



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

НЕВРОЛОГИЯ И НЕЙРОХИРУРГИЯ

Том 1. Неврология

5-е издание, дополненное

Министерство науки и высшего образования РФ

Рекомендовано ФГАОУ ВО «Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова» в качестве учебника для студентов учреждений высшего профессионального образования, обучающихся по специальности 31.05.01 «Лечебное дело» по дисциплине «Неврология, медицинская генетика и нейрохирургия»



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

Список сокращений и условных обозначений.....	9
Предисловие.....	11
Введение. Краткая история развития отечественной неврологии и нейрохирургии.....	12
Глава 1. Морфофункциональные основы нервной системы.....	15
1.1. Нервная система: общая структура.....	15
1.2. Микроскопическое строение нервной системы.....	20
1.3. Электрическая передача информации между нейронами.....	29
1.4. Проведение возбуждения по нервному волокну.....	38
1.5. Кодирование.....	42
1.6. Проведение возбуждения между клетками. Синапсы.....	42
1.7. Нейротрансмиттеры и нейромодуляторы.....	52
1.8. Аксональный транспорт.....	71
1.9. Реакции нервной ткани на повреждение.....	72
Глава 2. Краткие сведения по анатомии нервной системы.....	82
2.1. Спинной мозг.....	82
2.2. Головной мозг.....	91
2.3. Оболочки головного и спинного мозга.....	115
2.4. Спинномозговая жидкость и ее циркуляция.....	119
2.5. Гематоцеребральный и гематоэнцефалический барьеры.....	121
2.6. Кровоснабжение центральной нервной системы.....	122
2.7. Внутричерепные объемные взаимоотношения и их нарушения.....	138
Глава 3. Чувствительность и ее нарушения.....	143
3.1. Рецепторы.....	144
3.2. Пути проведения чувствительности.....	150
3.3. Расстройства чувствительности.....	154
3.4. Методика исследования чувствительности.....	162
Глава 4. Движения и их расстройства.....	166
4.1. Пирамидная система.....	166
4.2. Экстрапирамидная система.....	194
4.3. Мозжечковая система.....	202
Глава 5. Черепные нервы. Основные синдромы поражения.....	212
5.1. Черепные нервы.....	212
5.2. Бульбарный и псевдобульбарный синдромы.....	254
5.3. Альтернирующие синдромы при поражении ствола головного мозга.....	255
Глава 6. Вегетативная нервная система.....	259
6.1. Симпатический отдел вегетативной нервной системы.....	261
6.2. Парасимпатический отдел вегетативной нервной системы.....	261

6.3. Лимбико-ретикулярный комплекс.....	262
6.4. Вегетативная иннервация головы.....	263
6.5. Вегетативная иннервация глаза.....	265
6.6. Вегетативная иннервация мочевого пузыря.....	266
6.7. Клиническая картина поражения вегетативной нервной системы.....	272
Глава 7. Высшие психические функции и их нарушения.....	274
Глава 8. Методы исследования в клинической неврологии и нейрохирургии.....	286
8.1. Электроэнцефалография.....	286
8.2. Вызванные потенциалы мозга.....	290
8.3. Электромиография.....	291
8.4. Электронейромиография.....	294
8.5. Метод транскраниальной магнитной стимуляции.....	297
8.6. Ультразвуковая доплерография.....	297
8.7. Нейрорентгенологические методы исследования.....	299
8.8. Компьютерная томография.....	301
8.9. Магнитно-резонансная томография.....	302
8.10. Позитронно-эмиссионная томография.....	304
8.11. Диагностические манипуляции.....	305
Глава 9. Сознание и его расстройства. Коматозные состояния.....	309
9.1. Сознание.....	309
9.2. Коматозные состояния. Исходы.....	321
Глава 10. Сосудистые заболевания нервной системы.....	323
10.1. Хроническая недостаточность мозгового кровообращения.....	324
10.2. Острые нарушения мозгового кровообращения.....	328
10.3. Аномалии сосудов головного мозга.....	374
10.4. Нарушения спинального кровообращения.....	382
Глава 11. Инфекционные заболевания нервной системы.....	385
11.1. Менингиты.....	386
11.2. Серозные менингиты.....	394
11.3. Энцефалиты.....	397
11.4. Принципы лечения энцефалитов.....	418
11.5. Острый миелит.....	419
11.6. Полиомиелит и полиомиелитоподобные заболевания.....	421
11.7. Сифилис нервной системы.....	425
11.8. Токсоплазмоз нервной системы.....	429
11.9. Неврологические проявления ВИЧ-инфекции.....	430
11.10. Паразитарные заболевания нервной системы.....	441
Глава 12. Демиелинизирующие заболевания.....	445
12.1. Рассеянный склероз.....	445
12.2. Острый рассеянный энцефаломиелит.....	470
12.3. Оптиконевромиелит и заболевания спектра оптиконевромиелита.....	472

