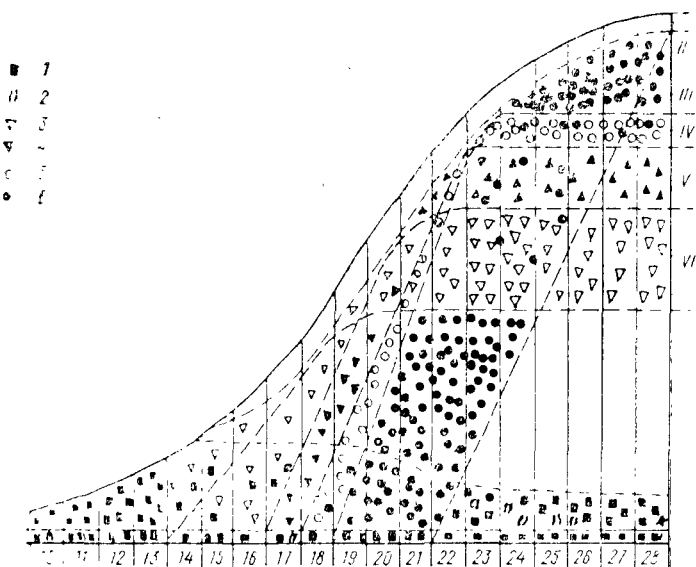


Рис. 53. Схема гистогенеза коры полушарий большого мозга крысы (по: Веггу, 1966).

Римскими цифрами обозначены слои коры у взрослого животного. 1 — клетка вентрикулярного слоя, 2 — делящаяся клетка, 3, 4 — гранулярные клетки V, VI слоев соответственно; 5 — клетки, мигрирующие в IV слой; 6 — супрагранулярные клетки II, III слоев; по горизонтали для пренатального онтогенеза (10—28). Объяснение в тексте.

## § 2. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НОВОЙ КОРЫ

Структурная неоднородность неокортекса находится в тесной взаимосвязи с особенностями миелоархитектоники, онтогенетического развития, а также с функциональной ролью той или иной области. С учетом всех названных критериев традиционно поля новой коры принято подразделять на проекционные, или первичные, вторичные и третичные, или ассоциативные.

К *проекционным*, или *первичным* относят: поле 3 постцентральной и поле 41 прецентральной извилин, поле 17 затылочной и поле 41 височной областей. Критерием отнесения того или иного поля к группе первичных является существование прямого таламического входа от проекционных ядер. В функциональном отношении эти поля являются зонами коркового пред-



ставительства сенсорных систем. Особенность их строения состоит, во-первых, в строгой топологической организации афферентных проекций, что выражается в строгом пространственном соотношении представленных в каждом из полей рецептивных областей противоположной части тела. Во-вторых — в пропорциональной зависимости площади представительства от плотности иннервации соответствующего участка рецептивной поверхности. Так, в полях 3 и 4, которые характеризуются соматотопической организацией, области проекций кисти руки и лица занимают более половины поверхности коры.

Структурной организацией полей 3, 41, 17 свойствен хорошо развитый IV слой, разделенный на подслой и занимающий значительную часть поперечника коры. В IV и прилегающих к нему участках III слоя сосредоточено большое число звездчатых клеток, что обусловило отнесение этих полей к группе гранулярных. Другой особенностью их является сильное развитие V слоя, в глубокой части которого сосредоточены многочисленные крупные пирамидные клетки, служащие проекционными афферентными элементами коры.

Несколько иные особенности обнаружены в строении поля 4 — IV слой здесь развит незначительно, плотность клеток в нем невелика, и это позволило отнести его к типу агранулярных полей. V слой поля содержит большое количество гигантских пирамид Беца, аксоны которых формируют основные проекционные пути коры.

Наличие прямых таламических входов определяет участие первичных полей в осуществлении процессов восприятия стимулов той или иной модальности. Следствием повреждения проекционных зон является выпадение восприятия стимулов, проходящих на соответствующий участок рецептивной поверхности. Повреждение поля 4 ведет к более сложным нарушениям, что обусловлено особенностью его связей (см. ниже).

*Вторичные зоны* включают поля 1, 2, 43 постцентральной извилины, поле 6 премоторной, поля 18, 19 — затылочной и поле 42 — височной областей. Они расположены вблизи проекционных зон и рассматриваются как периферические их отделы.

Для вторичных полей характерно помимо таламической афферентации наличие входов от первичных зон, а также преимущественное представительство наиболее интенсивно иннервируемых, а следовательно, наиболее важных в функциональном отношении отделов. В структурном отношении данные поля характеризует значительное развитие III слоя, выражающееся в возрастании плотности расположения нейронов и появлении в нем сверхкрупных пирамидных клеток, которые являются ассоциативными элементами данных отделов.

Роль вторичных полей в процессах восприятия и организации движений оказывается более сложной по сравнению с первичными. Следствия повреждения полей 18, 19 и 42 выража-

ются в нарушении сложных форм восприятия, распознавания и оценки зрительных и слуховых стимулов соответственно.

Следует отметить, однако, что четкие критерии для определения принадлежности поля к категории вторичных не сформулированы, и сюда относят поля, имеющие ряд переходных черт.

Так, например, поле 43, в котором представлена соматическая чувствительность нижней части лица и области рта, одновременно является первичным по отношению к вкусовой сенсорной системе, повреждения же его приводят к таким сложным нарушениям, как невозможность речевого воспроизведения. С другой стороны, по морфологическим критериям к группе вторичных могут быть отнесены поля 22 и 8, которые функционально близки к ассоциативным (см. ниже).

Наконец, отметим, что у человека описан и ряд дополнительных областей: сенсомоторная, расположенная на медиальной стенке полушарий в области п. 6, и две дополнительных соматосенсорных — одна в парацентральной области (медиальная часть поля 5), другая в верхней стенке Sylvianовой борозды. Особенности организации проекций в этих областях является билатеральное представительство, вопрос же о соматотопической организации их не решен. Эти области получают проекции от первичных зон, кроме того, области, расположенные на медиальной поверхности, связаны между собой, а дополнительная соматосенсорная область, расположенная вблизи Sylvianовой борозды, связана с теменной ассоциативной зоной. Учитывая особенности связей и характер представительства периферических отделов, отнести эти зоны к какой-либо категории затруднительно.

*Третичные, или ассоциативные поля* в мозге человека занимают более половины всей поверхности полушарий и относятся к наиболее молодым (эволюционно) отделам. Одни из них появляются впервые только у человекообразных обезьян, другие специфичны только для человека. В теменной области к ассоциативным относят поля 5, 7, 39, 40, в височной — 21, 22, 37, 38, в лобной — 8—12, 44—47.

Для нейронного строения третичных полей свойственно большое разнообразие клеточных элементов, высокая степень дифференцировки слоев при преимущественном развитии верхнего этажа коры. Кроме того, во многих отделах наблюдается расположение нейронов и ассоциативных волокон компактными колонками, что придает препаратам характерную радиальную исчерченность. Критерием выделения третичных полей, помимо уже названных, служит их тесная связь с ассоциативными ядрами таламуса. Это обстоятельство не позволяет при оценке функциональной роли данных полей ограничиваться только корковым уровнем и не учитывать роль таламического звена. Ассоциативные поля принимают участие в организации сложных

форм поведения, связанных с гнозисом и праксисом. Анатомически и функционально третичные поля асимметричны. Последнее заключается в том, что повреждение симметричных отделов приводит либо к различным нарушениям, либо к сходным, но выраженным в разной степени. V

Наиболее обширны ассоциативные поля лобной доли, занимающие около 25% всей поверхности полушарий. Среди них выделяют орбито-фронтальную область (поля 11, 12) и префронтальную область (поля 8—10, 44—47).

Орбито-фронтальная область расположена на нижней медиальной поверхности лобной доли. Афференты, приходящие к ней, образованы аксонами нейронов септальных ядер, специфических ядер и ядра MD таламуса, тегмента среднего мозга. Двусторонними связями она соединена с префронтальной и передней височной областями. Проекционные эфференты адресованы претопической области и гипоталамусу. В функциональном отношении орбито-фронтальная кора рассматривается как важное звено лимбической системы (см. ниже). Стимуляция ее или повреждение сказывается в первую очередь на эмоциональном состоянии человека. 49

Поле 8, относящееся к префронтальной области, занимает несколько особое положение — нижний его отдел (лобно-глазодвигательное поле) ряд авторов относят к категории вторичных. В структурном отношении п. 8 является агранулярным. Лобно-глазодвигательное поле получает значительное число проекций от 18 и 19 полей затылочной области и в свою очередь проецируется на поля 1—3, 31, 38, 18. Полагают, что при непосредственном участии элементов данного отдела происходит фокусировка зрительного внимания и обеспечивается активный характер зрительного восприятия. Билатеральное повреждение его приводит к нарушению поисковых движений глаз. Одностороннее разрушение — к игнорированию определенной части зрительного поля (при сохранении самого зрительного восприятия). Стимуляция лобно-глазодвигательного поля вызывает поворот головы и глаз в сторону, противоположную воздействию. Влияния лобно-глазодвигательного поля опосредуются нисходящим лобно-глазодвигательным трактом. Верхняя часть поля 8 связана с регуляцией позы и двигательных автоматизмов. Эфференты ее адресованы стриатуму, красному ядру и мозжечку (через фронто-понтитный тракт).

Поля 44—46, расположенные в нижней части латеральной префронтальной области, связаны с осуществлением процесса речи (см. ниже).

Поля 9 и 10, занимающие латеральные отделы префронтальной области, имеют хорошо развитый IV слой и относятся к группе гранулярных. По характеру приходящей к ним афферентации невозможно судить о преимущественном участии их в какой-либо определенной системе. Значительное число аффе-

рептов подходит из других отделов коры — полей 4, 6; 5, 7 18, 19; 21—24. Проекционные афференты принадлежат ядру MD таламуса, его неспецифическим ядрам, задней группе гипоталамуса.

Однозначно оценить функциональную роль лобных ассоциативных полей оказывается весьма затруднительным. Наиболее частым следствием многих повреждений лобных отделов является конструктивная апраксия, выражающаяся в неспособности больного создать последовательность целенаправленных действий при сохранении реакций по инструкции и подражанию. Полагают, что причиной этого может являться нарушение способности планировать и корректировать ход выполнения различных операций. Вероятно, именно этим можно объяснить наблюдающиеся у «лобных» больных стереотипность действий и решений, нарушение отсроченных реакций, а также неспособность выполнить действия, требующие выделения важных в информативном отношении деталей.

Помимо названных, следствием поражения лобных ассоциативных полей может быть изменение психической сферы человека. Так, например, типичный лобный синдром проявляется в апатии, бесынициативности, слабости, иногда — нечувствительности к боли.

Темная область включает верхне- и нижнетеменные поля — 5, 7 и 39, 40 соответственно.

Верхнетеменная ассоциативная область получает афферентацию от основной и дополнительных соматосенсорных областей, а также от ассоциативных таламических ядер LP и LD. При этом в п. 7, наиболее развитом у человека, широко представлены рецептивные поля поверхности руки. Разрушение этих зон в первую очередь приводит к нарушению стереогнозиса — способности поощушь определять свойства предметов: вес, рельеф поверхности, а также направление движения в сегментах конечностей. В структурном и функциональном отношении поля 5, 7 являются участками взаимодействия соматической и мышечной систем и по ряду признаков могут рассматриваться как вторичные (особенно поле 5). Вместе с тем астереогнозис приводит и к затруднению в назывании и определении предметов и, таким образом, к более сложным нарушениям восприятия.

