

636
П-576

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР

ОБЪЕДИНЕННЫЙ УЧЕНЫЙ СОВЕТ ИНСТИТУТОВ ЗООЛОГИИ
И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

Кандидат биологических наук, доцент Г. А. ПОПКОВА

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
НЕРВНЫХ СТРУКТУР СПИННОГО МОЗГА
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
И ЛАБОРАТОРНЫХ ЖИВОТНЫХ**

(Сравнительное морфологическое исследование)
099 — гистология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

АЛМА-АТА, 1968

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР

ОБЪЕДИНЕННЫЙ УЧЕНЫЙ СОВЕТ ИНСТИТУТОВ ЗООЛОГИИ
И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

636
П 576

На правах рукописи

Кандидат биологических наук, доцент Г. А. ПОПКОВА

1961

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
НЕРВНЫХ СТРУКТУР СПИННОГО МОЗГА
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
И ЛАБОРАТОРНЫХ ЖИВОТНЫХ

(Сравнительное морфологическое исследование)
099 — гистология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук



АЛМА-АТА, 1968

Морфологическим исследованиям нервной системы в настоящее время уделяется большое внимание. Работу, начатую Б. И. Лаврентьевым, в области сравнительной гистологии вегетативной нервной системы продолжают Н. Г. Колосов, И. Ф. Иванов, Г. И. Забусов, Е. К. Плечкова и их сотрудники. А. Г. Кнорре и М. Д. Лев дают работы общетеоретического характера по морфологии вегетативной нервной системы; Д. М. Голуб с сотрудниками занимаются общей морфологией вегетативной нервной системы, в том числе и симпатической. Большая работа проделана Т. А. Григорьевой по вопросу иннервации кровеносных сосудов; Е. П. Кононова внесла определенный вклад в изучение морфологии спинного и головного мозга.

Гистохимические исследования нервной системы возглавляются у нас А. Л. Шабашом и его сотрудниками. Труды Э. С. Кацнельсона, Г. А. Коблова, В. В. Тронцкого, М. Р. Руденькой, С. П. Пасько, Л. Б. Левинсон, М. И. Лейкиной, Н. М. Шестопаловой, И. И. Рамнан, В. Г. Елисева, Ю. А. Афанасьевой, Е. Ф. Котовского, Т. П. Радостиной, А. Ф. Никифорова, Б. А. Долго-Сабурова с сотрудниками, А. М. Мурзамадиева и другими, собран значительный материал, свидетельствующий о делении нервных клеток, как о вполне возможном явлении.

По морфологии нервной системы, главным образом периферического ее отдела, имеются работы общетеоретического характера Б. А. Домбровского (1948, 1955, 1956, 1963). Под его руководством выполнены работы Г. К. Конакбаевым (1941, 1948), И. П. Шахворостовой (1948), Г. А. Попковой (1951), Ж. С. Садыковым (1962). Данная работа является продолжением исследований в области морфологии нервной системы указанных авторов¹. Она представляет подготовку монографии по морфологии системы нижней нервной деятельности на основе как литературных данных, так и работ коллектива, критически пересмотревшего материал и создавшего таблицы: туловищных нервов лошади (учебную), воздействия на

¹ В настоящее время в Алма-Ате изучением периферического отдела вегетативной нервной системы птиц занимаются Д. В. Сия, по нервной системе беспозвоночных работает Ю. Кореневич.

организм лошади через первую систему и аналогичную на тело человека (две последние Попкова).

Биоморфологическое направление, с позиций которого нами изучалась морфология спинного мозга, характеризуется трактовкой структур в функциональном освещении, в плане целого организма, и его естественных условиях существования и поведения, то есть в свете павловской физиологии. В наших исследованиях мы руководствовались положениями теории функциональных нервных компонентов (Джонстон, 1910), которая дополнена Б. А. Домбровским (1948, 1956, 1963). Кроме соматических и висцеральных нервных компонентов, ранее установленных на поперечном сечении спинного мозга, автор различает и симпатические компоненты, как нервные элементы мезэнхимы и ее производных, в первую очередь сосудистых. О теории функциональных нервных компонентов, к сожалению, не упоминается в современном руководстве по неврологии (Руководство по неврологии, Кн. I, 1959, кн. II, 1957).