Глава 13. Эпилепсия	478
13.1. Этиология и патогенез.....	479
13.2. Классификация эпилепсии и эпилептических синдромов.....	481
13.3. Диагностика.....	497
13.4. Клиническая характеристика.....	498
13.5. Дифференциальная диагностика и оценка приступов.....	515
13.6. Лечение.....	518
Глава 14. Заболевания периферической нервной системы	528
14.1. Полиневропатии.....	529
14.2. Мононевропатии.....	535
14.3. Плексопатии.....	540
14.4. Туннельные мононевропатии.....	541
14.5. Невралгии черепных и спинальных нервов.....	543
Глава 15. Неврологические осложнения дегенеративных заболеваний позвоночника	546
Глава 16. Дегенеративные заболевания нервной системы	558
16.1. Болезнь Паркинсона и паркинсонизм.....	558
16.2. Хорея Гентингтона.....	565
16.3. Торсионная дистония.....	567
16.4. Гепатоцеребральная дистрофия.....	569
16.5. Семейная спастическая параплегия.....	572
16.6. Спиноцеребеллярные атаксии.....	573
Глава 17. Нервно-мышечные заболевания	578
17.1. Прогрессирующие мышечные дистрофии.....	580
17.2. Спинальные амиотрофии.....	586
17.3. Наследственные мотосенсорные невропатии типов 1 и 2.....	589
17.4. Пароксизмальные миоплегии.....	592
17.5. Миотонии.....	594
Глава 18. Миастения	598
Глава 19. Болезнь двигательного нейрона	602
Глава 20. Пороки развития нервной системы	608
20.1. Пороки развития черепа.....	608
20.2. Пороки развития головного мозга.....	609
20.3. Сочетанные уродства черепа и головного мозга.....	610
20.4. Пороки развития позвоночника и спинного мозга.....	611
20.5. Сирингомиелия.....	612
Глава 21. Деменция	614
21.1. Болезнь Альцгеймера.....	616
21.2. Сосудистая деменция.....	617
21.3. Деменция с тельцами Леви.....	618
21.4. Прочие формы деменции.....	619

Глава 22. Боль	620
Глава 23. Заболевания вегетативной нервной системы	624
23.1. Синдром вегетативной дистонии.....	624
23.2. Гипоталамический синдром.....	626
23.3. Болезнь Рейно.....	627
23.4. Эритромелалгия.....	628
23.5. Периферическая вегетативная недостаточность.....	629
Глава 24. Головная боль	631
24.1. Мигрень.....	631
24.2. Головная боль напряжения.....	637
24.3. Пучковая головная боль.....	638
Глава 25. Невротические расстройства	641
25.1. Общие проявления невротических расстройств.....	642
25.2. Отдельные формы неврозов и невротических расстройств.....	644
25.3. Лечение невротических расстройств.....	652
Предметный указатель	654