Нижнетеменная область, включающая поля 39, 40, занимает значительную поверхность и характеризуется исключительно высоким развитием в мозге человека. В функциональном отношении она оказывается включенной в организацию сложных форм поведения и восприятия, которые невозможно объяснить простым взаимодействием сенсорных систем.

Наиболее общим следствием поражения нижнетеменной области является нарушение восприятия пространственных отношений и различные агнозии (тактильные, зрительные, слуховые). Первое выражается в моторных апраксиях — неспособности выполнить какое-либо действие по заданию или подражанию — и является частым следствием правополушарных повреждений. Сложным видом агнозии является унилатеральная пространственная агнозия, при которой больной игнорирует стимулы различной модальности, идущие из противоположной повреждению стороны пространства или собственного тела, хотя способность воспринимать данные стимулы при этом сохраняется.

Возможной причиной этого может являться нарушение селективного внимания.

В височной доле можно выделить верхневисочную и нижневисочную зоны. Первая включает поле 22 и имеет непосредственное отношение к осуществлению процессов речи. Вторая объединяет поля 21, 37 и отчасти 38.

Ассоциативные поля нижневисочной области в структурном отношении имеют ряд переходных областей, характер строения которых постепенно переходит от свойственного проекционным полям к типичному для ассоциативных.

К особенностям организации их связей относится существование тесных двусторонних контактов с формациями гиппокампа. Функционально ассоциативные поля 21 и 37 оказываются в значительной степени асимметричными. В целом правая нижневисочная область связана с организацией сложных форм зрительного восприятия и восприятия музыкальных фраз. Разрушение левого полушария приводит к амнстической афазии — неспособности к воспроизведению цифрового и словесного материала.

По некоторым сведениям в поле 21 расположена проекционная область вестибулярной системы, однако данных для окончательного вывода о наличии коркового представительства вестибулярной сенсорной системы пока недостаточно.

Таким образом, ассоциативные области новой коры характеризуются участием в осуществлении наиболее сложных реакций, протекающих на основе мультисенсорной конвергенции с включением механизмов памяти. Наиболее общим следствием повреждения ассоциативных областей являются различного рода агнозии и апраксии, а также нарушение речевой функции.

Необходимо, однако, отметить, что в целом изложенная морфофункциональная классификация не является универсальной и всеобъемлющей. Одной из причин является неразработанность критериев отнесения полей к определенной категории. Кроме того, остается неясной возможность включения сюда отделов, не относящихся к неокортексу. Так, для обонятельной системы по функциональным коррелятам также могут быть определены первичные, вторичные и третичные области (в соответствии с клиническими проявлениями их повреждений). Однако локализованы они в палео- и архикортикальных отделах (обонятельная луковица; обонятельный бугорок и диагональная область; медиальная обонятельная извилина и кортико-медиальный отдел миндаины соответственно). Другим серьезным ограничением данной классификации является наличие в новой коре участков, обладающих рядом переходных черт как в морфологическом, так и в функциональном планах. Помимо уже названных примером могут служить область островка и поясная извилина. Последняя включает периахортикальные участки, постепенно переходящие в новую кору. Функ-

ционально поясная извилина долгое время рассматривалась как зона представительства висцеральных систем (на основании ярко выраженных автономных эффектов, возникающих как следствие ее стимуляции). Вместе с тем в клинических и экспериментальных исследованиях показана причастность ее к осуществлению самых разнообразных реакций — от инициации стереотипных движений у животных (жевание, облизывание, глотание) до регуляции психического состояния у человека. При разрушениях ее у человека развивается состояние апатии, безразличия к боли, акинезия, патологическое дремотное состояние. Таким образом, поясная извилина, не обладающая структурными характеристиками, свойственными ассоциативным полям, может быть отнесена к ним по функциональным критериям.

Причина ограниченности морфофункциональной классификации, вероятно, заключается в том, что создавалась она в рамках теории локализации функций. Использование же термина «функция» без строгого его определения делает невозможным анализ роли вторичных полей в деятельности сенсорных систем. В применении к ассоциативным системам это становится совершенно неправомерным, поскольку они включены в осуществление процессов, протекающих с вовлечением механизмов селективного внимания и памяти. Наконец, рассмотрение роли корковых отделов невозможно проводить без учета их связи со стволовыми отделами, повреждение которых может аналогичным образом сказаться на протекании какого-либо процесса, таким образом, говорить о приуроченности его к определенным областям коры можно лишь условно. Во многих случаях следует рассматривать кору большого мозга лишь в качестве коркового звена той или иной системы связей. Наиболее важными системами, берущими начало в корковых зонах, являются системы контроля за эмоционально-мотивационными процессами, организацией движений и специфичная для человека речевая система.

**Структурная организация речевой функции.** Функция речи относится к специфическим особенностям человека, и в коре большого мозга обычно выделяют две зоны, имеющие отношение к осуществлению данного процесса — зону Брока и зону Вернике, расположенные в левом полушарии мозга праворуких людей.

*Зона Брока* располагается в латеральной префронтальной области и, занимая нижний ее отдел (поля 44, 45), граничит с областью представительства нижней половины лица в сенсомоторной коре. Афференты этого отдела принадлежат нейронам зоны Вернике, ядра MD таламуса; основные эфференты адресованы полям 9, 10. Зона Брока рассматривается как центр экспрессивной (моторной) речи на том основании, что при полном разрушении ее развивается речевая апраксия —

неспособность больного говорить при полном сохранении понимания и способности к внутренней речи. Однако рассматривать ее как истинно моторную область было бы неправомерно, так как стимуляция зоны Брока речи не вызывает. Вместе с тем очевидно, что поля 44, 45 имеют непосредственное отношение именно к речедвигательным процессам, поскольку локальные их повреждения приводят к нарушению плавности речи, а при стимуляции зоны Брока у говорящего пациента возникают нарушения артикуляции, заикание, насильственное повторение слов, а иногда прекращение («арест») речи. Вся совокупность подобных нарушений получила название моторных афазий.

Особенностью мозга человека является также значительное развитие п. 46, непосредственно примыкающего к зоне Брока, — оно эволюционирует даже более значительно, чем поля 44, 45. Функциональные особенности его изучены недостаточно, однако в отношении речевой функции, как полагают, его роль заключается в обеспечении восприятия ритмической последовательности звуков — этапа, необходимого для становления речи в онтогенезе.

*Зона Вернике* занимает небольшой отдел верхней височной извилины, *planum temporale*, а также смежные с ней участки полей 37, 40, 42. Анатомические исследования показали значительную асимметрию этой области. Так, длина левой *planum temporale* в 65% исследованных случаев превышала правую. Правая же оказывалась длиннее только у 11% обследованных. Поле 42 слева также оказывается больше. Следствием обширных разрушений в зоне Вернике является речевая агнозия — неспособность понимать устную речь, получившая название сенсорной афазии.

Среди афферентов данной области значительный объем занимают проекции подушки таламуса и внутреннего коленчатого тела. Афференты адресованы зоне Брока и проходят в составе крючковидного пучка. Тесная связь двух речевых зон приводит к тому, что у больных с поражением зоны Вернике страдает и экспрессивная речь — больной не в состоянии точно подобрать слово, произнести его. Распространенная ранее точка зрения сводилась к тому, что основная структура высказывания возникает в зоне Вернике, а реализуется в зоне Брока посредством запуска программы вокализации. Однако данная модель не может объяснить многих аспектов организации речи. В частности, стимуляция зоны Брока не может инициировать речь. Кроме того, клинические наблюдения показали, что область, имеющая отношение к функции речи, занимает обширный отдел коры в нижней части теменной доли и ограничивается Sylvian's бороздой, зонами Брока и Вернике. Эта область включает и поле 43, повреждение которого приводит к оральной апраксии и часто коррелирует с парезами речи. Наконец, как было показано, у человека можно вызвать членораздельную речь при стимуляции дополнительной моторной области, расположенной в медиальном парацентральной доле. Таким образом, участки лобной коры, имеющие отношение к речевой организации, оказываются более обширными. Оценить же роль того или иного отдела в осуществлении речевой функции пока не представляется возможным, что связано с рядом обстоятельств. Так, известные нарушения речи не ограничиваются сенсорной и моторной афазиями, а мо-

гут затрагивать семантические процессы, синтаксис, выразительность речи. Поражение нижневисочной области приводит к амнестической афазии, поражение нижнетеменной — к семантической форме афазии. Наконец, в подавляющем большинстве случаев афазии сопровождаются нарушением письма (аграфия), счета (акалькулия), чтения (алексия), затруднением в назывании предметов (аномия), искажением в написании букв. Все эти процессы оказываются зависимыми от нормального функционирования различных ассоциативных зон, причем сходные нарушения могут развиваться в результате повреждений различной локализации.

Например, аграфия может являться следствием повреждения как п. 8, так и п. 39, акалькулия и аграфия развиваются при разрушении либо п. 39, либо п. 6. Разрушение префронтальных отделов может привести к неспособности выполнять вербальные тесты, а также к мутизму. Аномия может являться результатом нарушений как височной, так и лобной долей.

Таким образом, практически все ассоциативные области левого полушария имеют непосредственное отношение к осуществлению речевой способности человека. Вместе с тем это не означает, что субдоминантное — правое полушарие не принимает участия в этом процессе. Показано, что субдоминантные области также опосредуют ряд процессов, связанных с организацией речи, однако в большинстве случаев это относится не к устной, а к вокальной речи. Так, больные с явной моторной афазией способны петь и с хорошей артикуляцией. Передний отдел височной доли (п. 22/38) в правом полушарии намного больше симметричного и связан с организацией понимания вокальной речи. Кроме того, обнаружено, что для нормального восприятия устной речи (тембра, произношения) необходима сохранность субдоминантного полушария. Полагают также, что его активность обеспечивает узнавание человека по голосу.

Один из наименее изученных вопросов касается латерализации функции речи. Во всех исследованных случаях у праворуких людей области, имеющие непосредственное отношение к организации устной речи, локализовались в левом полушарии. У леворуких же далеко не всегда наблюдается обратное соотношение. Во многих случаях серьезные нарушения речи у них могут являться следствием как право-, так и левополушарной патологии, а разрушение правого полушария не всегда сопровождается афазиями. В этой связи полагают, что у леворуких людей функция речи менее латерализована, чем у праворуких.

Анализ организации речевой функции невозможен без учета связей корковых зон с нижележащими отделами мозга. Естественно, что для восприятия речи необходима сохранность таламических ядер, однако их роль не ограничивается выполнением релейной функции. Так, было обнаружено, что при повреждении ядер VL, MD, Pulv, CGM, возможно развитие таких системных дефектов, как афазия, мутизм, аномия. При этом следствия деструкции Pulv. оказываются сходными с наблюдаемыми при повреждении зоны Вернике, деструкция VL и MD приводит к развитию моторной афазии, в ряде случаев разрушение VL влечет за собой появление аномии. Некоторые нарушения восприятия речи возникают как следствие повреждения бледного шара.

