

Лекция № 20

Центральная нервная система. Фило- и онтогенез ЦНС. Спинной мозг (морфология, проводящие пути). Оболочки спинного и головного мозга

1. Фило- и онтогенез центральной нервной системы

Филогенез нервной системы. В процессе исторического развития нервная система проходит ряд последовательных этапов:

I этап – Гуморальный этап. Связь организма с окружающей средой осуществляется посредством специфической жидкости, находящейся как вне, так и внутри его. Этот этап характерен для одноклеточных организмов.

II этап – Диффузный этап. Связь организма с внешней средой осуществляется при помощи нейронов, отростки которых, контактируя друг с другом, образуют сеть. Эта сеть пронизывает всё тело многоклеточного организма, потому при раздражении сокращается всё тело. Сетчатый тип нервной системы характерен для кишечнорастворимых – гидра, медуза и полипы (см. рис. 1).

Отражением этого этапа у высших позвоночных является парасимпатическая часть вегетативной нервной системы.

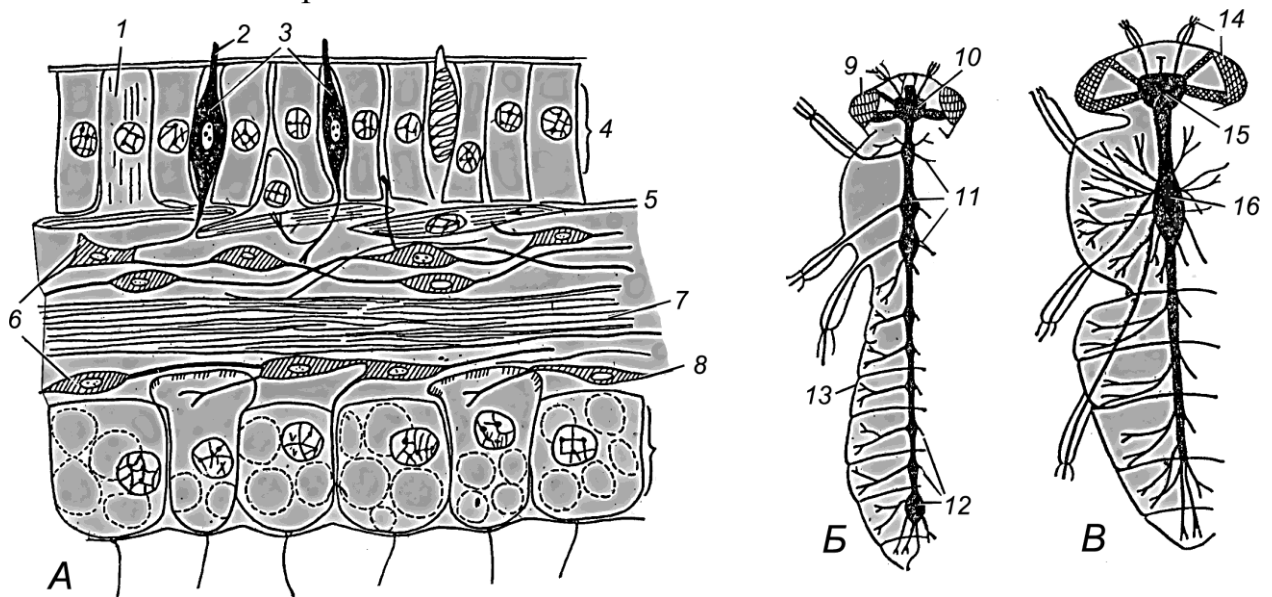


Рис. 1 Филогенез нервной системы:

А – схема диффузной нервной системы (гидра);

Б и В – нервная система насекомых;

1 – эпителиомиоцит; 2 – чувствительная нервная клетка; 3 – рецепторный отросток;
4 – эктодерма; 5 – миоцит; 6 – нервная клетка (нейроцит); 7 – мезенхима; 8 – энтодерма;
9 рецепторы; 10, 15 – надглоточный и подглоточный нервные ганглии; 11 – брюшной
нервный ганглий; 12 – цепь ганглиев; 13, 14 – рецепторы; 16 – грудной нервный ганглий

III этап – Ганглиозный этап. На этом этапе нейроны образуют скопления (ганглии), которые располагаются не беспорядочно, а сегментарно, метамерно и соединяются нервными отростками. Раздражение уже локализуется в пределах одного сегмента. Ганглиозный тип нервной системы характерен для высших червей, членистоногих. Отражением этого этапа у высших позвоночных является симпатическая часть вегетативной нервной системы.

IV этап – Трубнообразный этап (см. рис. 2) сопровождается концентрацией нервных ганглиев (валиков) 1 в виде нервной трубки, внутри которой имеется полость 2. Такое строение нервной системы характерно для всех хордовых – от ланцетника до высших млекопитающих и птиц.

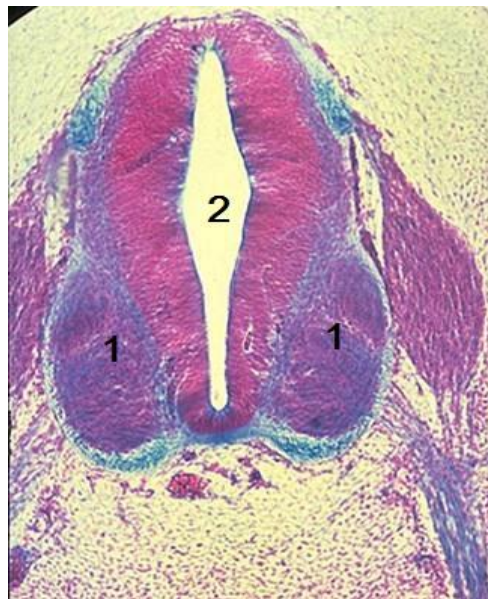


Рис. 2 Нервная трубка
(микропрепарат гезега спинного мозга – поперечный срез):
1 – нервный ганглий; 2 – полость нервной трубки

V этап – Следующий этап связан с совершенствованием органов чувств, прогрессивным развитием передней части нервной трубки и формированием головного мозга (т.е. происходит *энцефализация*). Вначале формируется один мозговой пузырь, затем двумя перетяжками расширение перешнуровывается с образованием 3-х первичных мозговых пузырей. В последствии 1-й и 3-й ещё раз разделяются на два отдела. Таким образом, формируется 5 мозговых пузырей, из которых в последствии развиваются 5 отделов головного мозга. Полости мозговых пузырей преобразуются в желудочки, внутри которых циркулирует цереброспинальная жидкость (ликвор). Ликвор обеспечивает нейроны питательными веществами и кислородом, выполняя роль посредника между кровью и нервной тканью. Таким образом, стимулом для развития головного мозга явилось дальнейшее совершенствование рецепторного аппарата животных (органов чувств).