Перед нами стояла задача, пользуясь сравнительным методом исследования, выяснить видовые особенности в морфологии спинного мозга сельскохозяйственных и лабораторных животных в связи с различным строением и функцией иннервируемой периферии, а также с учетом поведения животного, и на основе этого дать топографическую и функциональную характеристику ядер спинного мозга. (В настоящее время Е. Н. Космарская (1966), в противоположность западным нейроэмбриологам, утверждает принцип воздействия периферии на нервные клетки. Мотонейроны спинного мозга развиваются, по ее мнению, под влиянием импульсов от периферических рецепторов). При этом нас интересовал вопрос строения и функции студенистого вещества, а также чувствительных и двигательных компонентов симпатического ядра бокового рога. Используя сравнительный метод, мы считали необходимым отыскать закономерности в топографии и строении нервных структур спинного мозга.

Высшая нервная деятельность протекает в том отделе центральной нервной системы, который представлен собственно головным мозгом, а низшая — в продолговатом и спинном мозгу. В высшем отделе центральной нервной системы осуществляются условные рефлексы, в низшем — безусловные.

В продолговатом мозгу располагаются главным образом центры висцерального отдела нервной системы; в нем протекают безусловные рефлексы со стороны внутренних органов, — преимущественно дыхательной и пищеварительной

систем. В спинном мозгу находятся соматические и симпатические центры. Следовательно, в нем происходят безусловные рефлексы со стороны стенок тела и сосудов.

Настоящая работа посвящена функциональной характеристике нервных структур спинного мозга, в котором протекает низшая нервная деятельность и осуществляются безусловные рефлексы.

Н. М. Якубович (1857), а также Кларк, Дейтерс, Герлах, Гольджи, по Рамон-и-Кахалу (1911), нервные клетки спинного мозга классифицировали по функциональному признаку. Указанные авторы различали **чувствительные** нейроны дорзального рога и двигательные — вентрального рога. Рамон-и-Кахал все клетки спинного мозга разделял на **чувствительные**, двигательные и ассоциативные. В настоящее время клетки дорзального рога считает чувствительными нейронами лишь небольшое число авторов: Г. Ф. Иванов (1949), Г. И. Поляков (1958), О. С. Адрианов и Т. А. Меринг (1959), Г. П. Жукова (1960), Дельма Дж., Дельма А. (1962), Б. А. Домбровский (1963), Ж. С. Садыков (1963), Г. А. Попкова (1964). Причем Г. Ф. Иванов оказался не совсем последовательным в такой трактовке клеток дорзального рога, иногда называя их вставочными. По И. П. Павлову, чувствительная часть рефлекторной дуги, или анализатор, начинается с центростремительного нерва и заканчивается в мозгу воспринимающей (чувствительной) клеткой. Однако Иван Петрович считал недостаточно изученным вопрос о том, из каких клеток состоит центральный путь этой чувствительной части рефлекторной дуги.

Неврологи крайне противоречиво трактуют вопросы морфологии, и особенно функции, вегетативной нервной системы. По выражению Б. И. Лаврентьева (1939, стр. 5), микроскопическая анатомия «автономной» нервной системы «представляет блестящий пример исключительной неразберихи во взглядах». Часть авторов вегетативную нервную систему не разделяет на различные функциональные отделы — симпатический и парасимпатический; выражения «вегетативная» или «симпатическая» нервная система они употребляют как равнозначные. Многие исследователи указывают на функциональные различия симпатической и висцеральной нервной системы, считая, что симпатические центры и нервы иннервируют сосудистую систему. Полученные нами данные подтверждают факт, что симпатическая система иннервирует сосуды и другие производные мезенхимы. Как один из результатов нашего

исследования по этому вопросу, мы приводим схему симпатической рефлекторной дуги. Сама схема и расшифровка ее компонентов отличаются от общепринятых признанием наличия центральных чувствительных нейронов и специфичной областью иннервации.

Одним из основных принципов деятельности нервной системы является принцип реципрокности функции нервных центров. В настоящей работе, показывая некоторые закономерности в расположении нервных структур спинного мозга, мы делаем попытку отыскать и морфологические проявления реципрокности в нервных центрах этого отдела центральной нервной системы. Здесь одним из морфологических показателей реципрокных отношений, на наш взгляд, является дифференциация клеток спинного мозга на ядра; одни из ядер имеют отношение к мышцам — сгибателям позвоночного столба, другие — к разгибателям. Реципрокные отношения между сосудами наружного и внутреннего кругов кровообращения есть результат реципрокности в работе нервных центров симпатической системы.