Дефекты экспрессивной речи могут быть обусловлены не только патологическими процессами, затрагивающими корковые отделы, но и локализованными в нижележащих образованиях. Например, аграфия может быть следствием нарушения связей или деструкции стриатных ядер и мозжечка. Наруше-



ние произношения развивается после повреждения любого из моторных ядер, вовлеченных в организацию артикуляции (ядра V, VII, IX, X, XII пар черепномозговых нервов). Наконец, в процесс деятельности речедвигательной системы вовлекаются вегетативные ядра понто-медуллярного отдела, иннервирующие слюнные железы, ветви блуждающего нерва, обеспечивающие иннервацию голосовых связок, и спинномозговые нервы, включенные в организацию дыхательных движений.

Таким образом, речь является результатом сочетанной деятельности сложной многокомпонентной системы, включающей различные отделы ствола головного мозга, а также обширные области коры большого мозга как доминантного, так и субдоминантного полушария.

Особое место в проблеме организации речи занимает вопрос о роли полей поясной извилины. У гоминид стимуляция полей 23, 24 вызывает появление видоспецифической вокализации, т. е. воспроизведения звуков, свойственных данному виду в естественных условиях. По аналогии с этим было высказано предположение о том, что у человека поля 23, 24 также относятся к речевым и обеспечивают (за счет связей с центральным серым веществом среднего мозга) вокализационный компонент эмоциональных реакций. Таким образом, предполагается двойственность речевой системы человека: одна система обеспечивает смысловую семантическую речь, другая, гомолог системы вокализации у животных, инициирует голосовые реакции, которые являются отражением внутреннего состояния. Однако несмотря на кажущуюся логичность такой гипотезы, она пока не имеет достоверных подтверждений.

**Организация моторных систем коры большого мозга.** Многие поля новой коры включены в системы, осуществляющие контроль моторной активности — пирамидную (ПС) и экстрапирамидную (ЭПС).

*Пирамидная система* берет начало от пирамидных клеток V слоя коры большого мозга различных областей. У приматов такими областями являются поля 1—6, причем п. 4 формирует около 30% волокон, п. 5—40, п. 6—30%. Аксоны этих клеток собираются во внутренней капсуле в компактный пучок — пирамидный тракт, в составе которого у человека насчитывают около 1 млн. волокон. Источники пирамидного тракта у человека точно неизвестны, хотя полагают, что свыше 60% аксонов принадлежит клеткам нейронов прецентральной извилины, менее значительная часть берет начало в постцентральной извилине, небольшое число волокон идет и от других отделов новой коры. Диаметр большинства волокон составляет 1—3 мкм, около 10% аксонов имеют диаметр 3—20 мкм. Подавляющее большинство (90%) волокон миелинизировано.

Пирамидный тракт проходит в основании ствола мозга, в нижних отделах продолговатого мозга большая часть волокон переходит на противоположную сторону и формирует боковой пирамидный тракт. Меньшая часть спускается в спинной мозг в виде переднего пирамидного тракта, где и совершает

посегментный перекрест. Незначительное число волокон не перекрещивается.

Волокна пирамидного тракта проходят, сохраняя соматотопическую организацию. Аксоны нейронов, расположенных в области проекции руки, заканчиваются в дорсолатеральной части промежуточной зоны, другие идут в вентромедиальный ее отдел. У человека часть волокон контактирует непосредственно с мотонейронами. Волокна пирамидного тракта на всем пути следования образуют множество коллатералей, оканчивающихся на нейронах красного ядра, нижней оливы, собственных ядер моста, а также на ядрах ретикулярной формации и черепноспинных нервов. Кроме того, показано наличие входов к сенсорным ядрам продолговатого мозга — нежному и клиновидному.

Основные сведения, касающиеся организации функций пирамидной системы, получены в ходе клинических наблюдений. Эксперименты на животных не могут воспроизвести картину пирамидных нарушений, поскольку пирамидный тракт и получающие его коллатерали ядра (нижняя олива, ядра моста, латеральные отделы мозжечка) относятся к числу наиболее интенсивно развивающихся в эволюции. Результаты повреждений ПС оказываются различными в зависимости от локализации нарушений.

Наиболее общим следствием при повреждении пирамидного тракта является дефицит движений (особенно сильно выраженный в дистальных отделах конечностей) и возрастание времени моторной реакции на стимулы. Однако даже в случае полного одностороннего разрушения пирамидного тракта далеко не во всех случаях возникает паралич контралатеральной половины тела. Кроме того, большинство нарушений проходит с течением времени, и страдают лишь тонкие движения конечностей, в основном рук.

Центральное повреждение ПС приводит к «пирамидному синдрому», который выражается в параличах и парезах, т. е. полной или частичной неспособности к осуществлению целенаправленных действий. Нарушения часто сопровождаются мышечной гипертонией, гиперрефлексией. Из-за связи поврежденных отделов коры с ЭПС возможны нарушения управления мимическими мышцами. Более значительная степень нарушений в этом случае (по сравнению с изолированным разрушением пирамидного тракта) обусловлена тесными связями области коры, дающими начало ПС, со структурами ЭПС. Таким образом, при центральных поражениях разделить следствия повреждения пирамидных образований от экстрапирамидных невозможно.

В целом ПС представляет собой наиболее молодую (в эволюционном отношении) систему связей, обеспечивающую в первую очередь тонкие движения пальцев руки, тесно связанную

с ЭПС и другими системами моторного контроля и регулирующую соматосенсорный вход в ЦНС.

*Экстрапирамидная система* ЭПС объединяет значительное число мозговых образований, соединенных тесными морфологическими связями, неокортикальный отдел ЭПС включает поля пре- и постцентральной извилин 1—3, 4, 6, а также префронтальные отделы — поля 8, 9. Нейроны этих полей адресуют свои проекции неостриатуму — скорлупе и хвостатому ядру, а те в свою очередь — бледному шару. Комплекс базальных ганглиев и система их связей (см. гл. IX) рассматриваются в качестве узлового звена ЭПС. Помимо телэнцефальных отделов в систему входят среднемозговые образования (красное ядро, тегмента-понтийное, ретикулярная формация) и мозжечок, которые формируют значительное число проекций к мотонейронам спинного мозга и ядер черепномозговых нервов. Однако было бы неправильным рассматривать ЭПС лишь в качестве совокупности нисходящих трактов с многочисленными переклочениями. Важную роль в обеспечении ее деятельности играют отделы промежуточного мозга — субталамическое ядро и ядра таламуса VA, VL, а также черная субстанция, расположенная на уровне среднего мозга. Поскольку каждое из этих ядер тесно связано с другими компонентами ЭПС, то в структурной организации последней можно выделить несколько петель обратной связи, таких, как: субталамическое ядро — бледный шар — субталамическое ядро; компактная часть черной субстанции — стриатум — паллидум — ретикулярная часть черной субстанции — компактная часть черной субстанции; наконец, многочисленные связи в системе VA, VL — неокортекс — стриатум — паллидум — VA, VL. Функциональная роль подобных связей выяснена недостаточно, однако можно полагать, что благодаря им возможна тонкая коррекция и регуляция вовлечения того или иного компонента мультисинантической ЭПС в текущую активность.

К числу функций ЭПС относят регуляцию сложных автоматизированных двигательных актов, организацию мимики и жестов, регуляцию мышечного тонуса (за счет координации активности гамма- и альфа-моторных систем).

Типичным следствием повреждения компонентов ЭПС являются хорea, баллизм и атетоз, выражающиеся в появлении навязчивых движений, захватывающих в каждом из этих случаев различные группы мышц. Еще одним распространенным нарушением является паркинсонизм, который характеризуется развитием ригидности, гипокинезии, треморов и нарушением активности мимических мышц. Некоторые из этих нарушений можно поставить в четкое соответствие с повреждением того или иного образования ЭПС. Так, например, повреждение субталамического ядра часто сопровождается развитием баллизма, деструкция стриатума вызывает хорью, дегенеративные изменения в черной субстанции ведут к развитию паркинсонизма. Кроме того, было показано, что нормальное функционирование ЭПС зависит от четко скоординированного баланса медиаторов — любое его нарушение может специфическим образом изменять моторную активность. В первую очередь это

относится к дофамину — медиатору нейронов компактной части черной субстанции, нарушение его обмена приводит к сильным дегенеративным изменениям как клеток самой черной субстанции, так и элементов стриатума и как следствие — к появлению экстрапирамидных синдромов.

Следует отметить, что функциональная роль ЭПС не ограничивается ее участием в организации моторной активности. В клинике экстрапирамидных нарушений показано, что, например, хвостатое ядро участвует в контроле за организацией сложных психофизиологических реакций, а также в организации программ моторной активности. Гипо- или гиперфункция ядра приводит к нарушениям поведения, выражающимся либо в развитии склонности к эпилептическим приступам (гипофункция), либо в возникновении шизофреноподобных состояний (гиперфункция).

Ряд типичных экстрапирамидных нарушений сопровождается и изменением поведения больного, в частности при паркинсонизме развиваются вялость и апатия, снижение эмоциональных реакций. Вероятной причиной этих явлений следует считать тесные связи стрио-паллидарной системы со структурами так называемого «центрального стриатума», к которому относится: п. accumbens, обонятельный бугорок, безымянная субстанция. Характер организации связей этих образований во многом сходен с уже описанными (гл. IX) стриатными. Однако их отличает существование тесного взаимодействия со структурами лимбической системы. Короткие входы к вентральному стриатуму образуются архикортексом (формациями гиппокампа), значительное число афферентов происходит из миндалевидного комплекса. Афференты этой системы адресованы не моторным, а лимбическим образованиям конечного и среднего мозга.

Следует иметь в виду, что хотя данные относительно организации связей вентрального стриатума получены на животных (в том числе и на обезьянах), они доказывают существование тесной взаимосвязи между двумя важнейшими системами — лимбической и экстрапирамидной, что может способствовать более полному анализу вопроса об организации моторного поведенческого акта и подчеркивает его системный характер.

Работы последних десятилетий позволили пересмотреть и представления о характере взаимодействия между ЭПС и ПС. На их тесную взаимосвязь указывают, в частности, сведения о том, что при нарушениях ЭПС обнаруживается и дефицит произвольных движений, обычно выражающийся в затрудненности выполнения их начальных этапов. Таким образом, разделение двух моторных систем по критерию «произвольности—непроизвольности» регулируемых движений оказывается неправомерным. Кроме того, данные экспериментальной морфологии также свидетельствуют о тесной их взаимосвязи: структуры стрио-паллидума являются важным звеном, формирующим при участии таламических ядер VA, VL афферентный вход к сенсомоторным отделам коры.

Таким образом, ЭПС, представляющая собой многокомпонентную систему, объединяющую структуры разных отделов мозга, функционирует в тесной связи с ПС и, возможно, с лимбической и играет важную роль в организации многих моторных актов и регуляции ряда психических процессов.

**Лимбическая система.** Среди кортикальных формаций иссле-

дователи уделяли особое внимание так называемой «краевой» или «лимбической» доле. В 1878 г. анатом П. Брока употребил этот термин для обозначения области конечного мозга, которая окаймляет ствол мозга. Краевая доля внутренней поверхности полушарий состоит из двух извилин: сводовой, расположенной над мозолистым телом, и гиппокамповой, находящейся под внутренней поверхностью полушарий и образующей нижнюю лимбическую область.

В процессе изучения функций этих областей были получены сведения относительно подкорковых образований, связанных с ними тесными прямыми и обратными путями. Так возникло представление о системе, которую в настоящее время называют лимбической.

