

**Е.И. Гусев
А.Н. Коновалов
В.И. Скворцова**

НЕВРОЛОГИЯ И НЕЙРОХИРУРГИЯ

УЧЕБНИК

В ДВУХ ТОМАХ

**ВТОРОЕ ИЗДАНИЕ,
ИСПРАВЛЕННОЕ И ДОПОЛНЕННОЕ**

ТОМ 1

Рекомендован Учебно-методическим объединением
по медицинскому и фармацевтическому образованию
вузов России в качестве учебника для студентов
медицинских вузов



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2013

УДК 616.8

ББК 56.1

Г96

Авторы выражают благодарность за помощь в подготовке учебника к печати Г.Н. Авакяну, А.В. Алехину, А.Н. Боголеповой, М.К. Бодыхову, А.Н. Бойко, А.Б. Гехт, Л.В. Губскому, А.А. Кабанову, П.Р. Камчатову, Т.И. Колесниковой, В.М. Кузину, Г.Н. Левицкому, М.Ю. Мартынову, А.С. Никифорову, К.В. Соколову, А.Н. Ясамовой.

Рецензент:

А.А. Скоромец — акад. РАМН, проф., засл. деятель науки РФ, зав. кафедрой и директор Клиники неврологии Санкт-Петербургского государственного медицинского университета им. акад. И.П. Павлова.

Научный редактор — *П.Р. Камчатов*.

Гусев Е. И., Коновалов А. Н., Скворцова В. И.

Г96 Неврология и нейрохирургия : учебник : в 2 т. / Е. И. Гусев, А. Н. Коновалов, В. И. Скворцова. — 2-е изд., испр. и доп. — М. : ГЭОТАР-Медиа, 2013. — Т. 1 : Неврология. — 624 с. : ил.

ISBN 978-5-9704-2606-7 (общ.)

ISBN 978-5-9704-2604-3 (т. 1)

Учебник содержит базисную информацию по основным разделам фундаментальной и клинической неврологии и нейрохирургии. Представлены современные сведения по анатомии, развитию и морфофункциональным основам функционирования нервной системы; семиотике неврологических нарушений; методам исследования больных. Изложен материал по этиологии, патогенезу и клинике наиболее значимых и распространенных заболеваний центральной и периферической нервной системы; приведены основополагающие принципы их топической и нозологической диагностики. Освещены современные подходы к профилактике и лечению (консервативному и хирургическому) основных форм неврологической патологии, вопросы реабилитации и медико-социальной экспертизы.

Учебник предназначен студентам медицинских вузов, интернам и ординаторам, изучающим неврологию и нейрохирургию. Для лучшего усвоения материала к учебнику прилагается компакт-диск.

УДК 616.8

ББК 56.1

Права на данное издание принадлежат ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа». Воспроизведение и распространение в каком бы то ни было виде части или целого издания не могут быть осуществлены без письменного разрешения ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа».

© Коллектив авторов, 2013

ISBN 978-5-9704-2606-7 (общ.)

© ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа», 2013

ISBN 978-5-9704-2604-3 (т. 1)

© ООО Издательская группа «ГЭОТАР-Медиа», оформление,

2013

ВВЕДЕНИЕ

Краткая история развития отечественной неврологии и нейрохирургии

Невропатология (неврология) как самостоятельная клиническая дисциплина возникла в 1862 г., когда было открыто отделение для больных с заболеваниями нервной системы в больнице Сальпетриер под Парижем. Это отделение возглавил Жан Шарко (1835–1893), которого нередко называют отцом невропатологии.

Первое в России неврологическое отделение было открыто в 1869 г. на базе Ново-Екатерининской больницы (ныне Московская клиническая больница № 24). Инициатором создания этого отделения и первым его руководителем был сотрудник клиники социальной патологии и терапии Московского университета А.Я. Кожевников (1836–1902). Он читал студентам факультативный курс по нервным болезням и вел углубленное изучение болезней нервной системы. С 1870 г. неврологическое отделение открылось и в Старо-Екатерининской больнице в Москве. Этим отделением руководили ученики А.Я. Кожевникова, который создал первый в России учебник для студентов по нервным и душевным болезням.

С 1884 г. нервные и душевные болезни были включены в учебный план медицинских факультетов российских университетов, тогда же стали открываться соответствующие кафедры клиники. В Москве единую кафедру нервных и психических заболеваний возглавил А.Я. Кожевников. По его инициативе была построена и в 1890 г. открыта первая в России клиника нервных болезней. В ней под руководством А.Я. Кожевникова изучались многие заболевания нервной системы, в частности неврологические и психические расстройства, возникающие при алкоголизме и под влиянием отравления промышленными токсинами, был описан синдром своеобразного расстройства памяти в сочетании с полиневропатией (синдром Корсакова), изучена особая форма эпилепсии, при которой припадки возникают на фоне стойкого миоклонического гиперкинеза, получившая название эпилепсии Кожевникова. В 1901 г. А.Я. Кожевников стал одним из создателей выпускаемого и в наше время «Журнала невропатологии и психиатрии им. С.С. Корсакова». А.Я. Кожевников – основатель московской школы невропатологов, к которой относится много крупных специалистов, внесших боль-

шой вклад в развитие неврологии: В.К. Рот, В.А. Муратов, Л.О. Даркшевич, Л.С. Минор, Г.И. Россолимо, М.С. Маргулис, Е.К. Сепп, Н.И. Гращенков, Н.В. Коновалов, Е.В. Шмидт, Н.К. Боголепов и др.