Что же касается спинного мозга, то стимулом для его развития явилась **двигательная активность животных**. Это сначала привело к образованию туловищного мозга, который в процессе развития заменился спинным мозгом с отходящими от него спинномозговыми нервами ко всем сегментам тела.

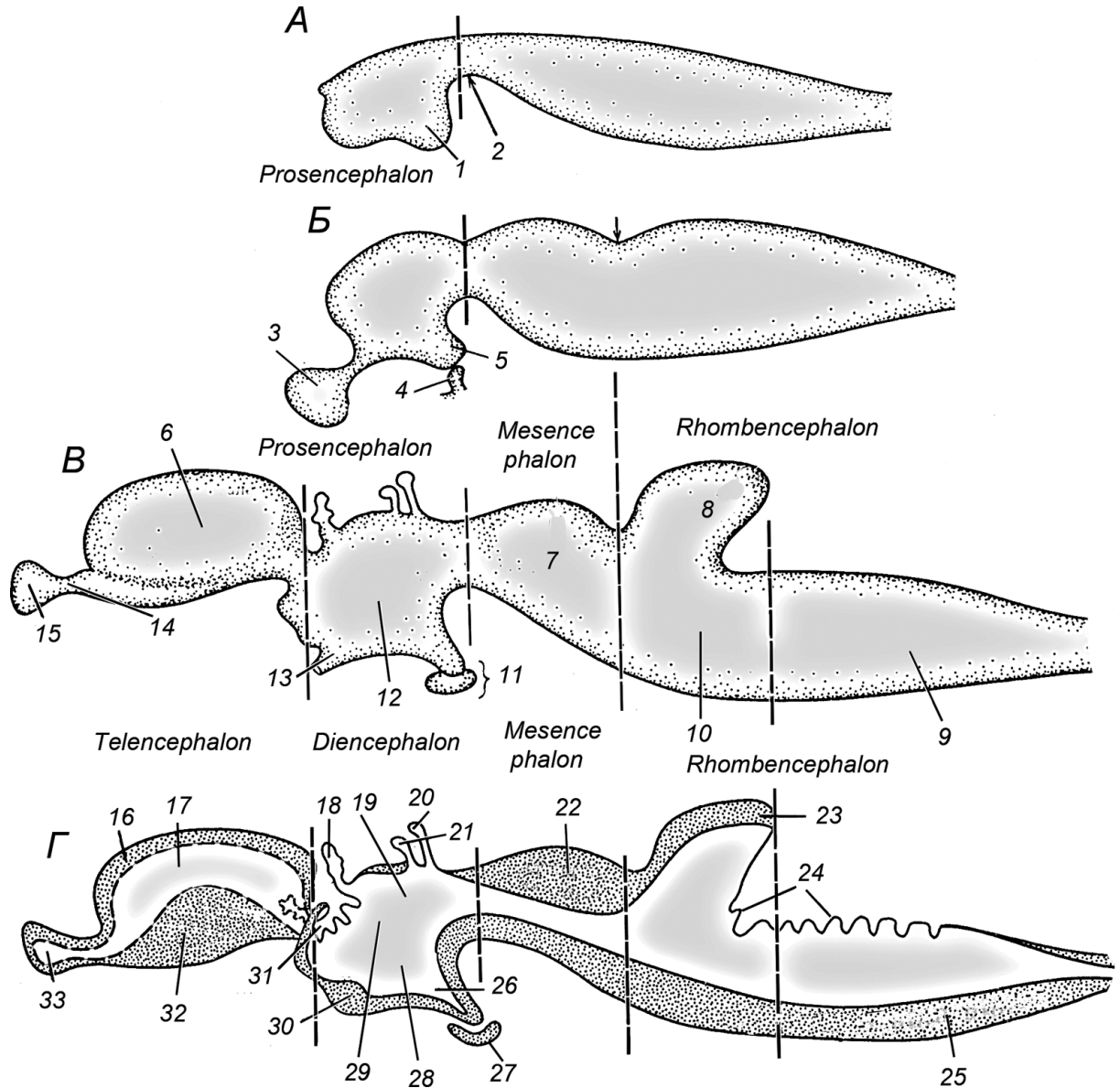


Рис. 3 Схема развития отделов и структур головного мозга:

А – в нервной трубке дифференцированным является только первичный передний мозг;
 Б – намечаются три основных отдела мозга; В – формирование четырёх отделов мозга;
 Г – формирование структур головного мозга; 1, 5, 26 – воронка; 2 – вентральная борозда;
 3 – глазной пузырь; 4 – гипофизарный карман; 6 – полушарие концевой мозга (парное);
 7, 22 – покрывка (тектум); 8, 23 – мозжечок; 9, 25 – продолговатый мозг; 10 – мозговой ост;
 11, 27 – гипофиз; 12, 29 – таламус; 13 – глазной тебелёк; 14 – обонятельный стебелёк;
 15, 33 – обонятельная луковица; 16 – кора (плащ); 17 – боковой желудочек (парный);
 18, 21 – парафиз; 19 – эпителиамус; 20 – эпифиз; 24, 31 – сосудистое сплетение;
 28 – гипоталамус; 30 – зрительный перекрест; 32 – базальные ядра

Спинальный мозг, обеспечивающий наиболее общую связь организма с внешней средой и отдельных его органов между собой, меньше изменился в филогенезе. Несмотря на ряд частных особенностей, спинной мозг у разных представителей позвоночных имеет общность принципов строения. Спинальный мозг большинства позвоночных имеет почти округлую или слегка сплюснутую сверху вниз овальную в поперечном сечении форму с вентральной щелью и со спинномозговым каналом в центре; снаружи у него белое вещество, внутри — серое. Длина спинного мозга у разных животных различна. Рыбы с хорошо выраженным хвостом, выполняющим важную моторную функцию, спинной мозг имеют и в хвостовом отделе. У наземных животных спинной мозг не доходит до хвоста, у ехидны, например, он настолько короток, что представляется небольшим отростком головного мозга и располагается только в передней части позвоночного канала.