Необходимым критерием для включения структур в состав лимбической системы является их участие в организации мотивационно-эмоционального поведения животных и человека. Этот критерий необходим, но не достаточен. Вторым важным свойством всех структур лимбической системы можно считать их теснейшую связь с основным, базовым образованием — гипоталамусом. Именно через гипоталамус большинство лимбических структур объединены в целостную систему, регулирующую эмоциональные реакции человека и животных на внешний стимул и формирующую адаптивное поведение, построенное на основе доминирующей мотивации.

Если, учитывая твердо установленные в настоящее время анатомические связи основных структур, обычно включаемых в состав лимбической системы, построить максимально полную схему лимбической системы, то ее центром, вероятно, будет гипоталамус, имеющий четко организованную систему выходных волокон к исполнительным механизмам вегетативной системы, являющийся, таким образом, высшим регулятором вегетативных функций, участие которых в организации эмоционально-мотивационного поведения не вызывает сомнения.

Кроме гипоталамуса в данную систему предлагается включить структуры, имеющие с ним прямые связи: гиппокамп, миндалевидный комплекс, лимбическую кору, переднюю группу ядер таламуса и дорсомедиальное таламическое ядро, а также прозрачную перегородку.

Гипоталамус как элемент лимбической системы является одним из самых сложных и гетерогенных образований, которое имеет в своем составе разные по эволюционному возрасту ядерные группы. Характерно, что с лимбическими структурами тесно связаны все отделы гипоталамуса, при этом все основные ядра и их афферентные волокна принимают участие в функционировании лимбической системы.

Кроме гипоталамуса из структур промежуточного мозга в состав лимбической системы включена передняя группа ядер таламуса, а также его ядро MD. Морфологические и физиоло-

гические работы, выполненные на животных, позволили установить ряд характерных особенностей этих ядер, одна из которых заключается в том, что эти таламические ядра связаны прямыми путями с гипоталамусом. Кроме того, удалось обнаружить в этих таламических структурах нейроны и популяции нейронов, реагирующие на сенсорные стимулы, в том числе и на телецептивные: акустические и зрительные.

Остальные структуры, входящие в состав лимбической системы, имеют телэнцефалическое происхождение. Причем наиболее тесные связи со многими ядрами гипоталамуса имеет миндалевидный комплекс. Это морфологически гетерогенное образование включает два отдела с различными связями и функциями: кортико-медиальный и базо-латеральный.

В кортико-медиальном отделе преобладают пути обонятельной системы и, следовательно, он участвует в организации пищевого поведения. Базолатеральный отдел отличается богатством афферентных связей и разнообразием источников входных волокон, что свидетельствует о неопределенности и сложности его основных функций.

Одним из необходимых элементов лимбической системы являются ядра прозрачной перегородки, которые двусторонними путями связаны с гиппокампом и миндалевидным комплексом. Вопрос о характере взаимодействия ядер прозрачной перегородки с гипоталамусом в настоящее время не решен. Однако достаточно убедительно показано, что прозрачная перегородка участвует в организации эмоционального поведения.

В состав лимбической системы входят две корковые формации: старая кора — гиппокамп, и новая, располагающаяся в области поясной извилины.

Одной из характерных особенностей лимбической коры являются ее связи с префронтальной и особенно орбитофронтальной корой. Именно при функционировании этих кортикальных ассоциативных связей, возможно, осуществляется участие лимбической системы в актах эмоциональной оценки внешних стимулов и ситуаций в целом, которые у человека имеют характер сознательной регуляции.

Все указанные структуры объединены определенным образом организованными связями (рис. 54) в целостную систему. Несмотря на кажущуюся сложность данной схемы, можно обнаружить некоторые ее характерные черты. Во-первых, «выходной» структурой по этой схеме является гипоталамус, от ядер которого берут начало пути к центрам вегетативной нервной системы: пучок Гуддена и перивентрикулярная система волокон, а также пучки от нейросекреторных гипоталамических ядер к гипофизу. Особенно тесными являются связи гипоталамуса со структурами среднего мозга, с так называемыми ядрами тегментальной области, что позволило отдельным авторам включить в состав лимбической системы мезэнцефалический

отдел. Таким образом, через гипоталамус лимбическая система оказывается включенной как в нейрональные, так и нейрогуморальные механизмы гомеостаза.

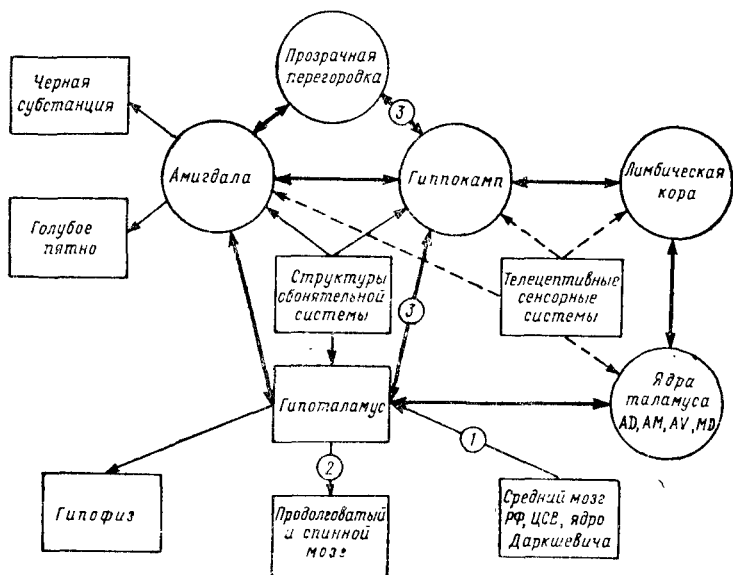


Рис. 54. Схема связей лимбической системы.

1 — пучок Гуддена, 2 — первентрикулярная система, 3 — волокна свода. Стрелками показаны: основные связи в пределах лимбической системы (толстые), основные «выходы» системы и входы обонятельной системы (тонкие), входы от зрительной и слуховой сенсорных систем (пунктирные).

Во-вторых, в лимбической системе имеются структуры, которые характеризуются наличием функциональных элементов, реагирующих на разные телечептивные стимулы, что предполагает связь этих образований с релейными структурами сенсорных систем, т. е. речь идет о своеобразных входных элементах лимбической системы, среди которых главными можно считать структуры с определенными сенсорными входами: лимбическую кору, миндалевидный комплекс, таламические ядра. Входы лимбическая система имеет как от одной из самых древних систем — обонятельной, так и от эволюционно молодых систем: зрительной и слуховой. Связи с обонятельной сенсорной системой наиболее выражены, поэтому и происходит частое отождествление функций лимбической системы с организацией обоняния.

Таким образом, данная структурная схема лимбической системы включает наиболее выраженные анатомические пути, объединяющие ряд определенным образом соединенных между собой структур в целостную систему, которая за счет входящих и выходящих волокон оказывается связанной как с исполни-

тельными аппаратами мозга, так и с сенсорными системами. Однако вопрос о конкретных структурах сенсорных систем, которые посылают свои волокна к лимбическим образованиям в настоящее время даже приблизительно не решен.

Следует подчеркнуть, что представление о лимбической системе как об открытой, имеющей свою систему входов и выходов, объясняет многие противоречивые факты, накопленные как физиологией, так и психоневрологией.

Прежде всего обращает на себя внимание гетерогенность и функциональная неоднозначность лимбической системы. В ней можно выделить выходные образования: гипоталамус и, отчасти, миндалевидный комплекс (связанный через черную субстанцию с экстрапирамидной системой) и входные структуры: миндалевидный комплекс, лимбические ядра таламуса и лимбическую кору. Однако последнюю по имеющимся в настоящее время фактам нельзя рассматривать только как входную структуру, так как по крайней мере у высших млекопитающих (приматов) в состав полей лимбической коры входят моторные центры, регулирующие вокализацию.

Совершенно ясно, что благодаря обширным связям с сенсорными структурами, лимбическая система может являться основным субстратом эмоциональной оценки внешних стимулов. В связи с этим интересен тот факт, что у животных разных эволюционных уровней механизм эмоциональных реакций принципиально тождествен, так как структура лимбической системы, ее состав обладают относительным постоянством у представителей разных отрядов млекопитающих.

И, наконец, исходя из представлений о лимбической системе как об открытой, становится понятным ее участие во многих патогенных механизмах, что хорошо известно в клинике психоневрологических расстройств.

Наиболее отчетливо патологическая активность лимбической системы проявляется в клинике эпилепсии. Давно было известно, что локализация эпилептического очага в височной доле характеризуется наличием в симптомокомплексе определенных эмоционально-мотивационных расстройств, среди которых наиболее частыми являются вспышки немотивированной внешними раздражителями агрессии, а также так называемые эмоциональные дисфории — резкие перепады настроения без внешних на то причин. Нередко при этом эмоциональные нарушения подобного типа сопровождаются слуховыми, зрительными и кинестетическими галлюцинациями, отражая сложную картину поздней стадии эпилепсии, когда эпилептигенный процесс может захватывать многие структуры лимбической системы.

В настоящее время существует мнение, что быстрое, «злокачественное» течение эпилептигенного процесса определяется активностью амигдалы, которая в силу своих связей со структурами экстрапирамидной системы формирует патологически функционирующую систему, ответственную за генез больших судорожных припадков.

Таким образом, активность лимбической системы в патологическом режиме прежде всего за счет миндалевидного комплекса определяет формирование специфических эмоционально-мотивационных дисфункций и также судорожных форм двигательной активности.



## РЕТИКУЛЯРНАЯ ФОРМАЦИЯ

Ретикулярная формация описана В. М. Бехтеревым [1898] и Рамон-Кахалем [1909] как диффузное скопление разрозненных нервных элементов, пронизанное большим числом проходящих волокон и занимающее срединное положение в стволовых отделах мозга. Полученные к настоящему времени данные позволили уточнить особенности строения и существенно расширить области локализации ретикулярных образований.

В настоящее время понятие «ретикулярная формация» объединяет целый ряд мозговых структур, начиная с промежуточной зоны (пластина VII) спинного мозга и заканчивая некоторыми отделами промежуточного мозга — интраламинарными ядрами, ретикулярным таламическим ядром, неопределенной зоной. Общими чертами их является наличие характерной формы нейронов, а также характер организации связей. Последний заключается в существовании большого числа афферентов, идущих от сенсорных образований, богатстве эфферентных проекций к моторным структурам разных уровней, в принципиальном сходстве внутрицентральных связей ретикулярных областей различных отделов мозга. При этом объем ретикулярных образований возрастает в вышележащих отделах, и слабодифференцированные каудальные участки формации сменяются участками, где нейроны образуют густые скопления, что позволяет говорить о ретикулярных ядрах.

По структурно-функциональным критериям ретикулярная формация делится на три зоны: медианную, расположенную по средней линии; медиальную, занимающую медиальные отделы ствола, и латеральную, нейроны которой лежат вблизи сенсорных образований. Кроме того, полагают, что ретикулярная формация представлена и рассеянными элементами, входящими в состав некоторых таламических ядер, базальных ганглиев, нижних слоев неокортекса.