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 изменяющимися условиями внешней и внутренней среды. Нервная система воспринимает сенсорные стимулы, перерабатывает информацию и формирует ответ организма на внешние и внутренние раздражения (поведение). Особые виды переработки информации — обучение и память, благодаря которым при вариации окружающей среды поведение адаптируется с учетом предшествующего опыта. В этих функциях участвуют и другие системы, такие как эндокринная и иммунная. В согласовании функционирования всех анатомических образований организма в точном соответствии с реальной ситуацией и трансформацией внешней среды главная роль принадлежит нервной системе. Нервная система как интегрирующая система появляется лишь на определенном этапе эволюционного развития. Поведение простейших организмов основано на особых принципах (таксис). С образованием нервной системы у организмов возникает принципиально иная форма организации поведения, основанная на рефlekсах. Рефлекторный принцип организации поведения позволяет более точно реагировать на внешние и внутренние стимулы. Наряду с врожденными механизмами поведения (врожденные рефlekсы) важнейшая роль в эволюции принадлежит факторам научения (приобретенным рефlekсам), что приводит к формированию высшей формы поведения — разуму, возможности программировать и контролировать свою деятельность. У человека особенно важен набор поведенческих актов, связанных с речью.

Нервная система состоит из следующих отделов:

- ▶ сенсорных, реагирующих на раздражители, исходящие из окружающей среды;
- ▶ интегративных — перерабатывающих и хранящих сенсорные и другие данные, двигательных, управляющих движениями;

- ▶ вегетативных, регулирующих постоянство внутренней среды организма и секреторную деятельность желез.

Функции нервной системы чрезвычайно многообразны. Она объединяет все органы и системы в функционально единый организм и обеспечивает взаимодействие организма с внешней средой. Посредством органов чувств и нервных окончаний кожи, слизистых оболочек, мышечно-связочного аппарата нервная система получает разнообразную сенсорную информацию, возникающую как результат раздражения этих воспринимающих сенсорных структур (рецепторов). Чувствительные нервные клетки передают возникшие при их раздражении нервные импульсы в спинной и головной мозг (афферентные сенсорные системы). Там происходит переработка полученной информации.

Под переработкой информации в нервной системе подразумевают следующие процессы:

- ▶ передачу информации в нейронных сетях;
- ▶ трансформацию сигналов путем их объединения с другими сигналами (нервная интеграция);
- ▶ хранение информации в памяти;
- ▶ извлечение информации из памяти;
- ▶ использование сенсорной информации для восприятия;
- ▶ мышление;
- ▶ обучение;
- ▶ планирование (подготовку);
- ▶ выполнение двигательных команд;
- ▶ формирование эмоций.

Взаимодействия между нейронами происходят посредством как электрических, так и химических процессов. После многоплановой обработки нервного возбуждения в спинном и головном мозге оно передается на моторные и вегетативные клетки (эфферентные системы), приводя к возбуждению эффекторных органов (сокращению мышцы, сужению или расширению сосудов, изменению работы внутренних органов). Следует отметить, что различные по степени значимости и сложности поступающие раздражения замыкаются на различных уровнях нервной системы в зависимости от необходимости подключения высших интегративных корковых центров.

Функционирование нервной системы основано на принципе вертикально организованного иерархического соподчинения нейронных сетей, структурно и функционально связанных с различными отделами мозга.

Нервную систему подразделяют на:

- ▶ центральную;
- ▶ периферическую (рис. 1.1).

Центральная нервная система (ЦНС) состоит из головного и спинного мозга. В периферическую нервную систему (ПНС) входят корешки, сплетения и нервы.