Онтогенез нервной системы. В эмбриогенезе нервная система развивается из эктодермы, в ней сначала выделяется нервная пластинка в виде желоба на спинной стороне зародыша, в которой появляются нервные валики (ганглии). Ганглии, смыкаясь, начиная с переднего конца, формируют нервную трубку (см. рис. 2), которая открыта спереди и сзади. Переднее отверстие трубки — *невронор* — скоро зарастает. Задний участок трубки — *невроэнтерический канал* — долгое время остаётся соединённым с кишечной трубкой, а затем отделяется от неё и закрывается.

Образовавшаяся таким путём закрытая нервная трубка располагается над хордой, а её полость превращается в *центральный спинномозговой канал* и *мозговые желудочки головного мозга*. На этой стадии в нервной трубке дифференцированным является только первичный передний мозг (см. рис. 3, А).

Головной мозг в своём развитии проходит три стадии.

Двухпузырная стадия развития головного мозга — в очень ранний период развития зародыша краниальный (передний) конец нервной трубки расширяется и выходит орально за пределы хорды. Вентральной складкой, образовавшейся на месте изгиба у края хорды, он делится на два пузыря — древний, или первичный, прехордальный мозговой пузырь, и вторичный, эпихордальный мозговой пузырь (см. рис. 3, А).

Трёхпузырная стадия характеризуется появлением в краниальном конце нервной трубки 3 мозговых пузыря (передний, средний и ромбовидный мозги) (см. рис. 4, А). Полости первичных трёх пузырей называются *мозговыми желудочками*.

Затем путём деления 2-х из них (среднего и ромбовидного) развиваются 5 мозговых пузырей *Б* — *пятипузырная стадия*. Из этих 5-ти мозговых пузырей в дальнейшем формируется 5 отделов головного мозга: передний мозг, средний мозг, промежуточный мозг, задний мозг и продолговатый мозг (см. рис. 3, Г).

Из описанных мозговых пузырей формируется головной мозг взрослого животного, при этом одни участки значительно разрастаются, другие – пожизненно сохраняют своё эмбриональное состояние.

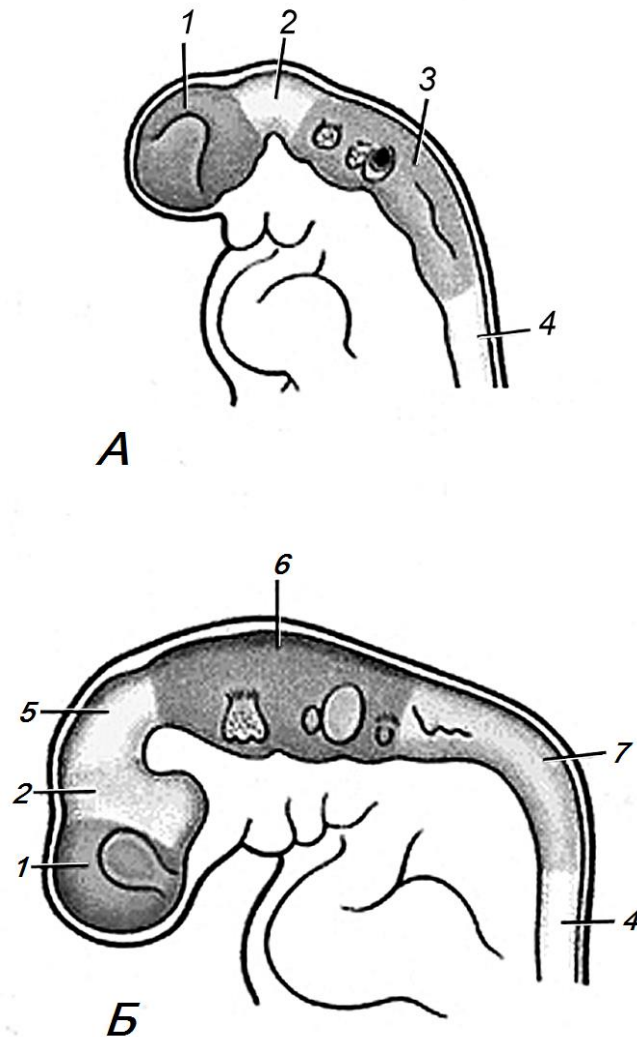


Рис. 4 Онтогенез головного мозга :

А – стадия трёх мозговых пузырей; Б – стадия пяти мозговых пузырей
 1 – передний мозг; 2, 5 – средний мозг; 3 – ромбовидный мозг; 4 – спинной мозг;
 5 – промежуточный мозг; 6 – задний мозг; 7 – продолговатый мозг

У наземных животных головной мозг усложняется в своём строении вследствие возникновения новых (высших) центров в конечном мозге, которые обеспечивают связи с различными отделами головного и спинного мозга, органами чувств (*экстеро- и интерорецепторами*). Так, в конечном мозге развивается кора больших полушарий, которая является высшим центром, координирующим и контролирующим всю жизнедеятельность организма, включая все физиологические процессы, протекающие как между организмом и внешней средой, так и внутри самого организма.

Из каудального конца нервной трубки развивается **спинной мозг**, который вначале эмбриогенеза соответствует длине позвоночного канала, а затем занимает лишь только часть его, так как растёт медленнее позвоночного столба.

Итак, в онтогенезе из переднего конца нервной трубки развивается головной мозг, содержащий 5 желудочков, а из каудального – спинной мозг, в основе которого лежит центральный спинномозговой канал.

Полость спинномозгового канала выстилается клетками, образующими сплошной слой, называемый *эпендимой*. Остальные клетки стенки трубки превратились в *нейроны* и опорные клетки — *нейроглию*. Вблизи нервных валиков образовалась вначале сплошная ганглиозная пластинка, которая позже разделилась на ряд сегментальных спинномозговых ганглиев.

2. Центральная нервная система. Спинной мозг

Итак, мы уже разобрали, что нервная система (systema nervosum) едина, обеспечивает работу всех органов и система организма, контролирует и регулирует их деятельность в зависимости от условий окружающей среды.

Нервную систему условно принято подразделять:

- по топографии на 2 части: *центральную* и *периферическую* (см. схему);
- по функции – на *соматическую* и *вегетативную* (автономную) части.



К ЦНС относится *спинной* и *головной мозг*, а к ПНС – *нервные узлы* (ганглии) и *нервы*, т.е. все периферические проводящие пути, состоящие из чувствительных и двигательных нервных волокон.