Если в Москве невропатология формировалась на базе терапевтической службы, то в Санкт-Петербурге неврологическая наука стала развиваться на базе созданной в 1857 г. кафедры душевных болезней Медико-хирургической (с 1881 г. – Военно-медицинской) академии. С 80-х годов XIX века курс нервных болезней на этой кафедре читал И.П. Мережковский (1838–1908). С 1893 г. кафедрой нервных и душевных болезней Военно-медицинской академии руководил В.М. Бехтерев (1857–1927). В 1897 г. при этой кафедре была открыта созданная при активном участии В.М. Бехтерева неврологическая клиника. К петербургской школе невропатологов относятся такие выдающиеся неврологи, как Л.В. Блюменау, М.П. Жуковский, М.П. Никитин, М.И. Аствацатуров и др.

Отечественные клиницисты-неврологи не только разрабатывали методы лечения и диагностики заболеваний нервной системы, но и проявляли большой интерес к теоретическим проблемам, связанным с анатомией, гистологией и физиологией нервной системы. Они активно выступали против любых попыток внедрения ненаучных концепций в медицину и биологию. В.М. Бехтерев, Г.И. Россолимо, В.К. Рот и другие ученые сочувствовали демократическим течениям общественной мысли. Отечественные неврологи были не только врачами, учеными, но и организаторами неврологической помощи: открывали новые клиники, расширяли возможности оказания помощи больным в существующих лечебных учреждениях, вели борьбу с социальными заболеваниями (алкоголизм, нейросифилис, неврозы и пр.). Они не отгораживались от достижений мировой науки, оценивали их по достоинству и охотно применяли в своей научной и практической деятельности. Успехи отечественной неврологии в свою очередь оказывали значительное влияние на неврологическую науку зарубежья. Большой вклад в мировую неврологию внесли В.М. Бехтерев, Г.И. Россолимо, Л.О. Даркшевич и др. В 1897 г. по инициативе В.М. Бехтерева в Санкт-Петербурге в Военно-медицинской академии открывается первая в мире нейрохирургическая операционная.

В 1909 г. в Санкт-Петербурге была создана одна из первых в мире кафедр хирургической невропатологии, которую возглавил Л.М. Пуусепп. В 1914 г. в Санкт-Петербурге при Психоневрологическом институте была открыта специализированная нейрохирургическая клиника им.

Н.И. Пирогова на 200 коек. В 1914 г. в Витебске Л.М. Пуусеппом был организован первый в мире специализированный военный нейрохирургический госпиталь.

В 1926 г. по инициативе А. Г. Молоткова и С.П. Федорова в Ленинграде открылся первый в мире Институт хирургической неврологии, в последующем переименованный в Нейрохирургический институт им. А.Л. Поленова. В нем работали крупные нейрохирурги И.А. Бабчин, В.М. Угрюмов и др. В 30-е годы создаются нейрохирургические клиники в Харькове, Ростове-на-Дону, Москве и других городах. В 1932 г. хирург Н.Н. Бурденко совместно с неврологом В.В. Крамером создали в Москве самостоятельный Институт нейрохирургии. В институте работали такие известные нейрохирурги, как Б.Г. Егоров, А.А. Арендт, И.М. Иргер, А.И. Арутюнов, а также ведущие представители различных смежных специальностей (нейрорентгенологи, нейроофтальмологи, отоневрологи и др.).

С 1937 г. издается журнал «Вопросы нейрохирургии». В 1944 г. в Москве был создан Институт неврологии АМН СССР, в котором работали известные неврологи Н.И. Гращенко, Н.В. Коновалов, Е.В. Шмидт, Р.А. Ткачев и др. Издано немало учебников по неврологии, множество монографий по различным проблемам неврологии и нейрохирургии. Мировое признание получили многие работы отечественных невропатологов и нейрохирургов. Среди них можно отметить исследования С.Н. Давиденкова, посвященные наследственным болезням нервной системы, Н.В. Коновалова – гепатоцеребральной дистрофии, Н.К. Боголепова – коматозным состояниям, Е.В. Шмидта – сосудисто-мозговой патологии и др.

Значительно возросло число врачей-неврологов: сейчас в России их более 10 000. Широко представлена в стране и нейрохирургическая служба. Расширились возможности оказания неврологической и нейрохирургической помощи больным в разных регионах страны, много внимания уделяется разработке активной профилактики и лечения болезней нервной системы, вопросов медико-социальной экспертизы и трудоустройства. Последовательно проводится большая научно-исследовательская работа, при этом активно разрабатываются такие клинические проблемы, как сосудисто-мозговая патология, демиелинизирующие заболевания, болезни периферической нервной системы, нейроонкология, нейротравматология, эпилепсия, соматоневрология и др. Клиническая неврология и нейрохирургия тесно связаны с другими теоретическими и клиническими науками.