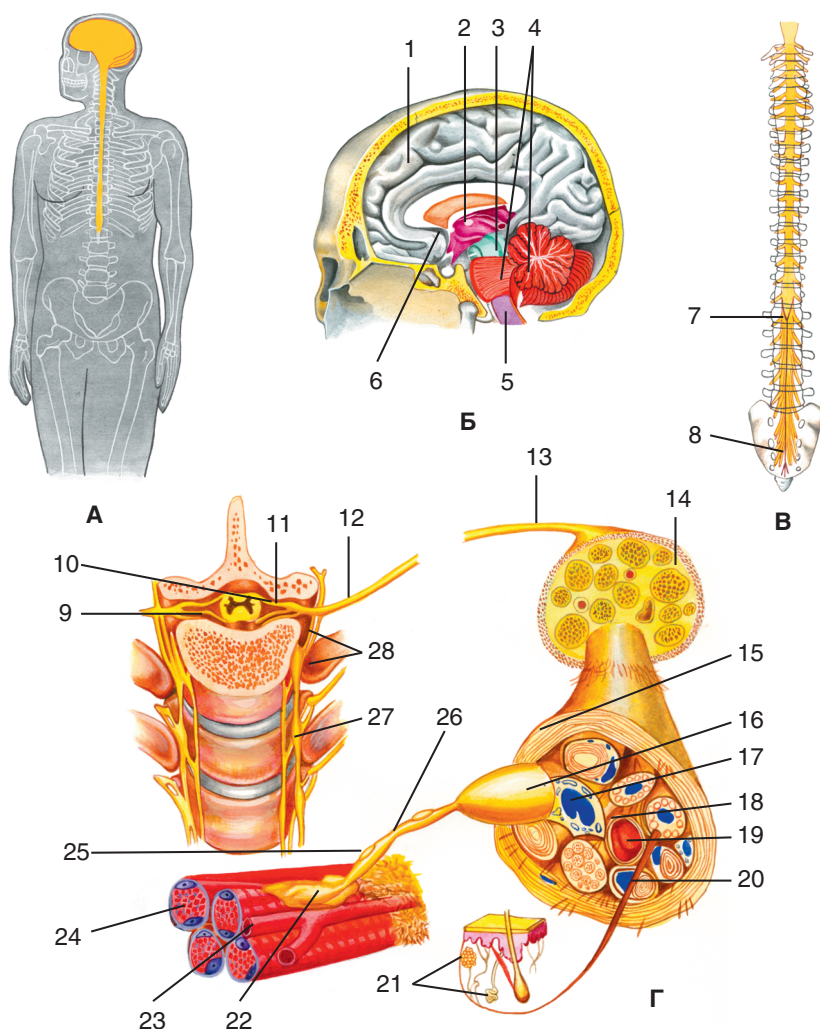


Рис. 1.1. Общее строение нервной системы. **А** — центральная нервная система. **Б** — строение мозга: 1 — конечный мозг; 2 — промежуточный мозг; 3 — средний мозг; 4 — мост и мозжечок; 5 — продолговатый мозг; 6 — конечный мозг, срединные структуры. **В** — спинной мозг: 7 — спинномозговой конус; 8 — терминальные нити. **Г** — периферическая нервная система: 9 — вентральный корешок; 10 — дорсальный корешок; 11 — спинальный ганглий; 12 — спинальный нерв; 13 — смешанный периферический нерв; 14 — эпиневрй; 15 — периневрий; 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

1.1.2. Центральная нервная система

ЦНС собирает и перерабатывает поступающую от рецепторов информацию об окружающей среде, формирует рефлексy 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 возникают отделы:

- ▶ передний мозг (*prosencephalon*);
- ▶ средний мозг (*mesencephalon*);
- ▶ ромбовидный мозг (*rhombencephalon*).

В дальнейшем из переднего мозга образуются:

- ▶ конечный (*telencephalon*);
- ▶ промежуточный (*diencephalon*) мозг.

Ромбовидный мозг разделяют на:

- ▶ задний (*metencephalon*);
- ▶ продолговатый (*myelencephalon*, или *medulla oblongata*) мозг.

Из конечного мозга соответственно формируются полушария большого мозга, базальные ганглии, из промежуточного мозга — таламус, эпиталамус, гипоталамус, метаталамус, зрительные тракты и нервы, сетчатка. Зрительные нервы и сетчатка — отделы ЦНС, 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 образует центральный канал спинного мозга.

Спинной мозг состоит из следующих отделов, каждый из которых образован сегментами:

- ▶ шейного;
- ▶ грудного;
- ▶ поясничного;
- ▶ крестцового;
- ▶ копчикового.