Органы ЦНС и ПНС неразрывно связаны корешками спинномозговых и черепных нервов. Чувствительные нервы соединяют воспринимающий аппарат, т.е. рецепторы с ЦНС, а двигательные нервы – ЦНС со всеми исполнительными органами.

Спинной мозг-medulla spinalis (греч. myelos)

Филогенез. Начиная с низших хордовых (ланцетник), нервная система уже приобретает трубкообразный вид. У большинства рыб в нем нет еще четкого выделения рогов серого вещества мозга.

У амфибий спинной мозг укорачивается за счет хвостовой части, от которой у бесхвостых амфибий сохраняются лишь только концевая нить с корешками. Возникают шейное и поясничное утолщение в связи с развитием конечностей (нет у безногих форм).

У рептилий серые рога в спинном мозге уже четко выделяются и белое вещество в силу этого разделено на продольные пучки.

У млекопитающих спинной мозг характеризуется четким разграничением серого и белого вещества, а так же развитием сильных шейного и поясничного утолщений.

Строение. Спинной мозг лежит в позвоночном канале и представляет собой длинный цилиндрический тяж. У большинства позвоночных (рыбы, хвостатые амфибий, рептилии, птицы) спинной мозг занимает весь позвоночный канал, тогда как у бесхвостых амфибий и млекопитающих он занимает только часть канала из-за неравномерности роста спинного мозга и позвоночника в период эмбрионального развития. У большинства млекопитающих спинной мозг заканчивается на уровне поясничных позвонков. Без видимых границ он подразделяется на шейный, грудной и пояснично-крестцовый отделы. Последний заканчивается мозговым конусом (conus medullaris), достигающим до II-III поясничных позвонков. От мозгового конуса далее отходит концевая нить (мозговые оболочки), продолжающаяся до VI хвостового позвонка. Мозговой конус, концевая нить и косо отходящие от них спинномозговые нервы формируют анатомическое образование, которое получило название конский хвост (cauda equinae).

Medulla spinalis

r. cervicalis	regio pectoralis	r. lumbosacralis	conus medullaris
			↓
intumescencia cervicalis (шейное утолщение)		intumescencia lumbosacralis	filum terminale

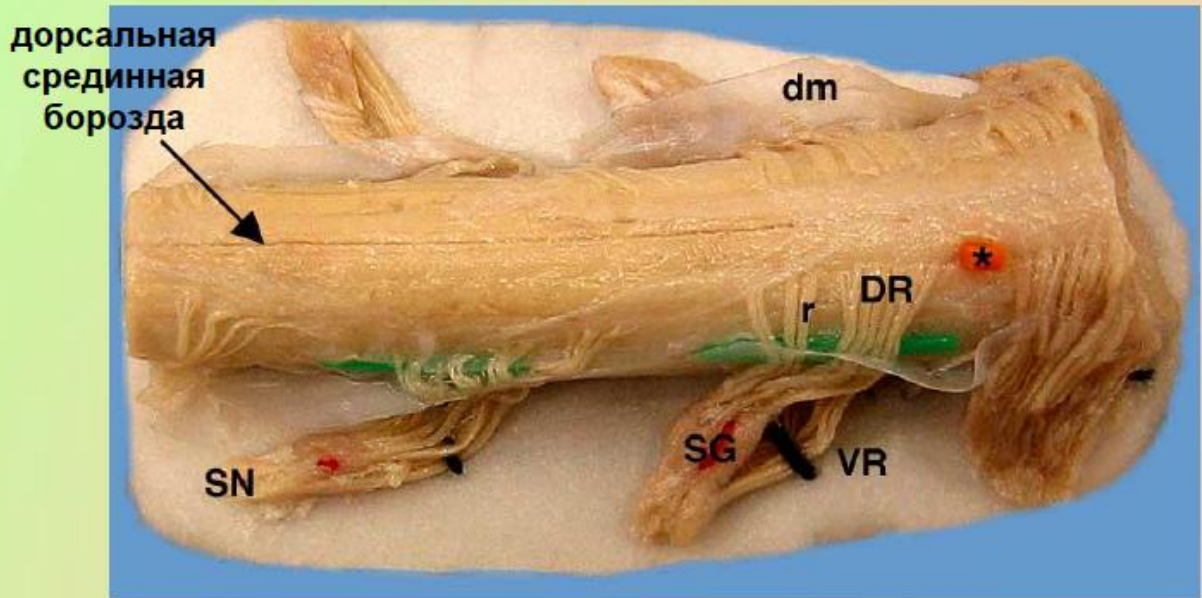
Спина́льный мозг развит у разных животных в различной мере, что объясняется неодинаковым развитием у них как подвижности, так и кожной чувствительности. Например, у карпа и у курицы, имеющих одинаковую массу тела, спинной мозг весит у курицы – 2,1 г, а у карпа – 0,65 г., т.е. у первой в 3 раза больше, что объясняется большей ее подвижностью (развитием вентральных рогов). У других двух животных с одинаковой массой тела черепахи и кролика – очень узкий спинной мозг черепахи весит 0,39 г, а кролика – 3,64 г, т.е. в 9 раз больше, что объясняется его гораздо развитой чувствительностью (развитием дорсальных рогов). Между массой головного и спинного мозга животных имеются определенные соотношения. По мере повышения общей организации животных относительная масса головного мозга по отношению к спинному постепенно увеличивается. Так, если у пресмыкающихся (черепаха) масса головного мозга примерно равна массе спинного мозга, то у птиц (петухи, голуби) она превышает ее в 1,5 – 2,5 раза, у копытных примерно в 2,5 раза, у хищных в 3-5 раза, у шимпанзе в 18 раз, у человека – в 49 раз.



Спина́льный мозг в общем имеет цилиндрическую форму, но у травоядных животных он несколько сплюснен сверху вниз. От спинного мозга на всем протяжении отходят корешки (чувствительные и двигательные), которые связывают его с периферией. Вдоль спинного мозга идут дорсальная срединная борозда –

sulcus medianus dorsalis, и вентральная срединная щель – fissura mediana ventralis, которые делят спинной мозг на 2 равные симметричные половины (правую и левую). Кроме этого, в вентральной срединной щели располагается спинномозговая вентральная артерия.