**Медианная зона** ретикулярной формации представлена элементами шва. Шов, *raphe*, — область, расположенная по средней линии понто-медуллярного и каудального мезэнцефального отделов. Она образована цепью ядер, и на фронтальных сечениях имеет вид узкой полосы клеток с наибольшим поперечником в вентральных отделах (рис. 55). На уровне продолговатого мозга располагаются темное и бледное ядра шва, *nucl. raphe obscurus et pallidus*. В роstralных отделах продолговатого мозга их сменяет большое ядро шва *nucl. raphe magnus*, которое продолжается мостовым ядром шва, *nucl. raphe pontis*. В роstralном отделе моста и каудально на уровне сред-

...иногда ядра шва представлены верхним центральным и фронтальным, nucl. centralis superior et nucl. raphe dorsalis.

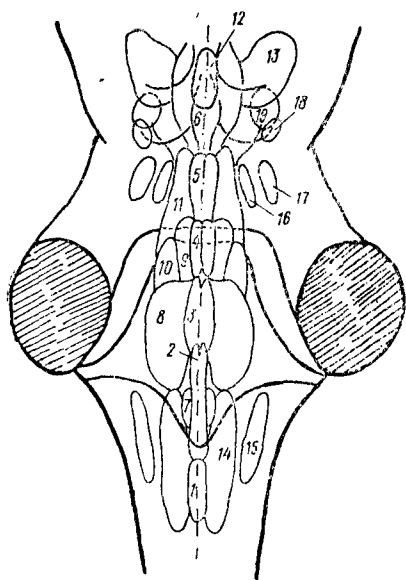


Рис. 55. Ядра ретикулярной формации (РФ) (по: Niuwenhuys e. a., 1978).

1—6 — медианная зона РФ: 1—4 — ядра шва (1 — бледное, 2 — темное, 3 — большое, 4 — мостовое), 5 — верхнее центральное, 6 — дорсальное ядро шва, 7—13 — медиальная зона РФ: 7 — ретикулярное парамедианное, 8 — гигантоклеточное, 9 — ретикулярное ядро покрышки моста, 10, 11 — каудальное (10) и оральное (11) ядра моста, 12 — дорсальное покрывшее ядро (Гуддена), 13 — клиновидное ядро, 14—18 — латеральная зона РФ: 14 — центральное ретикулярное ядро продолговатого мозга, 15 — латеральное ретикулярное ядро, 16, 17 — медиальное (16) и латеральное (17) парабрахияльные ядра, 18, 19 — компактная (18) и рассеянная (19) части педункуло-понтинного ядра.

С помощью различных методов была выяснена сложная организация связей этих ядер, а также показано, что их нейроны в качестве медиатора синтезируют серотонин. Афферентами ядер шва являются кояллатерали восходящих проекций сенсорных систем, волокна спинно-ретикулярного тракта, а также входы от ретикулярных образований.

Основной объем эфферентов этой группы (за исключением большого и мостового ядер) образует восходящую систему проекций, адресуемых ядрам промежуточного и конечного мозга, а также коре полушарий. От каудальных отделов шва берут начало пути к среднемозговым структурам. Мостовое ядро шва формирует проекции к ядрам мозжечка, а от большого ядра шва начинаются пути в спинной мозг. Нисходящие пути от других ядер шва выражены незначительно (см. также гл. XI).

Имеющиеся физиологические данные позволяют рассматривать эту область как часть ретикулярной активирующей системы. Морфологически это обеспечивается обширными восходящими проекциями,

в том числе и непосредственно в кору большого мозга. Кроме того, особенности организации связей ядер шва свидетельствуют о их важной роли в организации восприятия боли, в частности бледное ядро шва получает прямые входы от V—VII пластин Рекседа и спинального ядра тройничного нерва — основных проводников болевой информации. В настоящее время показано также участие системы ядер шва в организации агрессивного и полового поведения, в регуляции сна и некоторых видов моторной активности.

Отметим, что не все авторы относят область шва к ретикулярным образованиям, акцентируя внимание на медиаторной специфичности ее элементов. Однако развитие современных гистохимических методов позволило доказать, что такая особенность присуща не только ядрам шва: медиаторно специфичные элементы обнаруживаются и в других отделах ретикулярной формации. Вместе с тем по характеру организации связей и функциональным особенностям область шва оказывается подобной другим зонам ретикулярной формации.

К структурным особенностям **медиальной зоны**, или осевой, ретикулярной формации относится наличие так называемых ретикулярных нейронов. Они характеризуются относительно небольшими размерами и малым числом дендритов, которые почти не ветвятся, тянутся на довольно большие расстояния. Тело и дендриты таких нейронов имеют одинаковую плотность синапсов. Аксоны же дают две ветви — восходящую и нисходящую, которые идут на большом протяжении, отдавая по ходу редкие горизонтально идущие коллатерали (рис. 56).

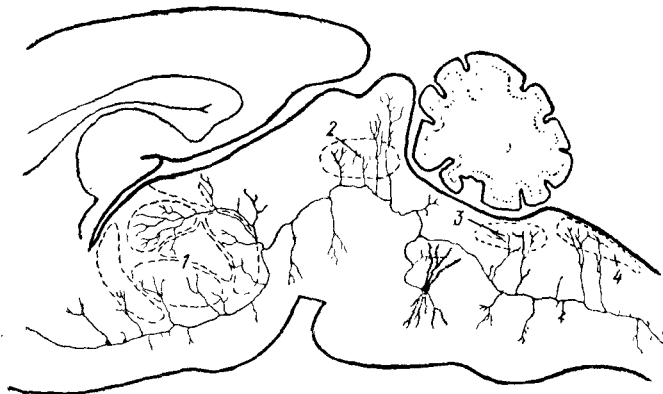


Рис. 56. Схема организации проекций нейрона гигантоклеточного ретикулярного ядра мозга крысы [Scheibel, 1980].

1 — промежуточный мозг, 2 — покрывка среднего мозга, 3 — ядро VII нерва, 4 — нежное ядро, 5 — спинной мозг.

Кроме того, в каждом из отделов осевой ретикулярной формации встречаются крупные мультиполярные с большим числом густоветвящихся дендритов, причем число их возрастает в медиальных отделах зоны.

В ретикулярной формации согласно разным классификациям насчитывается от нескольких десятков до сотни ядер. Наиболее употребительной является классификация Бродаля.

Самое медиальное положение среди ядер осевой зоны занимает парамедианное ядро, *nucl. reticularis paramedianus*, или ядро переднего канатика, *nucl. funiculi anterioris*. Оно пред-

ставлено узкой полоской клеток, идущей по всей длине продолговатого мозга. Над ядрами шва вдоль дна IV желудочка полоса мелких нейронов образует дорсальное парамедианное ядро, *nucl. paramedianus dorsalis*. Латерально от него лежит возвышение дна IV желудочка, также состоящее из мелких клеток. К той же группе относят и предлежащее ядро (см. гл. IV).

Латерально от парамедианного ядра располагается цепочка ядер, состоящая в основном из крупных мультислоево-образных. В продолговатом мозге к ним относится гигантоклеточное ядро, *nucl. gigantocellularis*. Оно заканчивается у каудальной границы ядра лицевого нерва. Рострально его замещает сначала каудальное ретикулярное ядро моста, *nucl. reticularis pontis caudalis*, а затем оральное, *nucl. reticularis pontis oralis*. Вентрально от них на уровне моста располагается вблизи области шва крупное ретикулярное ядро покрывки моста, *nucl. reticularis tegmenti pontis*.

На уровне среднего мозга медиальная зона ретикулярной формации содержит клиновидное ядро, *nucl. cuneiformis*, занимающее большой объем покрывки среднего мозга, а также дорсальное ядро покрывки, *nucl. tegmenti dorsalis* (Gudden) (см. гл. VI).

Афферентами ядер понто-медуллярного отдела являются коллатерали восходящих сенсорных проекций, а также прямые входы от сенсорных ядер: вестибулярных, кохлеарных, солитарного тракта и тройничного нерва. Другой источник афферентов — нейроны интермедиальной зоны спинного мозга, получающие полимодальную сенсорную импульсацию. Аксоны этих нейронов в составе спинно-ретикулярного тракта достигают понто-медуллярного отдела и в основном заканчиваются на клетках гигантоклеточного, каудального, а также покрывочного ядер моста. Коллатерали волокон пирамидного тракта осуществляют иннервацию всех ядер медиальной зоны. Гигантоклеточное ядро получает также входы от ядра шатра.

Афференты клиновидного ядра среднего мозга также образованы входами от сенсорных образований, преимущественно слуховых и зрительных, а также обонятельных (в составе медиального пучка переднего мозга). Кроме того, в отличие от нижележащих отделов, сюда поступает импульсация от структур лимбической системы в составе медиального пучка переднего мозга, мамилло-теgmentального тракта и пучка Шютца.

Эфференты понто-медуллярного отдела образуют две группы проекций. Первая из них, составленная аксонами нейронов парамедианного и теgmentального мостового ядер, адресует мозжечку. От других ядер начинаются восходящие и нисходящие пути к различным отделам мозга. Учитывая особенности строения ретикулярных нейронов (наличие у аксонов ветвей, идущих в противоположных направлениях), можно полагать, что по крайней мере часть восходящих и нисходящих проекций

образована одними и теми же элементами, как это показано, например, для гигантоклеточного ядра (см. рис. 56).

Восходящие проекции направляются в основном интраламинарным ядрам таламуса, а также, возможно, ядрам VA и VL, обеспечивая таким образом экстралемнисковое проведение сенсорной информации. Кроме того, показано, что часть волокон адресуется непосредственно коре.

Основной объем нисходящих путей представлен волокнами ретикулоспинального тракта. При этом эфференты медуллярных ядер (в основном гигантоклеточного) проходят в передней части боковых канатиков и заканчиваются в центральном и дорсо-латеральном отделах интермедиальной зоны спинного мозга. Аксоны нейронов понтийного уровня (главным образом, каудального мостового ядра) направляются в передне-медиальную часть интермедиальной зоны через передние канатики спинного мозга. От нейронов, получающих ретикулярные входы, импульсация адресуется сначала интер-, а от них — альфа- и гамма-мотонейронам передних рогов спинного мозга. При этом сфера иннервации для ядер понтийного уровня ограничена верхними сегментами спинного мозга, а медуллярные осуществляют иннервацию по всей длине спинного мозга.

Оба тракта устанавливают множественные контакты с нейронами сегментарного аппарата спинного мозга. Это, во-первых, моносинаптические связи с мотонейронами, иннервирующими мускулатуру конечностей и туловища, и, во-вторых, полисинаптические связи (через интернейроны) со всеми соматическими мотонейронами, с первичными афферентами и многими восходящими сенсорными трактами. Сочетание подобных свойств волокон ретикуло-спинальных трактов с широкой конвергенцией на ретикулярных нейронах ствола афферентных потоков различной природы обеспечивает на уровне ретикулярной формации эффективное взаимодействие и контроль над работой многих восходящих и нисходящих проекционных систем спинного мозга.

Эфферентные связи среднемозговых отделов не имеют прямого доступа к спинному мозгу — они адресованы преимущественно нижележащим отделам осевой ретикулярной формации. Восходящие проекции идут к таламусу и конечному мозгу.