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 сконцентрировано в его середине, белое — на периферии.

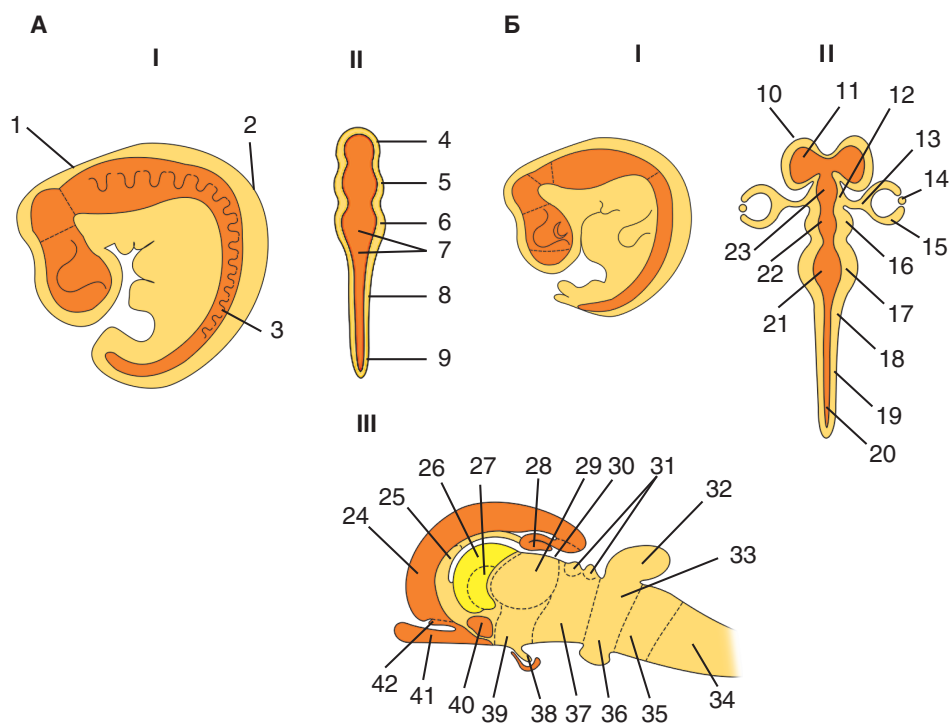


Рис. 1.2. Эмбриональное развитие нервной системы млекопитающего. Схема развития нервной трубки на стадии трех (А) и пяти (Б) мозговых пузырей. **А. I** — общий вид сбоку: 1 — краниальный изгиб; 2 — шейный изгиб; 3 — спинномозговой узел. **II** — вид сверху: 4 — передний мозг; 5 — средний мозг; 6 — ромбовидный мозг; 7 — невροцель; 8 — стенка нервной трубки; 9 — зачаточный спинной мозг. **Б. I** — общий вид сбоку. **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 — IV желудочек; 22 — водопровод мозга; 23 — III 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

1.1.3. Периферическая нервная система

ПНС отвечает за сопряжение между окружающей средой (или возбудимыми клетками) и ЦНС.

Компоненты ПНС:

- ▶ сенсорные (рецепторы и первичные афферентные нейроны);
- ▶ двигательные (соматические и вегетативные мотонейроны).

Сенсорная часть ПНС

Сенсорное восприятие — это преобразование энергии внешнего стимула в нервный сигнал. Его осуществляют специализированные структуры — рецепторы, воспринимающие 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 по задним корешкам спинного мозга (либо по черепным нервам). Тела клеток задних корешков и черепных нервов расположены в спинномозговых (спинальных) ганглиях либо в ганглиях черепных нервов.

Двигательная часть ПНС

К двигательному компоненту ПНС относят мотонейроны:

- ▶ соматические;
- ▶ вегетативные.

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 происходит иннервация мышц лица. Аксоны соматических мотонейронов покидают ЦНС через передний корешок либо через черепной нерв.

Вегетативные 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

1.2.1. Нервная клетка

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 есть глиальные клетки и элементы соединительной ткани. Клетки нейроглии (от греч. «глия» — клей) выполняют 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.