спинной мозг дорсальная сторона



dm – твердая мозговая оболочка

*** - латеральная дорсальная борозда**

DR – дорсальный корешок спинномозгового нерва

VR – вентральный корешок спинномозгового нерва

SG – спинномозговой ганглий

SN – спинномозговой нерв

Внутри спинного мозга имеется узкая полость – центральный спинномозговой канал – canalis centralis, который заполнен спинномозговой жидкостью (ликвором). Ликвор выполняет роль посредника между кровью и нейронами. Из ликвора нейроны получают питательные вещества и через него освобождаются от конечных продуктов обмена. Вокруг центрального канала располагается серое мозговое вещество, а по периферии – белое, образованное из миелиновых нервных волокон.

Medulla spinalis

Canalis centralis

↓
Ликвор

Liquor
cerebrospinalis

Substantia grisea

↓
1) cornus dorsalis
2) cornus ventralis
3) cornus lateralis

Substantia alba

↓
1) funiculi dorsalis
2) funiculi ventralis
3) funiculi lateralis

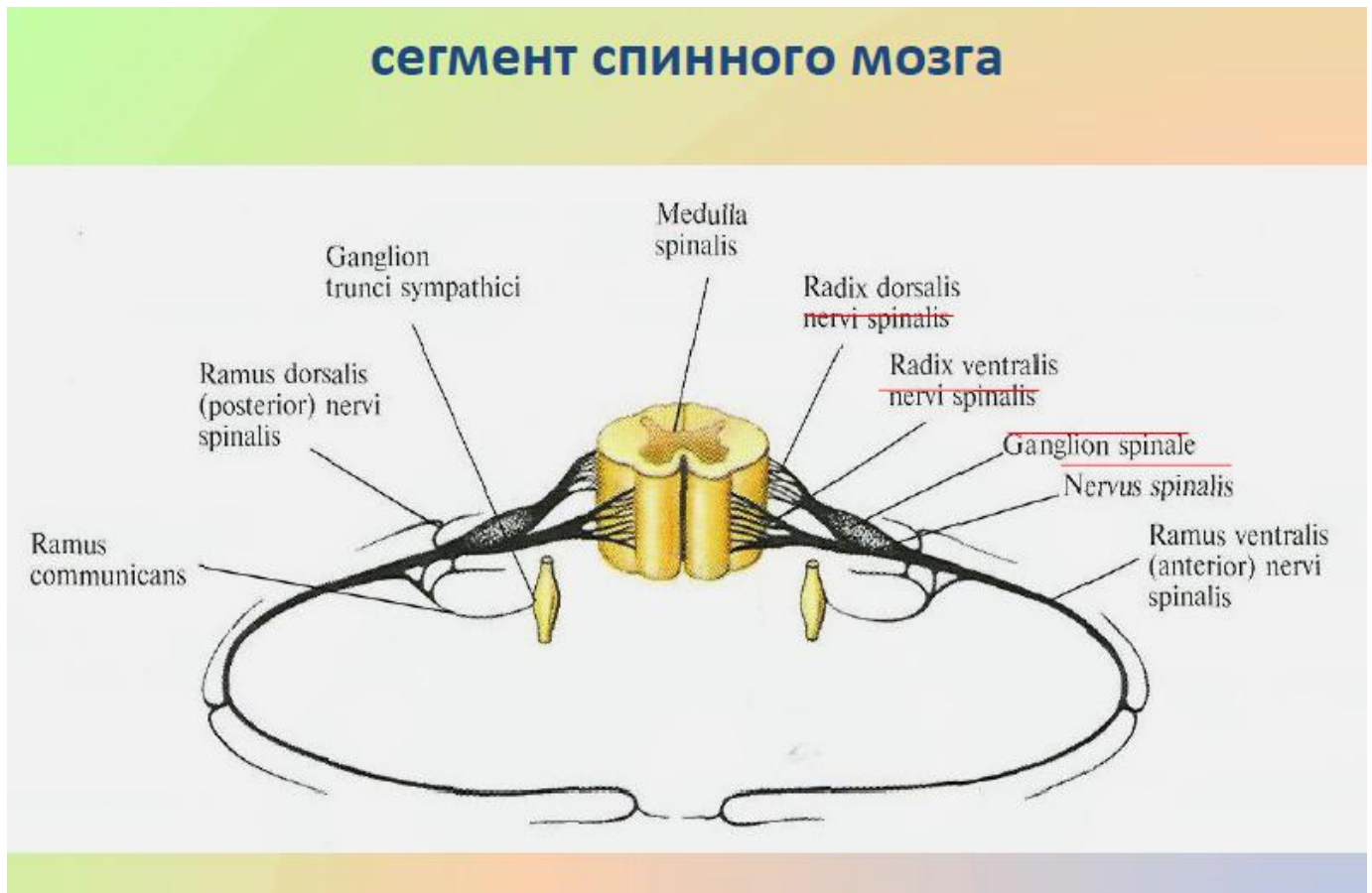
Анатомически спинной мозг состоит из отдельных нервных сегментов - нeвромеров (см. рисунок):

Серое мозговое вещество на поперечном разрезе имеет форму буквы «Н» или бабочки и в каждой его половине различают дорсальные, вентральные, латеральные рога. В функциональном отношении рога - это «центры», а морфологически – это тела нервных клеток вместе с кровеносными сосудами гемомикроциркуляторного русла, сравнительно высокой плотности.

1) Дорсальные рога – чувствительные; они образованы в основном телами ассоциативных нейронов, которые передают нервные импульсы в головной мозг.

2) Вентральные рога – двигательные; они образованы телами эфферентных мотонейронов, которые передают нервные импульсы к рабочему органу.