Восходящие связи медиальной зоны ретикулярной формации традиционно рассматриваются как система, оказывающая активирующее влияние (прямо или опосредованно через таламус) на новую кору. Повреждение ретикулярной активирующей системы ведет к расстройствам системного характера: нарушению сна, возникновению патологических состояний сознания. Общий «глобальный» характер таких нарушений, по-видимому, объясняется изменениями интегративной деятельности, вызванными повреждением ретикулярных образований с их множественными связями. Другая причина возможно заключа-

ется в особой медиаторной характеристике многих ретикулярных образований (см. гл. XI).

В отличие от ретикулярной активационной системы, совокупность нисходящих проекций считается системой, угнетающей активность нижележащих центров. При этом традиционно эффекты влияния ретикулярной формации рассматриваются как неспецифические. Однако работы последних лет позволили поставить вопрос о специфичности характера функционирования ретикулярных образований и способах реализации избирательного влияния на те или иные отделы мозга.

Ответ на подобный вопрос можно получить, рассматривая организацию элементарных рефлекторных актов, протекающих с непременным участием ретикулярных образований. К их числу относится регуляция активности экстраокулярных мышц. В настоящее время выявлены локальные и пространственно ограниченные входы от ретикулярных ядер понто-медуллярного отдела к двигательным ядрам черепномозговых нервов, определена локализация нейронов, осуществляющих иннервацию различных мышечных групп. Показан также реципрокный характер отношений ипси- и контрлатеральных отделов среднего мозгового ретикулярной формации. Помимо участия ретикулярных структур в осуществлении глазодвигательных реакций, хорошо известна и роль каудальных отделов ретикулярной формации в регуляции дыхания, сосудистого тонуса и ряда других жизненно важных процессов. Однако в этом случае эффективные области оказываются довольно широкими, и приурочить их к какому-либо локальному участку формации не удается. Таким образом, физиологические понятия «дыхательный» или «сосудодвигательный» центр не имеют конкретного морфологического аналога, а приурочены к достаточно обширной области ретикулярных отделов продолговатого мозга и моста.

Еще одно доказательство «специфичности» влияний ретикулярной формации было получено в последнее десятилетие: обнаружено, что многие отделы и, следовательно, их связи оказываются медиаторно специфичными, причем в качестве медиаторов используются моноамины (см. гл. XI). Основные источники моноаминов — голубое пятно, черная субстанция и ядра шва — являются либо компонентами, либо производными ретикулярной формации.

Понятие ретикулярной формации, как уже было сказано, трактуется некоторыми авторами значительно шире. В этом случае ретикулярное и интраламинарные ядра таламуса, а также гипоталамические ядра средней и задней групп рассматриваются как роstralное продолжение осевой ретикулярной формации. Основанием к такому заключению служит сходство структурной организации и особенности связей данных образований. Полагают, в частности, что названные структуры опо-

средуют влияние каудальных отделов ретикулярной формации на кору больших полушарий и лимбическую систему.

К латеральной зоне ретикулярной формации относятся ретикулярные образования, расположенные в стволе мозга вблизи сенсорных ядер, а также многочисленные ретикулярные нейроны, лежащие внутри сенсорных образований. Наиболее значительным компонентом латеральной зоны является группа ядер, идущая на всем протяжении продолговатого мозга и моста вдоль медиального края ядра тройничного нерва (см. рис. 55). В каудальных отделах продолговатого мозга к ней относится центральное ядро, *nucl. medullae oblongatae centralis*, а его ростральное продолжение — мелкоклеточное ядро, *nucl. parvocellularis*, в понтийном отделе замещается ретикулярным латеральным ядром, *nucl. reticularis pontis lateralis*. Помимо названных, в нижних отделах продолговатого мозга располагается крупное ретикулярное латеральное ядро продолговатого мозга, *nucl. ret. lateralis*, *nucl. funiculi lateralis*. Оно образовано двумя группами клеток, одна из которых с вентральной стороны примыкает к ядру тройничного нерва, а другая лежит вблизи дорсолатерального края нижней оливы и у человека превышает по размерам вентральную часть ядра.

Все ядра латеральной зоны (за исключением ретикулярного латерального ядра продолговатого мозга) состоят из нейронов малой и средней величины и практически лишены крупных элементов, характерных для осевой ретикулярной формации. В латеральном медуллярном ядре располагаются среди основных мелких элементов и крупные звездчатые нейроны.

В области среднего мозга латеральная зона представлена несколькими небольшими группами нейронов, имеющими четко очерченные границы. К ним относятся медиальное и латеральное парабрахияльные ядра, *nucll. parabrachialis medialis et lateralis*, расположенные в дорсолатеральных отделах покрывки, а также покрывочное педункуло-понтийное ядро, *nucll. tegmenti pedunculo-pontinus* (см. гл. IV).

Основные афференты понто-медуллярных отделов латеральной зоны представлены волокнами спинно-ретикулярного тракта (максимальный вход в центральное ядро), коллатералиями и прямыми входами от сенсорных ядер, вблизи которых они располагаются. Кроме того, к центральной части латерального медуллярного ядра подходят коллатерали волокон вентрального спинно-мозжечкового тракта. Для парабрахияльных ядер наиболее выражен вход от ядра солитарного тракта, а для педункуло-понтийного — от бледного шара. Общим источником афферентов ядер латеральной зоны является кора большого мозга и красное ядро.

Аксоны нейронов латеральной зоны дают начало относительно коротким восходящим и нисходящим путям, обеспечивающим связь сенсорных образований с медиальной зоной рети-

кулярной формации и моторными ядрами ствола. Таким образом, латеральная зона ретикулярной формации отличается от ее медиальных отделов большей избирательностью афферентов, приуроченностью их к определенным ядрам, а также отсутствием выраженных восходящих проекций. Все это позволяет рассматривать эти отделы ретикулярной формации как субстрат для связи сенсорных и моторных образований ствола.

Полагают, что эта часть ретикулярной формации является более молодой, и, возможно, с прогрессивным ее развитием связан факт уменьшения объема осевой ретикулярной формации в ходе эволюционного развития. Так как ретикулярный принцип строения представляет собой хотя и древний, но универсальный путь формирования интегративных систем, предполагают, что латеральная зона ретикулярной формации — это совокупность элементарных интегративных единиц, сформированных вблизи или внутри специфических сенсорных структур.

Вероятно, именно к отделам латеральной ретикулярной формации можно отнести и тектальную область среднего мозга, принадлежность которой к ретикулярным образованиям признается многими исследователями. Анатомически тектальная область формируется как глубокие слои передних холмов. Однако несмотря на тесные пространственные отношения, эти структуры значительно отличаются по характеру строения и организации связей.

В состав тектальной области входит большое число крупных нейронов, получающих входы от многочисленных образований: в первую очередь от передних и задних холмов, а также от коры большого мозга, мозжечка, черной субстанции. В отличие от медиальных ретикулярных структур эти входы образованы не коллатеральными нисходящими аксонами, а являются четко направленными, что подобно организации афферентов в латеральной зоне. Система эфферентных связей отличается прежде всего своей обширностью — проекции тектальной области адресованы более чем 40 различным ядрам. Так, отсюда начинается путь в спинной мозг, к ядрам комплекса глазодвигательных нервов, а также восходящие проекции к таламическим ядрам, в первую очередь интраламинарной группы.

Традиционным взглядом на ретикулярную формацию являлось рассмотрение ее как неспецифического — морфологически и функционально — субстрата, где происходит конвергенция разномодальной импульсации, а результат функционирования выражается в неспецифической активации и неспецифическом подавлении активности. В настоящее время накоплены данные, позволяющие пересмотреть эту точку зрения. Так, обнаружено, что в состав ретикулярной формации включены различные группы ядер, отличающиеся по строению и характеру организации связей. В экспериментах показано существование рефлексов, протекание которых осуществляется с непременным уча-



ствием ряда ретикулярных ядер. Специализация ретикулярной формации выражается и в медиаторной специфичности ее отделов (см. гл. XI), что позволяет объяснить системный характер нарушений, возникающих при выключении или повреждении ретикулярной активирующей системы.

## ГЛАВА XI

### ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ МЕДИАТОРНО СПЕЦИФИЧНЫХ СИСТЕМ МОЗГА

Сведения о структурной организации первой системы в последнее десятилетие существенно дополнились результатами, полученными с помощью цито- и гистохимических методов исследований. В частности, получен богатый фактический материал о количественном распределении медиаторов в различных отделах головного и спинного мозга. Накопленные к настоящему времени данные свидетельствуют о существовании в ЦНС самостоятельных систем, объединяющих структуры по принципу единства используемого медиатора. Избрание в качестве критерия медиаторной специфичности позволяет существенно расширить представления об организации функций ЦНС, а также может служить способом установления преемственности и гомологизации ядер при сравнительно-морфологическом подходе исследований.

**Холинергические элементы** центральной нервной системы. Ацетилхолин по химической природе относится к сложным эфирам и синтезируется в нейронах из холина, поступающего из крови через гемато-энцефалический барьер. Гистохимические методы, позволяющие идентифицировать его в нейронах, отсутствуют, поэтому локализацию холинергических элементов определяют косвенно, в частности по распределению холинэстеразы. По общему содержанию ацетилхолина на первом месте стоит хвостатое ядро, затем — новая, старая и древняя кора. В каудальных отделах мозга его содержание невелико и минимально в мозжечке.

В настоящее время с уверенностью можно выделить три холинергические системы. Одна из них сформирована нейронами поводковых ядер, адресующих проекции интерпедункулярному ядру. Другая — холинергическими нейронами, дающими начало септо-гиппокамальному тракту, третья — мотонейронами спинного мозга. Помимо этого в мозге обезьян обнаружено несколько групп холинергических нейронов, расположенных в области промежуточного, среднего и конечного мозга. В конечном мозге две небольшие клеточные группы  $Ch_2$  и  $Ch_3$  располагаются в ядре диагональной полоски Брока и иннервируют обонятельные луковицы. Холинергическая группа  $Ch_4$ , расположенная в безымянной субстанции, образует проекции

к миндалевидному комплексу и новой коре. Холинергические нейроны, сосредоточенные в покрышечном педункуло-понтинном ядре и дорсолатеральных отделах ЦСВ среднего мозга, образуют группы  $Ch_5$  и  $Ch_6$  соответственно. Их аксоны формируют проекции к таламусу и, в меньшей степени, к коре большого мозга. Холинергические элементы обнаружены также в неостриатуме и сетчатке, но идентификация их не проведена.

К группе **биогенных аминов** относятся катехоламины (КА) — адреналин (А), норадреналин (НА), дофамин (ДА), а также серотонин, или 5-окситриптамин (5—ОТ). В 1962 г. был предложен метод определения моноаминов, основанный на получении люминесцирующих производных этих веществ, который позволил провести картирование распределения моноаминергических соединений в центральной нервной системе. При этом моноаминергические нейроны были обнаружены во многих отделах мозга, однако большинство клеток, содержащих КА, и некоторые серотонинсодержащие нейроны образуют скопления, не совпадающие со стандартным нейроанатомическим описанием, основанным на препаратах, изготовленных по методу Ниссля. Даже в том случае, когда нейроны приурочены к какому-либо из известных ядер, границы их положения не совпадают с очертаниями ядра. Поэтому для классификации моноаминергических нейронов приняты условные обозначения клеточных групп: норадренергические нейроны образуют группы  $A_1—A_7$ , дофаминергические —  $A_8—A_{15}$ , серотонинергические —  $B_1—B_9$ .