Основной структурно-функциональной единицей нервной системы считают нейрон (рис. 1.3).

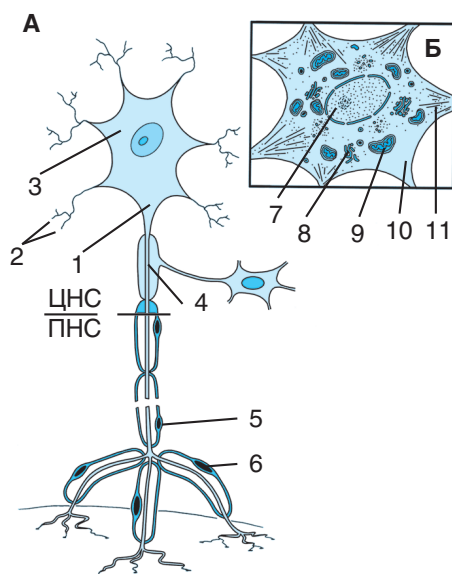


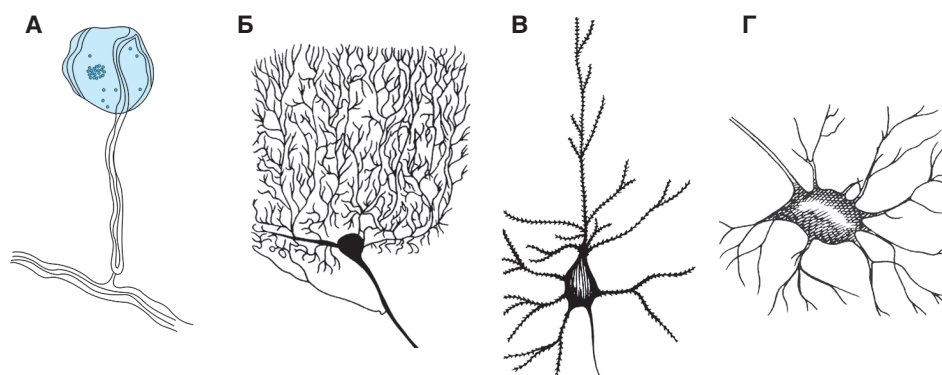
Рис. 1.3. Строение нейрона. **А** — типичный нейрон, состоящий из собственно тела, дендритов и аксона: 1 — начало аксона; 2 — дендриты; 3 — тело нейрона; 4 — аксон; 5 — шванновская клетка; 6 — разветвление аксона. **Б** — увеличенное тело нейрона. Аксональный холмик не содержит субстанции Ниссля: 7 — ядро; 8 — аппарат Гольджи; 9 — митохондрии; 10 — аксональный холмик; 11 — субстанция Ниссля

В нейроне различают:

- ▶ тело (сому);
- ▶ отростки: дендриты и аксон.

Сома 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 образуют связь 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 цепях, но и доставляют путем аксонального транспорта химические вещества к синаптическим окончаниям. Длина аксонов различна, она может достигать 1 м и более. Существуют многочисленные классификации нейронов в соответствии с формой их тела, протяженностью и формой дендритов, и другими признаками (рис. 1.4).



1.4. Варианты нейронов разной формы. **А** — псевдоуниполярный нейрон. **Б** — клетка Пуркинью (дендриты, аксон). **В** — пирамидная клетка (аксон). **Г** — мотонейрон переднего рога (аксон)

По числу отростков выделяют:

- ▶ униполярные нейроны, имеющие один отросток;
- ▶ биполярные нейроны с двумя отростками;
- ▶ мультиполярные нейроны, имеющие множество отростков.

Благодаря мультиполярности большинства нейронов возможно одновременное восприятие и обработка каждым нейроном различных потоков информации, что лежит в основе синтетической деятельности нервной системы.