Диалектический метод познания истины привел нас к необходимости в заключительной части работы выяснить пути наиболее эффективного вмешательства в отправления организма через нервную систему. Мы приводим схему путей воздействия на организм через нервную систему физио-рентгено- и иной терапией. Схема составлена с учетом принципов реципрокности и доминанты в деятельности нервной системы.

МЕТОД, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Основной метод исследования, в своей основе материалистически-диалектический, применительно к морфологическому исследованию, является сравнительным, синтетическим методом (Б. А. Домбровский, 1941). Благодаря использованию этого метода нами в едином целом устанавливаются сходные и различные структуры, степень их сходства и глубина отличий, связь нервных структур спинного мозга с периферией, а также с поведением животных и их отношением к среде обитания. Как дополнительный метод исследования применялся эксперимент.

Для микроскопического исследования получен сравнительный материал, главным образом спинной мозг, от 38 объектов (табл. 1). После хронического опыта с перерезкой большого чревного нерва и дорзальных корешков спинного мозга мате-

Материал, использованный для микроскопического исследования

Вид животного	Кол-во животных	Возраст	Объект исследования
Крупный рогатый скот алатауской породы	9	2 года	Спинной мозг
Крупный рогатый скот алатауской породы	1	плод 8 мес.	Спинной мозг спинальные ганглии
Лошадь	6	1—27 лет 5—10 лет	Спинной мозг
Лошадь	1	плод 9 мес.	Спинной мозг
Верблюд	4	6—10 лет	Спинной мозг
Верблюд	1	10 лет	спинальные ганглии
Свинья	2	1 год	Спинной мозг
Свинья крупной вейской породы	2	6 мес.	Спинной мозг
Свинья казахской гибридной породной группы	2	6 мес.	Спинной мозг
Кабан среднеазиатский дикий	1	4,5 года	Спинной мозг
Собака	5	1—13 лет 4—6 лет	Спинной мозг
Кролик	4	1 год	Спинной мозг

риал был взят от пяти объектов (табл. 2). Для гистохимического исследования на содержание гликогена в нервных клетках использован материал — спинной мозг, спинальные ганглии — двух кроликов (табл. 3).

Методика микроскопического исследования. Импрегнация препаратов азотнокислым серебром с последующим золочением по О. Шульцу. Окраска гистологических препаратов метиленовой синькой по методике Ниссля, гематоксилин-эозинном, по ван-Гизону; часть препаратов окрашена резорцинфуксинном на эластик. На содержание гликогена в нервных клетках спинного мозга применялась гистохимическая методика по А. Л. Шабадашу. Гистологические препараты просматривались под бинокляром при увеличении 2×4 , а также под

Таблица 2

Материал, использованный после хронического опыта — перерезки
большого чревного нерва, перерезки дорзальных корешков спинного мозга

Вид животного	Кол-во животных	Возраст	Эксперимент	Объект исследования
Собака	1	1,5 года	Левосторонняя перерезка большого чревного нерва	Спинальный мозг, спинальные и симпатические ганглии
Собака	1	1 год	Двусторонняя перерезка большого чревного нерва	Спинальный мозг, спинальные и симпатические ганглии
Овца казахской тонкорунной породы	1	6 лет	Правосторонняя перерезка большого чревного нерва	Спинальный мозг, спинальные и симпатические ганглии
Собака	1	4 года	Перерезка дорзального корешка 12-грудного нерва	Спинальный мозг, спинальные ганглии
Собака	1	2 года	Перерезка 9 и 10 дорзальных корешков грудных нервов	Спинальный мозг, спинальные ганглии

Таблица 3

Материал, использованный для гистохимического исследования на гликоген

Вид животного	К-во животных	Возраст	Методика	Объект исследования
---------------	---------------	---------	----------	---------------------

Кролик	2	1 год	По А. Л. Шабдашу	Спинальный мозг, спинальные ганглии
--------	---	-------	------------------	-------------------------------------

микроскопом МБИ-3 и с помощью рисовального аппарата РА-4 зарисовывались. Всего приготовлено около 20 000 препаратов, свыше 500 рисунков. С помощью микроскопа МБИ-6 приготовлены микрофотографии, из них более 100 приведены в диссертации.