Глава 1

Морфофункциональные основы нервной системы

1.1. Нервная система: общая структура

Нервная система — это система организма, объединяющая и регулирующая различные физиологические процессы в соответствии с меняющимися условиями внешней и внутренней среды. Нервная система состоит из сенсорных компонентов, реагирующих на раздражители, исходящие из окружающей среды, интегративных — перерабатывающих и хранящих сенсорные и другие данные, и двигательных, управляющих движениями и секреторной деятельностью желез.

Нервная система воспринимает сенсорные стимулы, перерабатывает информацию и формирует поведение. Особые виды переработки информации — научение и память, благодаря которым при изменениях окружающей среды поведение адаптируется с учетом предшествующего опыта. В этих функциях участвуют и другие системы, такие как эндокринная и иммунная, но нервная система специализирована для выполнения указанных функций. Под переработкой информации подразумевают передачу информации в нейронных сетях, трансформацию сигналов путем их объединения с другими сигналами (нервная интеграция), хранение информации в памяти и извлечение информации из памяти, использование сенсорной информации для восприятия, мышление, обучение, планирование (подготовка) и выполнение двигательных команд, формирование эмоций. Взаимодействия между нейронами осуществляются посредством как электрических, так и химических процессов.

Поведение — это комплекс реакций организма на меняющиеся условия внешней и внутренней среды. Поведение может быть сугубо внутренним, скрытым процессом (познание) или доступным для внешнего наблюдения (двигательные или вегетативные реакции). У человека особенно важен набор тех поведенческих актов, которые связаны с речью. Каждую реакцию, простую или комплексную, обеспечивают нервные клетки, организованные в нейронные сети (нервные ансамбли и пути).

Нервную систему подразделяют на центральную и периферическую (рис. 1.1). Центральная нервная система (ЦНС) состоит из головного и спинного мозга. В периферическую нервную систему входят корешки, сплетения и нервы.

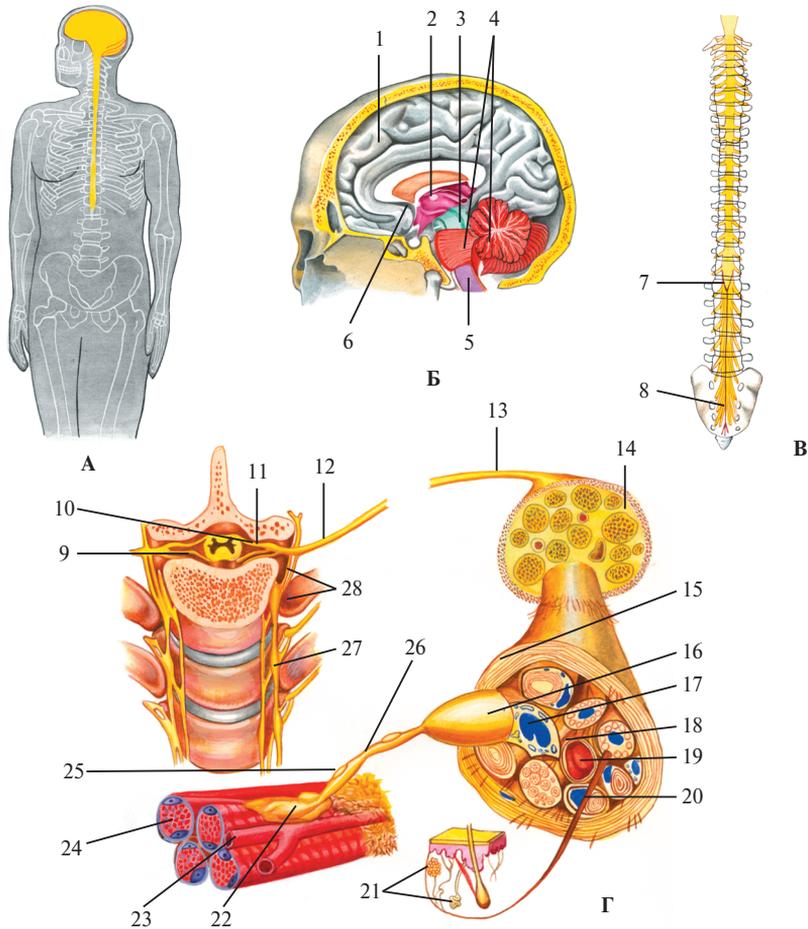


Рис. 1.1. Общее строение нервной системы.