По функциональному значению нервные клетки подразделяют на:

- ▶ афферентные (чувствительные, сенсорные), доставляющие импульсы к центру;
- ▶ эфферентные (двигательные, моторные), несущие информацию от центра к периферии;
- ▶ вставочные (интернейроны), в которых происходят переработка импульсов и организация коллатеральных связей.

Нервная клетка осуществляет две основные функции:

- ▶ специфическую переработку поступающей информации и передачу нервного импульса;
- ▶ 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 осуществляют структуры нейрона: аксоны, дендриты и синапсы. Органеллы, связанные с обеспечением энергетического обмена, белоксинтезирующей функцией клетки, встречаются в большинстве клеток. В нервных клетках они выполняют функции энергообеспечения, переработки и передачи информации (см. рис. 1.3).

Популяции идентичных нейронов избирательно уязвимы к различным вредным воздействиям из-за общности их метаболических и защитных процессов. Участок дендрита или аксона, отделенный от тела клетки гибнет,

сама клетка при этом может продолжать существовать. Процесс дегенерации аксона дистальнее уровня пересечения называют **валлеровским перерождением**.

Структура нейрона

Сома

Тело нервной клетки имеет округлую или овальную форму, в центре (или слегка эксцентрично) расположено ядро. Оно содержит ядрышко и окружено наружной и внутренней ядерными мембранами толщиной около 70 \AA каждая, разделенных перинуклеарным пространством, размеры которого варьибельны. В кариоплазме распределены глыбки хроматина, локализованные преимущественно у внутренней ядерной мембраны. В цитоплазме нервных клеток расположены элементы зернистой и незернистой цитоплазматической сети, полисомы, рибосомы, митохондрии, лизосомы, многопузырчатые тельца и другие органеллы (рис. 1.5).

К аппарату биосинтеза в нейронах относят 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 — основные органеллы «внутриклеточного пищеварительного тракта».

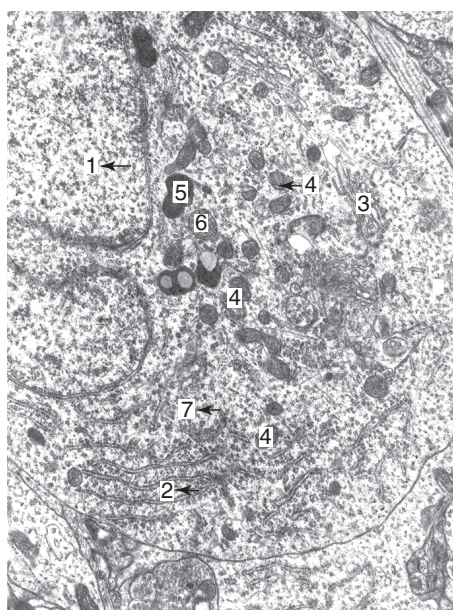


Рис. 1.5. Ультраструктура нервной клетки: 1 — ядро; 2 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 3 — пластинчатый комплекс (Гольджи); 4 — митохондрии; 5 — лизосомы; 6 — мультивезикулярное тело; 7 — полисомы

Дендриты

Дендриты и их разветвления определяют рецептивное поле той или иной клетки (см. рис. 1.5). При электронно-микроскопическом исследовании обнаруживают, что тело нейрона постепенно переходит в дендрит.

Резкой границы и выраженных различий в ультраструктуре сомы и начального отдела крупного дендрита не наблюдают. Дендриты очень вариабельны 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 бывают микротрубочки и нейрофиламенты; в проксимальных частях дендритов (ближе к клеточному телу) содержатся тельца Ниссля и участки аппарата Гольджи. Ранее считали, что дендриты электрически невозбудимы, в настоящее время доказано, что дендриты многих нейронов обладают потенциалзависимой проводимостью, что обусловлено присутствием на их мембранах кальциевых каналов, при активации которых генерируются потенциалы действия.

Аксон

Аксон берет начало у аксонального холмика — специализированного участка клетки (чаще сомы, но иногда дендрита), см. рис. 1.3. Аксон и аксональный холмик отличны 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 покрыты 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 определяет их различная роль 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).