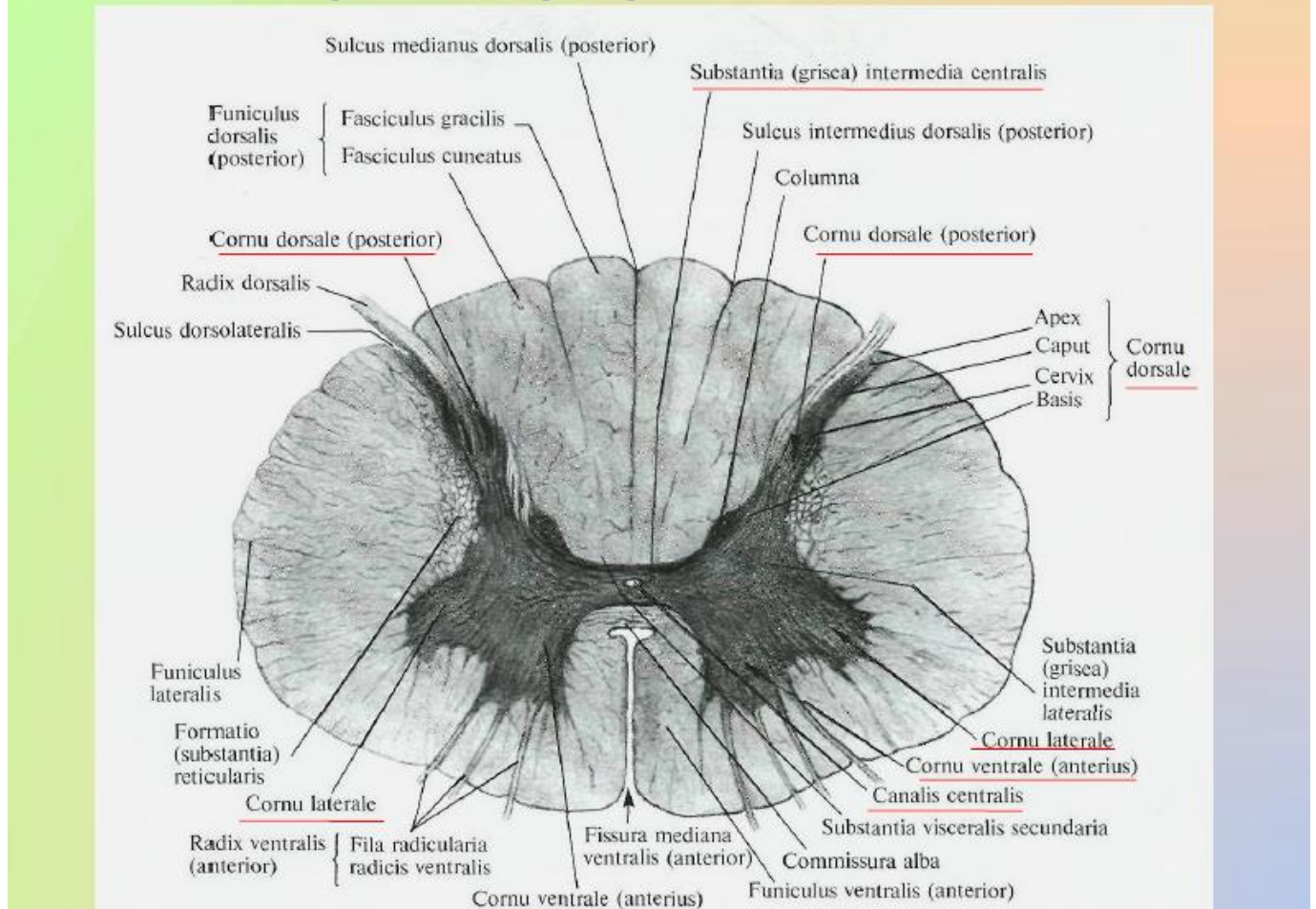
3) Латеральные рога – расположены между дорсальными и вентральными рогами и встречаются только в грудном и поясничном отделе спинного мозга (с I грудного позвонка по IV поясничный позвонок). Латеральные рога – это центры симпатической (сосудистой) части вегетативной нервной системы. Состоят из тел нервных клеток, отдающих импульсы первоначально к симпатическим ганглиям, а от них неисчерченной (гладкой) мускулатуре сосудов.



Белое вещество морфологически представлено миелиновыми нервными волокнами и микрососудами, но уже низкой плотности.

Спинальный мозг состоит из двух различных по функции и структуре аппаратов – собственного и проводникового.

поперечный разрез спинного мозга



Собственный, или сегментарный, аппарат спинного мозга является местом замыкания безусловных рефлексов с кожных рецепторов на мышцы и сосуды. По своему развитию он представляет более древнее образование.

Проводниковый, или надсегментарный, аппарат спинного мозга более позднего происхождения и связан с различными отделами головного мозга. Он возникает в результате развития мышечной системы и дифференцировки головного мозга. Через него и при участии сетчатого образования осуществляются рефлексы как условные, так и безусловные с различных анализаторов. Это система надсегментарных двусторонних связей спинного мозга с головным, они образуют проводящие пути 2-х типов: центропетальные (центростремительные), направляющиеся к головному мозгу, и центрофугальные (центробежные), идущие от головного мозга.

Итак, белое мозговое вещество, состоящее из нервных волокон, образует многочисленные проводящие пути в виде пучков, располагается по периферии и разделяется рогами серого вещества на 3 канатика. В составе дорсальных канатиков проходят чувствительные проводящие пути с кожи и скелетных мышц, направляющиеся в головной мозг. В латеральных канатиках есть как чувствительные, так и двигательные проводящие пути. В вентральных – двигательные проводящие пути.

Белого мозгового вещества больше в начальной части спинного мозга; чем дальше от головного мозга, тем больше теряется волокон, отходящих к разным участкам (например, у человека двигательные пути каждой половины спинного мозга, содержит: в верхних шейных сегментах – 70 100 волокон; в верхних грудных, после отхождения нервов в руку – 30 500). Количество чувствительных путей обычно больше, чем двигательных, поэтому и белая масса дорсальных канатиков в спинном мозге больше чем в вентральных. Относительное количество двигательных волокон в белом веществе увеличивается по мере повышения организации животных (у собак они составляют 10% к общей массе белого вещества, у обезьян – 20%, у человека – 30%).

Итак, СПИННОЙ МОЗГ – это цилиндрический тяж, сдавлен дорсо-вентрально и лежит в позвоночном канале (занимает 2/3 его объёма):

✓ передняя граница – большое затылочное отверстие

✓ задняя граница – различна:

- у крс – до **4 поясничного** позвонка,
- у свиньи – **6 поясничного**,
- у собаки – **7 поясничного**,
- у лошади – **2 крестцового**,
- у кошки – **3 крестцового**,
- у человека – до **2 поясничного**

❖ **сегмент** – участок спинного мозга с парой нервов

выделяют *шейные, грудные, поясничные, крестцовые* и *хвостовые* сегменты спинного мозга. Их границы, из-за опережающего роста позвоночного столба, не совпадают с позвонками, таких же отделов

Основные функции спинного мозга

1) Рефлекторная: в сером веществе спинного мозга располагается нервными центрами - группа тел нейронов, которые контролируют определенную функцию и осуществляют различные безусловные рефлексы. Нейроны, образующие нервный центр, могут лежать в различных отделах ЦНС. Например, в шейном отделе лежат центры диафрагмальных нервов, нарушение этих центров приводит к расстройству дыхания. В грудном отделе спинного мозга находятся центры, иннервирующие мускулатуру грудной конечности, туловища, поражение этих центров вызывает расстройство движения тех частей тела, которые ими иннервируются. В поясничном отделе располагаются центры иннервирующие мускулатуру тазовых конечностей и брюшной стенки, а в крестцовом – центры мочеиспускания, дефекации, эрекции, деятельности матки. Все центры спинного мозга находятся под контролем центров головного мозга.