Показано, что НА и ДА в основном содержатся в терминальных ветвлениях аксонов, а иногда — дендритов; содержание их в соме нейронов незначительно. Серотонин, напротив, локализуется как в терминалях, так и в перикарионе. Размеры моноаминергических нейронов варьируют даже в пределах одной клеточной группы. По характеру ветвления нейроны также различаются, хотя многим из них свойствен закономерный ход аксонов в двух противоположных направлениях. Для всех моноаминергических нейронов характерны варикозные расширения на терминалях, содержащие медиатор.

*Норадреналин* является весьма распространенным медиатором в нервной системе всех позвоночных животных. При этом имеются данные о том, что содержание его возрастает как в фило-, так и в онтогенезе. Источники НА в мозге человека сосредоточены в понто-медуллярном отделе и образуют шесть клеточных групп (группа  $A_3$  имеется у низших млекопитающих, а в мозге приматов и человека не обнаружена).

Наиболее каудально располагаются группы  $A_1$  и  $A_2$ , состоящие из нейронов, окружающих латеральное ретикулярное ядро и дорсальное моторное ядро блуждающего нерва. Группа  $A_1$  образует узкий тяж клеток, начинающийся от перекреста пирамид и идущий до передних отделов нижней оливы. Группа  $A_2$  у человека имеет наибольшую плотность в промежуточном

ядре, а также включает небольшую группу вблизи ядра одиночного пучка. Ростральная часть продолговатого мозга и каудальная часть моста не содержат норадренергических нейронов. В ростральных отделах моста между верхней оливой и ядром лицевого нерва появляются нейроны, которые рострально формируют все более объемное скопление норадренергических элементов, доходящее до вентролатеральных отделов центрального серого вещества среднего мозга. Эта совокупность клеток обозначается как группы  $A_4$ — $A_7$ , причем наибольшее количество норадренергических нейронов, группа  $A_6$ , соответствует центру голубого пятна. Таким образом, из шести норадренергических групп только одна совпадает с определенным структурным образованием — голубым пятном, большинство остальных располагается среди элементов латеральной зоны ретикулярной формации.

Норадренергические нейроны дают начало как восходящим, так и нисходящим норадренергическим трактам. Наиболее крупным является *дорсальный норадренергический тракт*, образованный аксонами нейронов голубого пятна, восходящими к ростральным отделам мозга в составе центрального тегментального тракта. На уровне среднего мозга от него отходят мелкие пучки, иннервирующие бугры четверохолмия, область центрального серого вещества и дорсальное ядро шва. Часть волокон отделяется на уровне промежуточного мозга и обеспечивает иннервацию передней и латеральной группой ядер таламуса, эпиталамуса и гипоталамуса. Проходящие рострально волокна уже в составе медиального пучка переднего мозга адресуются септальной области, миндалине, гиппокампу, I и II слоям неокортекса. Аксоны нейронов голубого пятна обнаружены и в мозжечке (ядра и кора) причем наибольшее число терминалей приурочено к слою грушевидных клеток (Пуркиньи).

Эфференты голубого пятна образуют и нисходящие пути — к дорсальному ядру блуждающего нерва и нижней оливе (вместе с нейронами группы  $A_7$ ), а также формируют *вентролатеральный цорулео-спинальный тракт*. Волокна последнего адресуются нейронам передних рогов и основания задних рогов спинного мозга. Таким образом, голубое пятно, содержащее около половины норадренергических элементов мозга, образует широкую систему связей со всеми отделами головного и спинного мозга. Имеются данные о том, что проекции каждого отдельного нейрона этой структуры могут охватывать большое число мозговых образований.

От норадренергических элементов других клеточных групп берет начало восходящий *вентральный норадренергический тракт*, волокна которого также проходят сначала в составе центрального тегментального тракта, а затем медиального пучка переднего мозга. Области иннервации его сосредоточены преимущественно в преоптической области и гипоталамусе — рост-

рально, в висцеральных афферентных и эфферентных ядрах — каудально. Нисходящие проекции нейронов этих групп адресованы нейронам передних рогов спинного мозга (проходят в передних канатиках), а также nucl. intermedio-lateralis и желатинозной субстанции (в латеральных канатиках). Волокна вентрального тракта осуществляют и иннервацию голубого пятна.

Отметим, что НА-ергические терминалы в большом количестве обнаруживаются в области черной субстанции и ядер шва, что, вероятно, является свидетельством влияния на ДА- и 5—ОТ-ергические системы со стороны НА-ергической. Кроме того, многие терминалы НА-ергических нейронов связаны с артериолами и капиллярами, что позволяет предположить участие НА-ергической системы в регуляции мозгового кровообращения.

НА-ергическая система в мозге человека представлена значительно, чем у других млекопитающих. В первую очередь это относится к структурам лимбической системы — содержание НА в них настолько превосходит его количество у животных, что это позволяет допустить особое значение НА-ергической системы в деятельности лимбических образований у человека.

По суммарному содержанию НА на первом месте стоит голубое пятно (количество НА в условных единицах — 14), затем — промежуточный мозг (5—10), где наибольшая концентрация НА обнаружена в гипоталамусе, наименьшая — в передней группе таламических ядер. Из структур конечного мозга наибольшее содержание НА показано в nucl. accumbens, центральном ядре миндалины, ядре ложа конечной полоски, медиальной обонятельной области. В стриопаллидарной системе, гиппокампе и новой коре содержание НА невелико.

*Адренергическая система* в мозге человека представлена небольшими группами нейронов, расположенных в каудальных отделах продолговатого мозга и осуществляющих иннервацию спинного мозга, голубого пятна, центрального серого вещества среднего мозга, а также таламуса и гипоталамуса.

*Дофаминергическая система* сформирована нейронами, расположенными преимущественно на уровне среднего мозга и диэнцефалона и обозначенными как группы  $A_8$ — $A_{15}$ .

Группа  $A_8$  образована нейронами, лежащими дорсально от латерального отдела черной субстанции и частично проникающими в медиальную петлю. Группа  $A_9$  по расположению точно совпадает с компактной частью черной субстанции и имеет протяженность от уровня глазодвигательного ядра до каудального полюса мамиллярных тел. В латеральном ее отделе клетки граничат с группой  $A_8$ , а в медиальном постепенно переходят в группу  $A_{10}$ , расположенную над интерпедункулярным ядром и частично проникающую в него. Особенностью этой области мозга является значительное содержание в ней НА, превосходящее концентрацию ДА, что свидетельствует о более зна-

чительном развитии НА-ергических систем человека по сравнению с животными.

От названных ДА-ергических групп начинаются длинные восходящие пути, адресованные ядрам конечного мозга и диэнцефалона, а также корковым формациям. Нейроны групп  $A_8$  и  $A_9$  формируют основной объем *нигро-стриатного пучка*, обеспечивающего иннервацию неостриатума—скорлупы и хвостатого ядра. От нейронов группы  $A_{10}$  берет начало путь, проходящий в составе медиального пучка переднего мозга и адресованный лимбическим образованиям — перегородке, пириформной и препириформной коре, обонятельному ядру и обонятельному бугорку, nucl. accumbens, переднему отделу поясной извилины и центральному ядру амигдалы. Еще один восходящий тракт, начинающийся в основном от этой группы, формирует *перивентрикулярную систему* волокон, проходящую через поле  $H_2$  Фореля и частично через ножки мозга и адресованную гипоталамусу (рострально) и спинному мозгу (каудально).

Таким образом, проекции клеточных групп  $A_8$  и  $A_9$  значительно отличаются от сферы иннервации группы  $A_{10}$ . Первые образуют вход почти исключительно в неостриатум, вторая, напротив, обеспечивает иннервацию большого числа образований лимбической системы и спинного мозга. Возможно, что именно группа  $A_{10}$ , сохраняя свойственные ей связи и являясь в большей степени НА-ергической, определяет у человека повышенное по сравнению с другими животными содержание НА в лимбических структурах.

Диэнцефальные группы ДА-ергических нейронов расположены в гипоталамусе и неопределенной зоне и образуют короткие пути внутри промежуточного мозга и внутригипоталамические связи. Небольшие скопления ДА-ергических нейронов обнаружены в сетчатке, где, как полагают, они соответствуют амакриновым клеткам, а также в обонятельных луковицах.

По суммарному содержанию ДА наиболее значительно отличаются от других образований скорлупа, хвостатое ядро и nucl. accumbens, концентрация этого медиатора в них превосходит концентрацию других МА.

*Серотонин* является моноамином, распространенным не только в нервной системе, но и во всем организме, большие его количества, например, обнаружены в пищеварительном тракте. Максимальная концентрация серотонина выявляется в эпифизе. В нервной системе серотонин содержится в парамедианной области ретикулярной формации, и наибольшее число серотонинергических клеток обнаруживается в области ядер шва. Они формируют группы  $V_1$ — $V_9$ , причем самая каудальная группа  $V_1$  занимает область nucl. grise pallidus, а самая ростральная —  $V_8$  и  $V_9$  — область верхнего центрального ядра среднего мозга. Наиболее крупными у человека являются мезэнцефальные скопления серотонинергических нейронов.

Система восходящих проекций серотонинергических нейронов охватывает большое число структур среднего, промежуточного и конечного мозга. (От роstralных групп В<sub>8</sub> и В<sub>9</sub> проекции в составе медиального пучка переднего мозга достигают таламуса, гипоталамуса, эпиталамуса и лимбических отделов.) Через наружную капсулу осуществляется иннервация коры. Наиболее значительное содержание серотонина в мозге человека определено для лимбических образований — перегородки центрального ядра миндалины, латеральной и медиальной обонятельной областей, п. *assumbens*, и ядра лэжа конечной полоски. Аналогичные концентрации 5-ОТ показаны для ядер средней линии и СЕМ таламуса, поводковых ядер и ядер латеральной зоны ретикулярной формации среднего мозга и интерпедункулярного ядра, всех отделов гипоталамуса, включая мамиллярные ядра. Концентрация серотонина в новой и старой коре намного ниже.

Нейроны каудально расположенных групп В<sub>3</sub>, В<sub>5</sub>, В<sub>6</sub> формируют проекции, идущие в составе дорсального продольного пучка Шютца к гипоталамусу и преоптической области. Часть их через средние ножки мозжечка проходит к его коре и ядрам.

Нисходящие проекции ядер шва адресованы ретикулярной формации, голубому пятну и ядрам черепномозговых нервов. Наиболее каудально распространяются эфференты групп В<sub>1</sub>—В<sub>3</sub>, осуществляющие иннервацию нейронов спинного мозга.

Таким образом, серотонинергическая система оказывается почти полностью приуроченной к определенному отделу ствола — ядрам шва. Сфера иннервации серотонинергических нейронов оказывается чрезвычайно широкой и охватывает все отделы головного и спинного мозг. В число иннервируемых образований входят и источники НА и ДА. Однако не во всех случаях 5-ОТ играет роль медиатора, поскольку показана его способность выполнять роль экстрасинаптического модулятора, специфически контролирующего метаболическую активность.

Функции моноаминергических систем в настоящее время интенсивно изучаются как экспериментальной, так и клинической нейрофизиологией. Показана значительная роль этих систем в процессах обучения, памяти, организации сложных поведенческих реакций, в восприятии боли и организации сна. Особым аспектом исследований является изучение роли МА в генезе патологических состояний в неврологии и психиатрии. Однако трактовка многих наблюдений и результатов экспериментов затруднена как из-за тесного перекрытия МА-ергических проекций в мозге, так и из-за возможности взаимопревращений некоторых моноаминов. Таким образом, выявить следствия нарушения какой-либо системы оказывается весьма сложным.