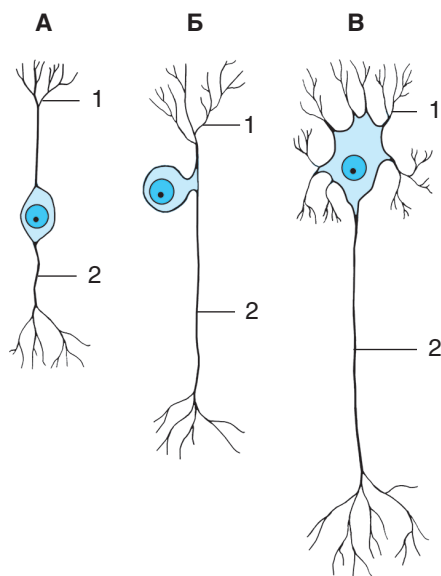


Рис. 1.6. Классификация нейронов по количеству отростков, отходящих от тела клетки: **А** — биполярный; **Б** — псевдоуниполярный; **В** — мультиполярный. 1 — Дендриты; 2 — аксон

Нейроны другого типа, такие как пирамидные клетки коры больших полушарий и клетки Пуркинье коры мозжечка, заняты переработкой информации. Их дендриты покрыты шипиками и имеют обширную поверхность; к ним поступает огромное количество синаптических входов (мультиполярные клетки), см. рис. 1.4, рис. 1.6. Можно классифицировать нейроны по длине их аксонов. У нейронов 1-го типа по Гольджи аксоны короткие, оканчивающиеся, как дендриты, близко к соме. Нейроны 2-го типа имеют длинные аксоны, иногда длиннее 1 м.

1.2.2. 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 — основа 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 взаимодействий.

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

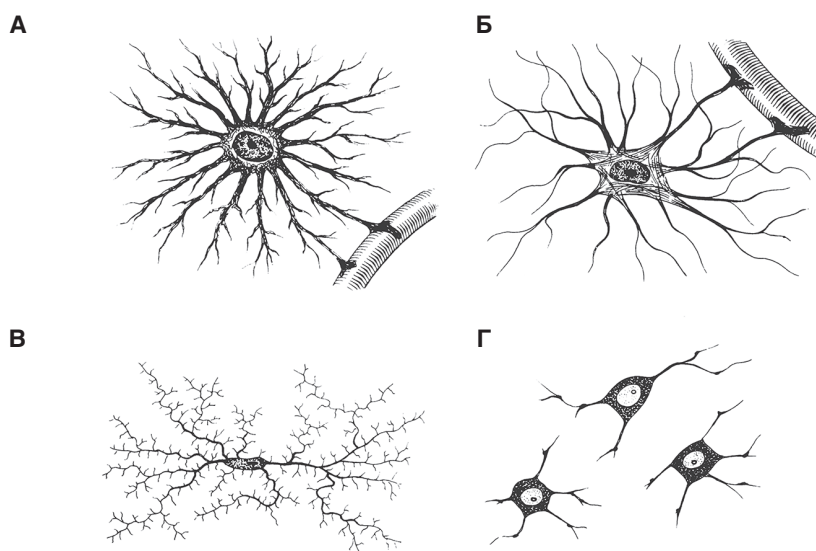


Рис. 1.7. Основные типы глиальных клеток: **А** — протоплазматический астроцит; **Б** — микроглиальная клетка; **В** — олигодендроцит; **Г** — фиброзный астроцит

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, выделяемых в процессе нейрональной активности. Астроглия участвует в синтезе иммунных медиаторов: цитокинов, других сигнальных молекул (циклический гуанозинмонофосфат — цАМФ, оксид азота — NO), передаваемых затем нейронам, — в синтезе глиальных ростовых факторов, участвующих в трофике и репарации нейронов. Астроциты способны реагировать на увеличение синаптической концентрации нейротрансмиттеров при изменении электрической активности нейронов колебаниями 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 находят глиальные филаменты, выполняющие в ткани ЦНС механическую, опорную функцию. В случае повреждения