А – Центральная нервная система. **Б** – Ствол мозга: 1 – конечный мозг; 2 – промежуточный мозг; 3 – средний мозг; 4 – мост и мозжечок, 5 – продолговатый мозг, 6 – конечный мозг срединные структуры. **Б'** – Спинальный мозг: 7 – спинномозговой конус; 8 – терминальные нити. **Г** – Периферическая нервная система: 9 – вентральный корешок; 10 – дорзальный корешок; 11 – спинальный ганглий; 12 – спинномозговой нерв; 13 – смешанный периферический нерв; 14 – эпиневрй; 15 – периневрй; 16 – миелиновый нерв; 17 – фиброцит; 18 – эндоневрий; 19 – капилляр; 20 – безмиелиновый нерв; 21 – кожные рецепторы; 22 – окончание мотонейрона; 23 – капилляр; 24 – мышечные волокна; 25 – ядро шванновской клетки; 26 – перехват Ранвье; 27 – симпатический ствол; 28 – соединительная ветвь

Центральная нервная система

ЦНС собирает и перерабатывает поступающую от рецепторов информацию об окружающей среде, формирует рефлексы и другие поведенческие реакции, планирует и осуществляет произвольные движения. Кроме того, ЦНС обеспечивает так называемые высшие познавательные (когнитивные) функции. В ЦНС происходят процессы, связанные с памятью, обучением и мышлением.

Головной мозг в процессе онтогенеза формируется из мозговых пузырей, возникающих в результате неравномерного роста передних отделов медуллярной трубки (рис. 1.2). Из этих пузырей формируются передний мозг (*prosencephalon*), средний мозг (*mesencephalon*) и ромбовидный мозг (*rhombencephalon*). В дальнейшем из переднего мозга образуются конечный (*telencephalon*) и промежуточный (*diencephalon*) мозг, а ромбовидный мозг разделяется на задний (*metencephalon*) и продолговатый (*myelencephalon*, или *medulla oblongata*) мозг. Из конечного мозга, соответственно, формируются полушария большого мозга, базальные ганглии, из промежуточного мозга – таламус, эпителиамус, гипоталамус, метаталамус, зрительные тракты и нервы, сетчатка. Зрительные нервы и сетчатка – отделы ЦНС, как бы вынесенные за пределы головного мозга. Из среднего мозга образуются пластинка четверохолмия и ножки мозга. Из заднего мозга формируются мост и мозжечок. Мост мозга граничит внизу с продолговатым мозгом.

Задняя часть медуллярной трубки формирует спинной мозг, а ее полость превращается в центральный канал спинного мозга. Спинной мозг состоит из шейного, грудного, поясничного, крестцового и копчикового отделов, каждый из которых в свою очередь складывается из сегментов.

В ЦНС различают серое и белое вещество. Серое вещество представляет собой скопление тел нейронов, белое вещество – отростки нейронов, покрытые миелиновой оболочкой. В головном мозге серое вещество находится в коре больших полушарий, в подкорковых ганглиях, ядрах ствола мозга, коре мозжечка и его ядрах. В спинном мозге серое вещество концентрируется в его середине, белое – на периферии.

Периферическая нервная система

Периферическая нервная система (ПНС) отвечает за сопряжение между окружающей средой (или возбудимыми клетками) и ЦНС. В состав ПНС входят сенсорные (рецепторы и первичные афферентные нейроны) и двигательные (соматические и вегетативные мотонейроны) компоненты.

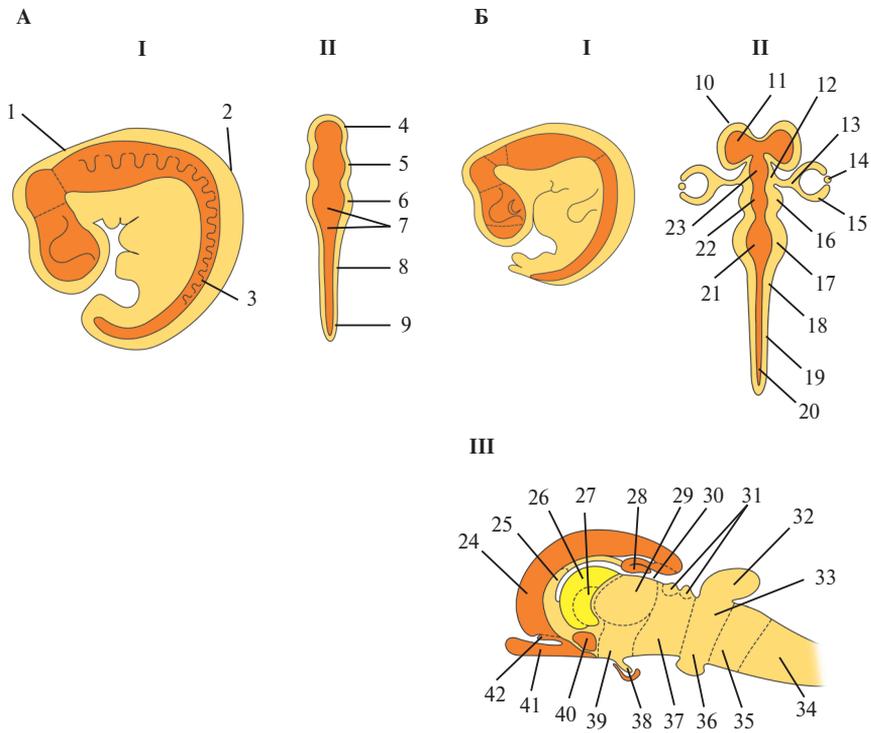


Рис. 1.2. Эмбриональное развитие нервной системы млекопитающего.