1) Проводниковая – спинной мозг это мощная система проводящих путей. Проводящие пути бывают основными, центростремительными и центробежными.

а) Основные проводящие пути (более древние с точки зрения филогенеза) связывают отделы самого спинного мозга и лежат рядом с серым мозговым веществом во всех трех канатиках.

б) Центростремительные (афферентные, восходящие, чувствительные) пути связывают периферию тела с головным мозгом и проводят нервные импульсы от кожного покрова, скелетных мышц, суставов... в головной мозг.

в) Центробежные (эфферентные, нисходящие, двигательные) пути проводят нервные импульсы от головного мозга к периферии тела.

Наиболее древнее эволюционное происхождение имеют спинотектоталамический и вестибулоретикулоспинальный пути, а наиболее молодыми являются пирамидные тракты, которые появляются у птиц и млекопитающих. Размер тракта увеличивается в ряду млекопитающих, тесно коррелируя с развитием моторной активности вида и со способностью к тонким дифференцированным движениям конечностей.

Оболочки спинного мозга

Спинной мозг помещается в позвоночном канале и покрыт оболочками, между которыми имеются щелевидные пространства, содержащие ликвор (спинномозговую жидкость), что создает хорошую защиту для нежного мозгового вещества. Оболочки спинного мозга переходят в оболочки головного мозга. Мозговых оболочек три: наружная – твердая, средняя – паутинная и внутренняя – мягкая (сосудистая).