Экспериментальная методика. Операция с перерезкой большого чревного нерва производилась на двух собаках и одной овце. В одном случае животное убивалось на седьмые, в другом — на десятые, а в третьем — на двадцатые сутки после операции. Исследовался их спинной мозг, спинальные и симпатические ганглии. Операция с перерезкой дорзальных

корешков производилась на двух собаках. Животные убиты электрическим током на восьмые сутки после операции. Полученный материал — спинной мозг, спинальные ганглии — подвергался микроскопическому исследованию.

АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ И ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ

При сравнительном изучении нервных структур спинного мозга нас в большей степени интересовали следующие вопросы: 1. Зональность спинного мозга. 2. Ядра спинного мозга и области их иннервации. 3. Студенистое (роландово) вещество. 4. Симпатическая нервная система. 5. Проводящие пути и их отношение к ядрам спинного мозга. 6. Некоторые закономерности в расположении нервных структур спинного мозга. 7. Морфологические проявления реципрокности.

1. Зональность спинного мозга

Большинством неврологов изучение спинного мозга проводилось без учета его полярной зональности, так как они исследовали не весь спинной мозг, а лишь некоторые его отделы или сегменты.

О восхождении спинного мозга. В литературе часто встречается утверждение о том, что весь спинной мозг является восходящим. Это явление «восхождения» объясняется до некоторой степени механистически — отставанием роста спинного мозга в целом от роста позвоночного столба. Так, по Стритеру (1911), спинной мозг достигает окончательного развития раньше, чем позвоночник; благодаря тому, что краниальный конец спинного мозга фиксирован, каудальный все более удаляется от соответствующего ему отдела позвоночника (!)

Брувер З. А. (1963), исследуя развитие спинного мозга в корреляции с развитием позвоночника у коровы и свиньи, «восхождение» спинного мозга ставит в связь с редукционными процессами в хвостовом отделе спинного мозга, а также с отставанием роста в длину только каудальных сегментов (последние грудные, поясничные, крестцовые и хвостовые) при значительном удлинении последних крестцовых и хвостовых сегментов позвоночника (стр. 20, 21).

Однако, авторы (С. И. Лебедин, 1936, Аккеркнехт, 1943, Г. А. Попкова, 1951, Ю. Х. Миндубаев, 1957, Ж. С. Садыков,

1962) отмечают, что спинной мозг животных не весь является восходящим. Наряду с восходящими сегментами в спинном мозгу имеются нисходящие и такие, которые не продвигаются ни вперед, ни назад по отношению к соответствующим им ко-стным сегментам. Это — сегменты, «остающиеся на месте».

Восхождение всего спинного мозга у человека общеизвестно. Мы находим его и у собаки. Правда, по длине спинного мозга восхождение выражено не везде одинаково: наиболее восходящие участки располагаются позади утолщений, наименее — перед утолщениями и в областях самих утолщений.

Что касается спинного мозга лошади, верблюда, крупного рогатого скота, свиньи, овцы, козы и кролика, то наши данные позволяют говорить, подобно Лебедкину, о восхождении у этих животных не всего спинного мозга в целом, а только отдельных его областей.

Концентрация нервных элементов в спинном мозгу. В тесной связи с неравномерным восхождением спинного мозга стоит различная длина его сегментов: наиболее длинные сегменты — нисходящие (переходная зона); за ними следуют сегменты, не испытывающие ни восхождения, ни нисхождения (промежуточная зона); самыми короткими сегментами оказываются восходящие, а именно те, которые мы относим к зонам **концентрации соматических нервных элементов** (утолщения спинного мозга).

На укорочение сегментов шейного и поясничного утолщений наряду с другими авторами, указывали Людериц (по Лебедкину), С. И. Лебедкин, Н. П. Шахворостова, Ю. Х. Миндубаев. Они отмечали, что отставание роста спинного мозга в длину особенно выражено в шейном и поясничном утолщениях.

Г. А. Попкова (1951) укорочение спинного мозга ставит в связь с образованием шейного и пояснично-крестцового утолщений, в которых концентрируются нервные элементы. Ю. Х. Миндубаев, работая по скелетотопии спинного мозга лошади, полностью разделял наше мнение по этому вопросу.

Ж. С. Садыков (1962, 1963) укорочение спинного мозга относительно позвоночника связывает с различной функциональной активностью иннервируемой периферии. Он считает, что прогрессирующее увеличение локомоторной роли конечностей и соответственное снижение локомоторной роли туловища и хвоста, являются основными факторами укорочения длины спинного мозга. Относительная длина спинного мозга

у различных млекопитающих определяется наряду с концентрацией сегментов его утолщений и редукцией хвостовых также и изменением длины его грудного отдела (1963, стр. 16). Автор отмечает интересное явление: у летучих мышей, основная локомоторная функция которых падает на передние конечности, грудные сегменты спинного мозга укорачиваются, в среднем, в 4 раза по сравнению с одноименными позвонками и в 1,3 раза по сравнению с сегментами утолщений.