Схема развития нервной рубки на стадии трех (А) и пяти (Б) мозговых пузырей.

А. I – Общий вид сбоку: 1 – краниальный изгиб; 2 – шейный изгиб; 3 – спинномозговой узел. **II** – Вид сверху: 4 – передний мозг; 5 – средний мозг; 6 – ромбовидный мозг; 7 – невроцель; 8 – стенка нервной трубки; 9 – зачаточный спинной мозг.

Б. I – Общий вид сбоку. **Б. II** – Вид сверху: 10 – конечный мозг; 11 – боковой желудочек; 12 – промежуточный мозг; 13 – глазной стебелек; 14 – хрусталик; 15 – зрительный нерв; 16 – средний мозг; 17 – задний мозг; 18 – продолговатый мозг; 19 – спинной мозг; 20 – центральный канал; 21 – четвертый желудочек; 22 – водопровод мозга; 23 – третий желудочек. **III** – Вид сбоку: 24 – новая кора; 25 – межжелудочковая перегородка; 26 – полосатое тело; 27 – бледный шар; 28 – гиппокамп; 29 – таламус; 30 – шишковидное тело; 31 – верхние и нижние холмики; 32 – мозжечок; 33 – задний мозг; 34 – спинной мозг; 35 – продолговатый мозг; 36 – мост; 37 – средний мозг; 38 – нейрогипофиз; 39 – гипоталамус; 40 – миндалевидное тело; 41 – обонятельный тракт; 42 – обонятельная кора

Сенсорная часть ПНС. Сенсорное восприятие – это преобразование энергии внешнего стимула в нервный сигнал. Оно осуществляется специализированными структурами – рецепторами, воспринимающими воздействие на организм разнообразных видов внешней энергии, включая механическую, свет, звук, химические стимулы, изменения температуры. Рецепторы расположены на периферических окончаниях первичных афферентных нейронов, передающих получаемую информацию в ЦНС по чувствительным волокнам нервов, сплетений, спинальных нервов и, наконец, по задним корешкам спинного мозга (либо по черепным нервам). Тела клеток задних корешков и черепных нервов находятся в спинномозговых (спинальных) ганглиях либо в ганглиях черепных нервов.

Двигательная часть ПНС. К двигательному компоненту ПНС относятся соматические и вегетативные (автономные) мотонейроны. Соматические мотонейроны иннервируют поперечнополосатую мускулатуру. Тела клеток находятся в передних рогах спинного мозга или в стволе мозга, у них длинные дендриты, получающие много синаптических «входов». Мотонейроны каждой мышцы составляют определенное двигательное ядро – группу нейронов ЦНС, имеющих сходные функции. Например, от ядра лицевого нерва иннервируются мышцы лица. Аксоны соматических мотонейронов покидают ЦНС через передний корешок либо через черепной нерв.

Вегетативные (автономные) мотонейроны посылают нервы к волокнам гладкой мускулатуры и к железам – преганглионарные и постганглионарные нейроны симпатической и парасимпатической нервной системы. Преганглионарные нейроны расположены в ЦНС – в спинном мозге либо в стволе мозга. В отличие от соматических мотонейронов, вегетативные преганглионарные нейроны образуют синапсы не на эффекторных клетках (гладкой мускулатуре или железах), а на постганглионарных нейронах, которые в свою очередь синаптически контактируют непосредственно с эффекторами.

1.2. Микроскопическое строение нервной системы

Основу нервной системы составляют нервные клетки, или нейроны, специализирующиеся на получении входящих сигналов и на передаче сигналов к другим нейронам или эффекторным клеткам. Кроме нервных клеток, в нервной системе имеются глиальные клетки и элементы соединительной ткани. Клетки нейроглии (от греч. «глия» – клей) вы-

полняют в нервной системе опорные, трофические, регуляторные функции, участвуя практически во всех видах активности нейронов. Количественно они преобладают над нейронами и занимают весь объем между сосудами и нервными клетками.

Нервная клетка

Основной структурно-функциональной единицей нервной системы является нейрон (рис. 1.3). В нейроне различают тело (сому) и отростки: дендриты и аксон. Сомы и дендриты представляют воспринимающую поверхность клетки. Аксон нервной клетки образует синаптические связи с другими нейронами или с эффекторными клетками. Нервный импульс распространяется всегда в одном направлении: по дендритам к телу клетки, по аксону — от тела клетки (закон динамической поляризации нервной клетки Рамон-и-Кахаля). Как правило, нейрон имеет множество «входов», осуществляемых дендритами, и только один «выход» (аксон) (см. рис. 1.3).