Мозговые оболочки

Наружная – твёрдая

Dura mater spinalis

Cavum subdurale

Средняя – паутинная

arachnoidea spinalis

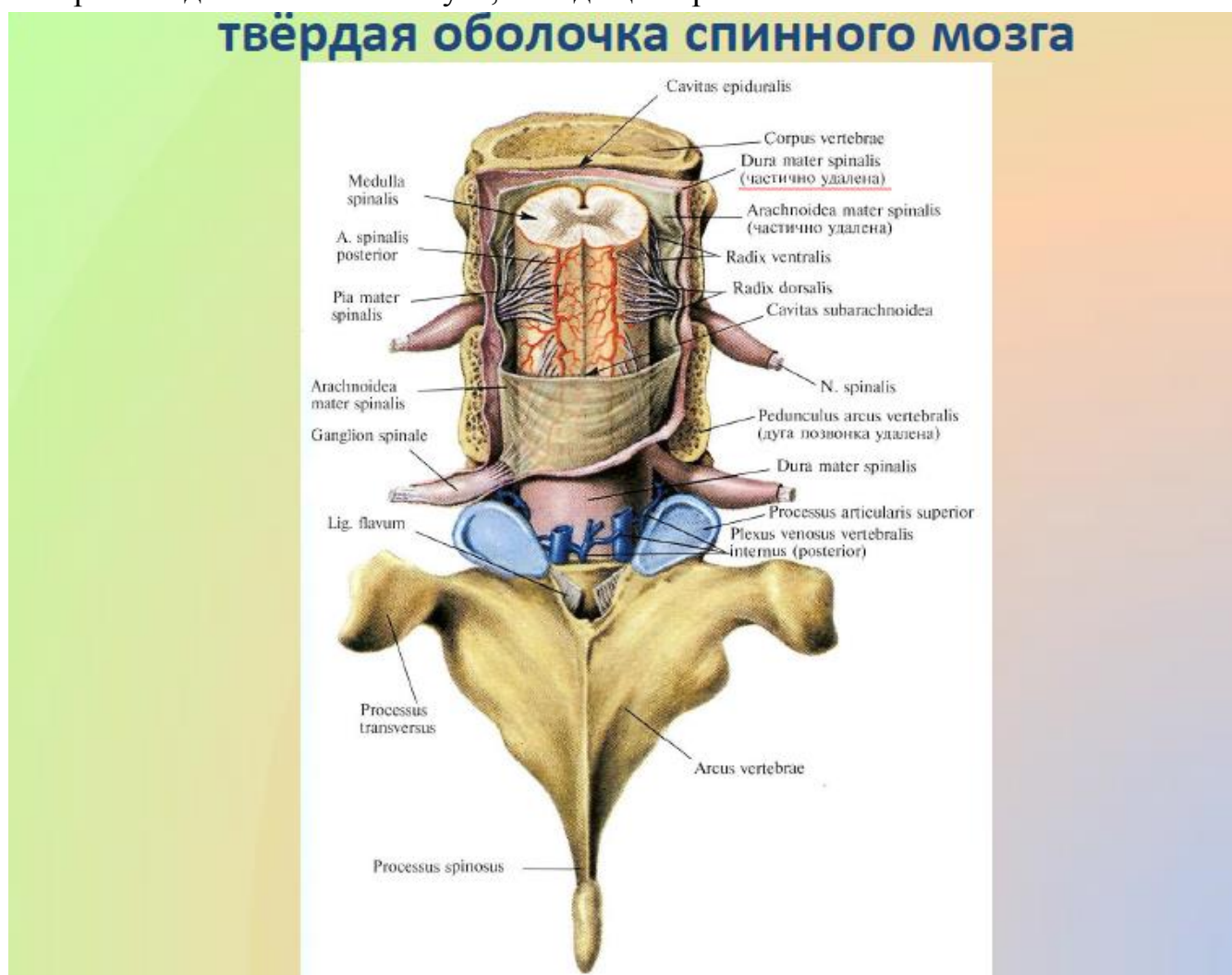
Cavum subarachnoideale

Внутренняя – мягкая

pia mater spinalis

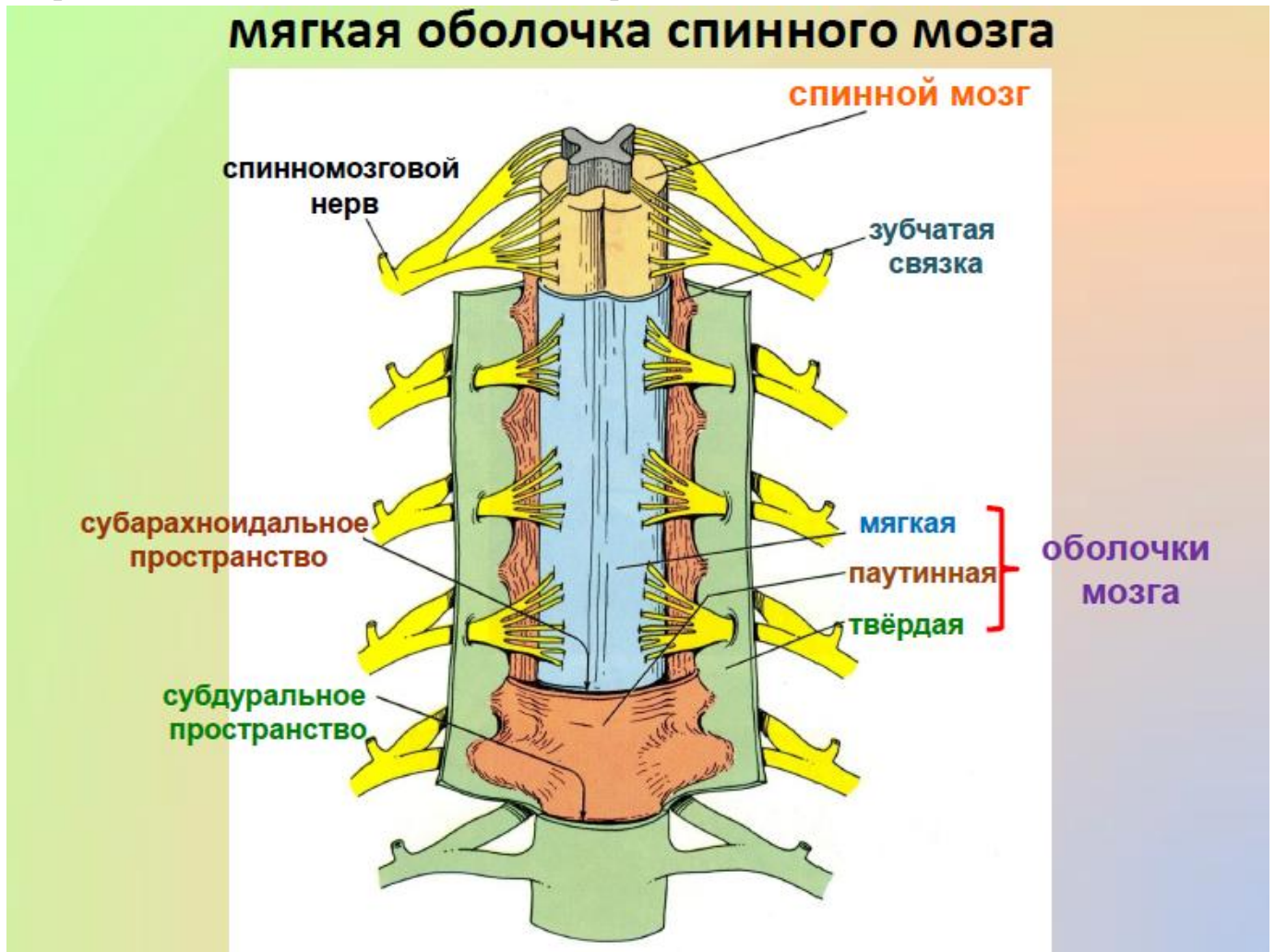
Твёрдая мозговая оболочка построена из плотной соединительной ткани и образует своеобразный мешок вокруг спинного мозга. Между нею и позвоночным каналом (надкостницей) формируется эпидуральное пространство, заполненное рыхлой соединительной тканью с большим количеством липоцитов. В нем лежат вентрально два венозных синуса, отводящие кровь от спинного мозга и позвонков.

твёрдая оболочка спинного мозга



Паутинная мозговая оболочка очень нежная, тонкая и прозрачная, состоит из рыхлой соединительной ткани. От твердой оболочки она отделена щелевидным субдуральным пространством, а от мягкой подпаутинным пространством, заполненными ликвором. Оболочка образует вокруг спинного мозга футляр и соединяется с твердой мозговой оболочкой с помощью проходящих сосудов и выходящих нервов, а с мягкой оболочкой - с помощью отдельных групп коллагеновых волокон.

Мягкая (сосудистая) оболочка построена из рыхлой соединительной ткани и содержит большое количество кровеносных сосудов и снабжена нервами, она очень прочно срастается с мозгом. На боковых поверхностях образует боковые связки спинного мозга. От этих связок между нервами простираются 28-30 зубовидных связок. Основанием последние обращены к мозгу, а вершинами прикрепляются к твердой оболочке, подвешивая, таким образом, мозг.



Общие структуры ЦНС

1) Ретикулярная формация (formatio reticularis) или сетчатое образование впервые возникает у рыб и представляет собой скопления крупных нервных клеток, окруженных многочисленными волокнами, идущими в различных направлениях. Образования ретикулярной формации располагаются в промежуточном, среднем и продолговатом мозге, а так же в шейной части спинного мозга. Нейроны ретикулярной формации получают импульсы от всех рецепторов и постоянно находятся в активном состоянии.

Ретикулярная формация состоит из нисходящего и восходящего отделов. Нисходящий отдел оказывает как активирующее, так и тормозящее влияние на рефлекторную деятельность спинного мозга. Этот отдел влияет так же на функцию внутренних органов, изменяя деятельность автономной нервной системы. Восходящий отдел оказывает активирующее влияние на кору больших полушарий. Он влияет на процессы возбуждения и торможения, на сон и бодрствование, на образование условных рефлексов. С ретикулярной формацией связано проявление различных эмоций (ярость, страх, удовольствие и т.д.).

2) **Лимбическая система** (лат. *Limbus* – кайма) представляет собой структуры головного мозга, которые контролируют эмоциональное поведение, и обеспечивают приспособление организма к условиям внешней среды. В состав лимбической системы входят обонятельная луковица, обонятельный тракт, обонятельный треугольник, сосцевидные тела, гиппокамп, миндалевидное тело, свод и т.д.

Лимбическая система принимает участие в регуляции процессов обмена веществ, эндокринных функций, способствует поддержанию гомеостаза, влияет на сердечно-сосудистую пищеварительную, дыхательную системы. С лимбической системой связано пищевое и половое поведение животных. Имеются данные, что поражения гиппокампа и других лимбических структур вызывают нарушения памяти.