В целом для каждой из МА-ергических систем характерно наличие локально расположенных источников и существование протяженной системы восходящих и нисходящих проекций.

Наибольшая концентрация МА в мозге человека обнаружена в лимбических образованиях: *nucleus accumbens*, центральном ядре миндалина, в обонятельных областях, ядре ложа конечной полоски. Проекция ДА-ергической системы более локальна по сравнению с другими и адресуется преимущественно стриатуму, в то время как 5-ОТ- и НА-ергической системы формируют обширные связи, охватывающие и головной и спинной мозг. Следует подчеркнуть значительное развитие в мозге человека НА-ергической системы, особенно тех ее отделов, которые формируют проекции к лимбическим образованиям.

Оценивая структурную организацию МА-ергических систем, следует подчеркнуть, что здесь мы встречаемся с особым типом организации внутримозговых связей. Действительно, почти каждая система мозга построена по иерархическому принципу, в силу которого импульсация, идущая по направлению к коре или от коры, неоднократно переключается в стволовых отделах, например для всех сенсорных систем, кроме обонятельной, обязательным является переключение в таламусе. В случае же МА-ергических систем аксонные терминалы нейронов, расположенных в каудальных отделах ствола, достигают телэнцефальных образований, включая кору большого мозга, без каких-либо переключений. Аналогом такого типа проекций являются пути, обеспечивающие восходящие влияния ретикулярной формации, хотя в настоящее время остается неясным, являются ли эти проекции аналогичными или речь идет об одних и тех же связях. Последнее предположение не является неожиданным, поскольку во всех случаях источники МА оказываются структурно принадлежащими ретикулярной формации или ее производными (черная субстанция, голубое пятно). Поэтому МА-ергические системы могут рассматриваться как структурные компоненты ретикулярной формации, а организация систем с определенной медиаторной специфичностью — как ее функция.

Помимо восходящих проекций МА-ергическая система осуществляет интенсивную иннервацию спинного мозга. При этом МА-ергические волокна не образуют отдельных трактов и входят как составная часть в другие проекционные системы мозга (например, в рубро- и ретикуло-спинальные тракты). Выделяют семь нисходящих МА-ергических систем: дорсальная, вентральная и промежуточная серотонинергические (от групп В<sub>1</sub>—В<sub>3</sub>), доруло-спинальный тракт, текто-спинальный норадренергический путь (от групп А<sub>1</sub>—А<sub>3</sub>, А<sub>5</sub>), бульбо-спинальная ад-ренергическая система (от МА-ергических нейронов продолговатого мозга) и, наконец, диэнцефало-спинальные пути (от ДА-ергических нейронов гипоталамуса). Основная масса волокон проходит в составе латерального и вентрального канатиков и оканчивается на нейронах I—II и V—VII пластин Рекседа. Терминалы волокон обнаружены среди мотонейронов IX пластины, особенно медиальной группы, иннервирующей мускулату-

ру туловища. Полагают, что таким образом осуществляется контроль со стороны головного мозга за деятельностью многих проприо- и супраспинальных нейронных систем спинного мозга.

Другим классом соединений, к которым относятся известные или предполагаемый медиаторы, являются **аминокислоты**.

Наиболее изученной в этом отношении является *гамма-аминомасляная кислота* (ГАМК), которая, в отличие от других подобных соединений, обнаруживается только в нервной системе. Показано, что она содержится в большом числе (20—40%) терминалей в центральной нервной системе. Адекватные гистохимические методы для идентификации ГАМК-ергических нейронов отсутствуют, однако с помощью имеющихся способов выявлено суммарное содержание ГАМК-ергических нейронов и терминалей. Наибольшая концентрация ГАМК-ергических элементов обнаружена в стрио-паллидарной системе и гипоталамусе, несколько меньше — в лимбических образованиях (миндалине, обонятельной области, перегородке, п. ассумбенса), в коре больших полушарий и мозжечка. Для некоторых путей в мозге установлена их ГАМК-ергическая природа. К ним относятся стрио-нигральный путь, система связей мозжечка, а также путь nucl. ассумбенса — бледный шар. Следует отметить, что содержание ГАМК в нервной системе намного превосходит содержание других медиаторов, особенно в гипоталамусе и среднем мозге. ГАМК играет роль тормозного медиатора.

Другие аминокислоты, такие, как *глутаминовая* и *аспаргиновая*, в большом количестве содержатся в мозжечке и спинном мозге, а в коре их больше, чем ГАМК. Вместе с тем в некоторых отделах мозга, например в стрио-паллидарной системе, они не обнаружены. *Глицин*, являющийся кандидатом на роль тормозного медиатора, по крайней мере, в спинном мозге, представлен в нем 25% глицинергических нейронов — в ядрах передних рогов и 15% клеток задних рогов.

*Гистамин* — вещество, также относящееся к биогенным аминам, в относительно больших концентрациях обнаружено в гипоталамусе, в меньших — в таламусе и среднем мозге, в малых — в коре мозга и мозжечка, где, возможно, выполняет медиаторные функции. Кроме этого, гистамин в значительных количествах обнаружен в эпифизе, но здесь он локализован в тучных клетках и, следовательно, не является медиатором.

Характеризуя в целом группу нейронов, содержащих в качестве медиаторов аминокислоты, можно заключить, что в отличие от МА-ергических они представлены в мозге весьма неравномерно в виде мелких локальных скоплений, проекции которых, как правило, не выходят за пределы одного отдела мозга.

В 70-е годы началось интенсивное изучение структуры, функций и распространения в нервной системе веществ, относящихся к группе *пептидов*. До этого времени название «пептидергический нейрон» относилось лишь к нейросекреторным эле-



ментам, в первую очередь к нейронам гипоталамуса, а хорошо изученными были лишь такие пептиды, как окситоцин и вазопрессин. В результате исследований последних лет были получены данные (подтвердившие прежние, единичные) о том, что в нервной системе присутствует достаточно большое число пептидов, функции которых не ограничиваются нейрогормональной регуляцией. Некоторым из них сейчас с достаточным основанием отводят медиаторную роль или роль модуляторов. Отметим, что название «нейропептиды», обычно употребляемое для пептидов мозга, не является достаточно строгим, если употреблять его по отношению к таким соединениям как вещество Р, холецистокинин, гастрин и некоторые энкефалины — пептидам, не являющимся специфичными для нервной ткани и распространенным в других системах организма.

Одним из первых обнаруженных в мозге пептидов — вероятных медиаторов является *вещество Р*, выделенное сначала из тканевых экстрактов, а позднее обнаруженное в центральной нервной системе. Показано, что оно локализуется в соме нейрона и его отростках и может выделяться из аксонных терминалей. В больших концентрациях вещество Р содержится в задних рогах спинного мозга, в коре полушарий, гипоталамусе, черной субстанции, голубом пятне. В качестве предполагаемого медиатора оно обнаружено в стрио- и паллидо-нигральных трактах, кроме того, оно содержится в холинергическом хабенуло-интерпедункулярном тракте, где, вероятно, играет роль модулятора. Показана медиаторная роль вещества Р и в нейронах спинальных ганглиев и возможное модулирующее влияние его на норадренергические нейроны голубого пятна.

К возможным медиаторам группы пептидов относятся *эндорфины* и более короткие цепочки аминокислот — *энкефалины*. Обнаружено более 25 участков мозга, где располагаются энкефалинсодержащие нейроны. Максимальное их число приходится на стриатум, черную субстанцию, гипоталамус, лимбические структуры. Значительное число нейронов обнаружено также в каудальных отделах ствола: центральном сером веществе среднего мозга и моста, гигантоклеточном ретикулярном ядре, ядрах шва, вблизи ядер слуховой системы, а также в I и II пластинках Рекседа в спинном мозге. В коре число их невелико, а в коре мозжечка они не обнаружены. Терминали, содержащие энкефалин, особенно многочисленны в бледном шаре, лимбических структурах, гипоталамусе, интраламинарных таламических ядрах, некоторых чувствительных ядрах продолговатого мозга и задних рогах спинного. Источники этих терминалей в большинстве случаев не выяснены за исключением бледного шара, где они, по-видимому, принадлежат нейронам стриатума. При анализе распределения энкефалинсодержащих нейронов и терминалей обращает на себя внимание почти полное отсутствие их в коре мозга и мозжечка, высокое содержание во

всех слуховых ядрах ствола, а также обширное перекрытие их проекций с проекциями нейронов, содержащих вещество Р.

Поскольку проблема нейропептидов является молодым и интенсивно разрабатываемым направлением современной нейрхимии и нейробиологии, то выводы относительно роли этих веществ в организации функций нервной системы явно преждевременны. Однако уже сейчас имеющиеся данные (как экспериментальные, так и клинические) свидетельствуют о важном значении веществ этой группы в сохранении и приобретении навыков, в возникновении некоторых психических расстройств у человека. По-видимому, не все нейропептиды выполняют медиаторные функции, для некоторых более правильным будет предположить роль модуляторов, как в частности это показано при их взаимодействии с МА-ергическими нейронами.

Биологически активные вещества, выполняющие в мозге функции медиаторов, относятся к различным классам химических соединений. Наиболее изученными являются моноаминергические системы. Все они характеризуются множественностью источников и обширными зонами иннервации. Исследования эмбрионального развития мозга позволили предположить важную системообразующую роль МА-ергических систем в формировании коры больших полушарий. ГАМК- и холинергические системы отличаются локальностью и формируют короткие связи, как правило, ограниченные пределами одного отдела. По-видимому, справедливо считать эти соединения медиаторами различных групп интернейронов. Говоря о нейропептидах, можно констатировать их широкое распространение и взаимодействие с МА-ергическими системами.

#### РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Бабминдра В. П., Брагина Т. А. Структурные основы межнейронной интеграции. Л., 1982.
- Батуев А. С. Нейрофизиология коры головного мозга. Л., 1984.
- Бредбери М. Концепция гематоэнцефалического барьера. М., 1983.
- Василенко Д. А., Костюк П. Г. Межсегментарные нейронные системы спинного мозга. Киев, 1983.
- Клиническая нейрофизиология (Руководство по физиологии). Л., 1972.
- Легг Н. Дж. Нейротрансмиттерные системы. М., 1982.
- Майский В. А. Структурная организация и интеграция нисходящих нейронных систем головного и спинного мозга. Киев, 1983.
- Моренков Э. Д. Морфология мозга человека. М., 1978.
- Немечек Ст. и коллектив. Введение в нейробиологию. Прага, 1978.
- Общая физиология нервной системы. Л., 1979.
- Оленев С. Н. Развивающийся мозг. Л., 1978.
- Питерс А., Палей С., Уэбстер Г. Ультраструктура нервной системы. М., 1972.
- Поляков Г. И. Основы систематики нейронов новой коры большого мозга человека. М., 1973.
- Разумеев А. Н., Григорьян Р. А. Мозжечок и гравитация. М., 1976.
- Тонков В. И. Учебник нормальной анатомии человека. Л., 1962.
- Физиология сенсорных систем. Л., 1976.
- Частная физиология нервной системы. Л., 1983.
- Шяде Дж., Форд Д. Основы неврологии. М., 1976.