Нейроны сообщаются друг с другом с помощью потенциалов действия, которые распространяются по аксонам. Потенциалы действия поступают от одного нейрона к следующему в результате синаптической передачи. Достигший пресинаптического окончания потенциал действия обычно запускает высвобождение нейромедиатора, который либо возбуждает постсинаптическую клетку, так что в ней возникает разряд из одного или нескольких потенциалов действия, либо тормозит ее активность. Аксоны не только передают информацию в нервных

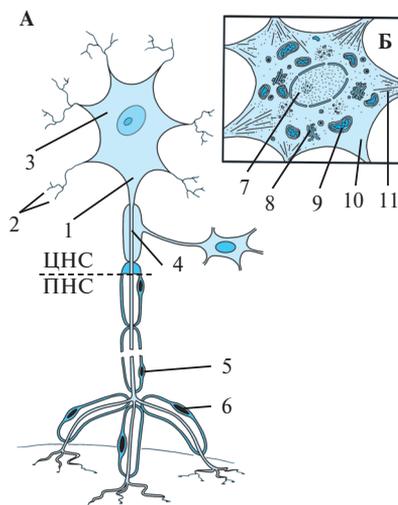


Рис. 1.3. Строение нейрона.

А — Типичный нейрон, состоящий из собственно тела, дендритов и аксона: 1 — начало аксона; 2 — дендриты; 3 — тело нейрона; 4 — аксон; 5 — шванновская клетка; 6 — разветвление аксона. **Б** — Увеличенное тело нейрона. Аксональный холмик не содержит субстанции Ниссля: 7 — ядро; 8 — аппарат Гольджи; 9 — митохондрии; 10 — аксональный холмик; 11 — субстанция Ниссля

цепях, но и доставляют путем аксонного транспорта химические вещества к синаптическим окончаниям.

Существуют многочисленные классификации нейронов в соответствии с формой их тела, протяженностью и формой дендритов и другими признаками (рис. 1.4). По функциональному значению нервные клетки подразделяются на афферентные (чувствительные, сенсорные), доставляющие импульсы к центру, эфферентные (двигательные, моторные), несущие информацию от центра к периферии, и вставочные (интернейроны), в которых происходит переработка импульсов и организуются коллатеральные связи.

Нервная клетка осуществляет две основные функции: специфическую переработку поступающей информации и передачу нервного импульса и биосинтетическую, направленную на поддержание своей жизнедеятельности. Это находит выражение и в ультраструктуре нервной клетки. Передача информации от одной нервной клетки к другой, объединение нервных клеток в системы и комплексы различной сложности осуществляются структурами нейрона: аксонами, дендритами и синапсами. Органеллы, связанные с обеспечением энергетического обмена, белоксинтезирующей функцией клетки, встречаются в большинстве клеток; в нервных клетках они выполняют функции энергообеспечения клетки, переработки и передачи информации (см. рис. 1.3).

Структура нейрона. *Сома.* Тело нервной клетки имеет округлую или овальную форму, в центре (или слегка эксцентрично) располагается ядро. Оно содержит ядрышко и окружено наружной и внутренней ядерными мембранами толщиной около 70 \AA каждая, разделенных пери-

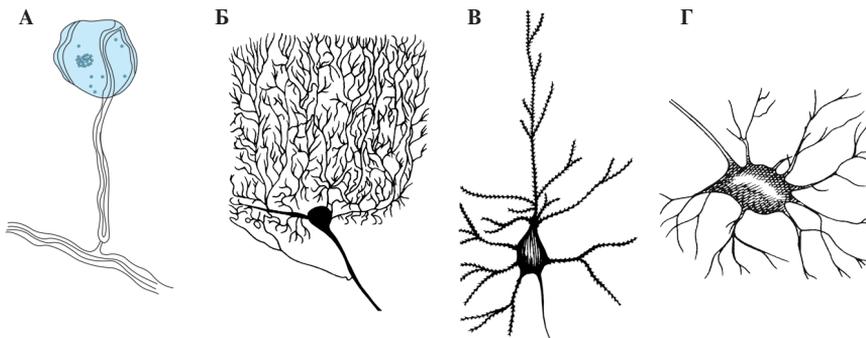


Рис. 1.4. Варианты нейронов разной формы.

А – Псевдоуниполярный нейрон. **Б** – клетка Пуркинью (дендриты, аксон).

В – пирамидная клетка (аксон). **Г** – мотонейрон переднего рога (аксон)

нуклеарным пространством, размеры которого переменны. В кариоплазме распределены глыбки хроматина, локализованные преимущественно у внутренней ядерной мембраны. В цитоплазме нервных клеток располагаются элементы зернистой и незернистой цитоплазматической сети, полисомы, рибосомы, митохондрии, лизосомы, многопузырчатые тельца и другие органеллы (рис. 1.5).

К аппарату биосинтеза в нейронах относятся тельца Ниссля — плотно прилегающие друг к другу сплюснутые цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, а также хорошо выраженный аппарат Гольджи. Кроме того, сома содержит многочисленные митохондрии, определяющие ее энергетический обмен, и элементы цитоскелета, в том числе нейрофиламенты и микротрубочки. Лизосомы и фагосомы являются основными органеллами «внутриклеточного пищеварительного тракта».

Дендриты. Дендриты и их разветвления определяют рецептивное поле той или иной клетки (см. рис. 1.5). При электронно-микроскопическом исследовании обнаруживается, что тело нейрона постепенно переходит в дендрит. Резкой границы и выраженных различий в ультраструктуре сомы и начального отдела крупного дендрита не наблюдается. Дендриты очень переменны по форме, величине, разветвленности и ультраструктуре. Обычно от тела клетки отходит несколько дендритов. Длина дендрита может превышать 1 мм, на их долю приходится более 90% площади поверхности нейрона.

Основными компонентами цитоплазмы дендритов являются микротрубочки и нейрофиламенты; в проксимальных частях дендритов (ближе к клеточному телу) содержатся тельца Ниссля и участки аппарата Гольджи. Ранее считалось, что дендриты электрически невозбудимы, в настоящее время доказано, что дендриты многих

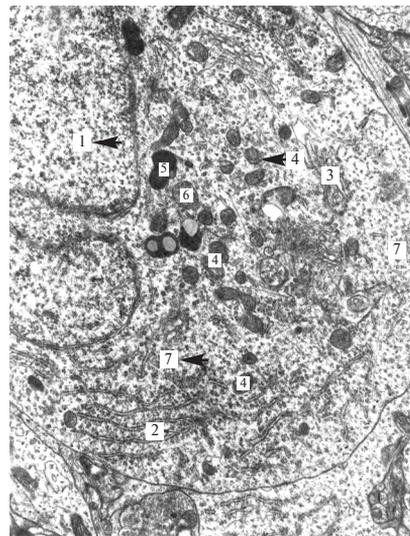


Рис. 1.5. Ультраструктура нервной клетки.

1 — ядро; 2 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 3 — пластинчатый комплекс (Гольджи); 4 — митохондрии; 5 — лизосомы; 6 — мультивезикулярное тело; 7 — полисомы

нейронов обладают потенциалзависимой проводимостью, что обусловлено присутствием на их мембранах кальциевых каналов, при активации которых генерируются потенциалы действия.

Аксон. Аксон берет начало у аксонного холмика — специализированного участка клетки (чаще сомы, но иногда — дендрита) (см. рис. 1.3). Аксон и аксонный холмик отличаются от сомы и проксимальных участков дендритов отсутствием гранулярного эндоплазматического ретикулума, свободных рибосом и аппарата Гольджи. В аксоне присутствуют гладкий эндоплазматический ретикулум и выраженный цитоскелет.

Аксоны покрываются миелиновой оболочкой, образуя миелиновые волокна. Пучки волокон (в которых могут быть отдельные немиелинизированные волокна) составляют белое вещество мозга, черепные и периферические нервы. При переходе аксона в пресинаптическое окончание, наполненное синаптическими пузырьками, аксон образует колбовидное расширение.

Переплетения аксонов, дендритов и отростков глиальных клеток создают сложные, не повторяющиеся картины нейропиля. Распределение аксонов и дендритов, их взаиморасположение, афферентно-эфферентные взаимоотношения, закономерности синаптоархитектоники определяют механизмы интегративной функции мозга.

Типы нейронов. Полиморфизм строения нейронов определяется их различной ролью в системной деятельности мозга в целом. Так, нейроны ганглиев задних корешков спинного мозга (спинальных ганглиев) получают информацию не путем синаптической передачи, а от сенсорных нервных окончаний в рецепторных органах. В соответствии с этим клеточные тела этих нейронов лишены дендритов и не получают синаптических окончаний (биполярные клетки; рис. 1.6). Выйдя из клеточного тела, аксон такого нейрона разделяется на две ветви, одна из которых (периферический отросток) направляется в составе периферического нерва к рецептору, а другая ветвь (центральный отросток) входит в спинной мозг (в составе заднего корешка) либо в ствол мозга (в составе черепного нерва). Нейроны другого типа, такие, как пирамидные клетки коры больших полушарий и клетки Пуркиньи коры мозжечка, заняты переработкой информации. Их дендриты покрыты дендритными шипиками и имеют обширную поверхность; к ним поступает огромное количество синаптических входов (мультиполярные клетки; см. рис. 1.4, 1.6). Можно классифицировать нейроны по длине их аксонов. У нейронов 1-го типа по Гольджи аксоны короткие, оканчивающиеся, так же как дендриты, близко к соме. Нейроны 2-го типа имеют длинные аксоны, иногда длиннее 1 м.

Нейроглия

Другая группа клеточных элементов нервной системы – нейроглия (рис. 1.7). В ЦНС человека число нейроглиальных клеток на порядок больше, чем число нейронов: 10^{13} и 10^{12} соответственно. Тесная морфологическая взаимосвязь является основой для физиологических и патологических взаимодействий глии и нейронов. Их взаимоотношения описываются концепцией динамических нейронально-глиальных сигнальных процессов. Возможность передачи сигналов от нейронов к глии и, таким образом, к другим нейронам открывает много вариантов для межклеточных «перекрестных разговоров».

Существует несколько типов нейроглии, в ЦНС нейроглия представлена астроцитами и олигодендроцитами, а в ПНС – шванновскими клетками и клетками-сателлитами. Кроме того, центральными глиальными клетками считаются клетки микроглии и клетки эпендимы.

Астроциты (получившие название благодаря своей звездчатой форме) регулируют состояние микросреды вокруг нейронов ЦНС. Их отростками окружены группы синаптических окончаний, которые в результате изолированы от соседних синапсов. Особые отростки – «ножки» астроцитов образуют контакты с капиллярами и соединительной тканью на поверхности головного и спинного мозга (мягкой мозговой оболочкой) (рис. 1.8). Ножки ограничивают свободную диффузию веществ в ЦНС. Астроциты могут активно поглощать K^+ и нейромедиаторы, затем метаболизируя их. Благодаря избирательно повышенной проницаемости для ионов K^+ астроглия регулирует активацию ферментов, необходимых для поддержания метаболизма нейронов, а также для удаления медиаторов и других агентов, выделяющихся в процессе нейро-

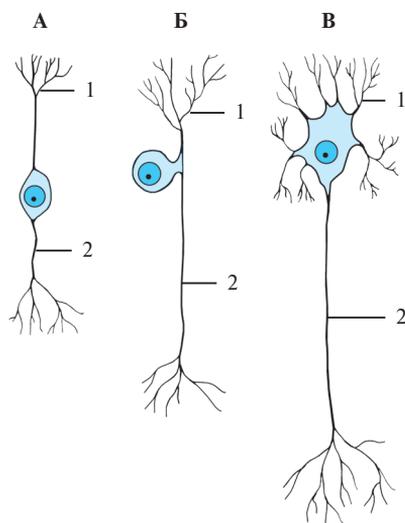


Рис. 1.6. Классификация нейронов по количеству отростков, отходящих от тела клетки.

А – биполярный. **Б** – псевдоуниполярный. **В** – мультиполярный.

1 – дендриты; 2 – аксон

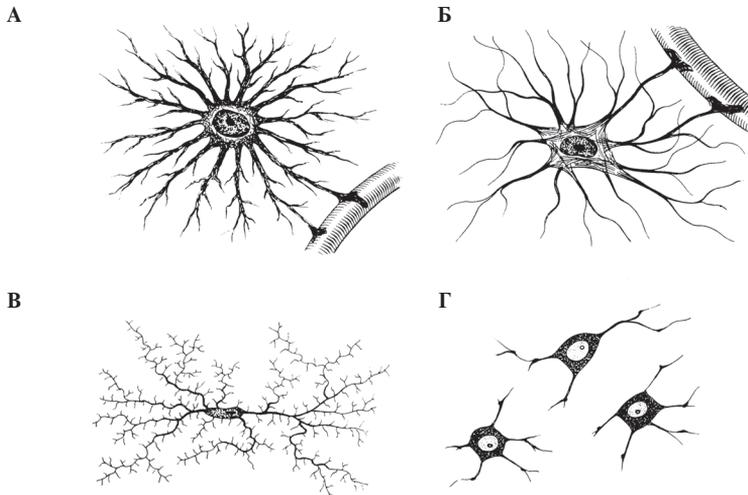


Рис. 1.7. Основные типы глиальных клеток.

А – Протоплазматический астроцит. **Б** – микроглиальная клетка. **В** – олигодендроцит. **Г** – фиброзный астроцит

нальной активности. Астроглия участвует в синтезе иммунных медиаторов: цитокинов, других сигнальных молекул (циклический гуанозинмонофосфат – *cOMP*, оксид азота – *NO*), передаваемых затем нейронам, – в синтезе глиальных ростовых факторов (*GDNF*), участвующих в трофике и репарации нейронов. Астроциты способны реагировать на увеличение синаптической концентрации нейротрансмиттеров и изменение электрической активности нейронов изменениями внутриклеточной концентрации Ca^{2+} . Это создает «волну» миграции Ca^{2+} между астроцитами, способную модулировать состояние многих нейронов.

Таким образом, астроглия, не являясь лишь трофическим компонентом нервной системы, участвует в специфическом функционировании нервной ткани. В цитоплазме астроцитов находятся глиальные филаменты, выполняющие в ткани ЦНС механическую опорную функцию. В случае повреждения отростки астроцитов, содержащие глиальные филаменты, подвергаются гипертрофии и формируют глиальный рубец.

Основной функцией *олигодендроцитов* является обеспечение электрической изоляции аксонов путем формирования миелиновой оболочки (рис. 1.9). Это многослойная обертка, спирально намотанная поверх плазматической мембраны аксонов. В ПНС миелиновая оболочка образована мембранами шванновских клеток (см. рис. 1.18). Миелин представляет