Изучение нами спинного мозга животных, а также ряд других данных (Элленбергер и Баум, 1932, 1943; Э. Виллигер, 1930) свидетельствуют о том, что в сегментах утолщений, связанных с иннервацией конечностей, сконцентрировано наибольшее количество нервных элементов: корешковых нитей, белого и серого вещества. Следует отметить, что в утолщениях помимо концентрации наблюдается и количественное увеличение нервных структур.

Таблицы количественного состава ядер по длине спинного мозга у сельскохозяйственных животных показывают увеличение крупных, а также мелких и средних нервных клеток в утолщениях спинного мозга (в зонах концентрации соматических нервных элементов). Крупные клетки в утолщениях дифференцированы в ядра, количество которых здесь увеличивается; средние и мелкие клетки составляют клеточные тракты.

Развитие вставочных (промежуточных) клеток, или клеточных трактов в зонах концентрации. Многие авторы отмечали, что количество белого и серого вещества и форма последнего на поперечных разрезах различных уровней спинного мозга не одинаковы. Мы также наблюдали, что наибольшее количество серого вещества, как и белого, находится в утолщениях (зонах концентрации); оно постепенно становится тем меньше, чем больше мы удаляемся от зон концентрации. Изменение формы серого вещества по длине спинного мозга у различных животных показано на рисунке.

Обращает на себя внимание тот факт, что одновременно с увеличением количества крупных клеток увеличивается также количество средних и мелких, которые обычно окрашиваются бледно и располагаются в основном на периферии серого вещества или рассеяно в нем. Вальдейер их называл средними и рассеянными клетками; функцию их Тильни и Ридли (1938) считали связующей, а Рид (1940) определил как передаточную. Ч. Шеррингтон и Геринг, по Элиоту (1941, 1943), такие клетки предположительно считали висцеральными.

ми. Якобсон (1908) объединял оба рода клеток под общим названием клеточных трактов. Он отметил, что у человека клеточные тракты, как и студенистое вещество, лучше всего развиты в поясничнокрестцовом отделе спинного мозга. Однако изображение клеточных трактов на его рисунках показывает наилучшее развитие их в сегментах обоих утолщений, а не одного лишь поясничного. Вопрос о роли клеточных трактов указанный автор обошел молчанием.

Следовательно, исследователи мало обращали внимания на средние и мелкие клетки и на закономерность их расположения. Данные наших исследований более определенно указывают на распределение этих клеточных групп: у всех исследованных животных наибольшее количество их находится в зонах концентрации соматических нервных элементов, между этими зонами количество клеток в клеточных трактах резко уменьшается.

Такие клетки получили название интернуциальных (Кунтц 1930, Ллойд 1943). А. Л. Шабадаш (1949) установил в них иной тип углеводного обмена веществ, отличный от обмена корешковых клеток, и этим подчеркнул их своеобразие и обособленность от последних. Результаты нашего исследования согласуются с данными А. Л. Шабадаша: клетки клеточных трактов гликоген не синтезируют.

Такие и подобного им вида клетки некоторые авторы называют спаечными, комиссуральными, пучковыми, промежуточными или вставочными нейронами. Довольно короткие аксоны этих клеток, по Л. В. Блуменау (1925) и другим, выходя из серого вещества, сразу же разделяются на более длинную восходящую и короткую нисходящую ветви, которые идут вдоль мозга, непосредственно прилегая к серому веществу, и прослеживаются не более как на четырех-пяти сегментах. Восходящие и нисходящие ветви, как и отходящие от них в большом количестве коллатерали, заканчиваются на двигательных клетках передних рогов.

Клетки клеточных трактов в рефлекторной дуге являются ассоциативными (вставочными), их осевоцилиндрические отростки и формируют собственные, основные, эндогенные или межсегментные пути.

Функция нейронов клеточных трактов неврологами расценивается по-разному; физиологи же считают, что они участвуют в координации спинномозговых рефлексов. Наше мнение по этому вопросу совпадает с мнением физиологов: сопоставляя морфологические данные, мы приходим к заключению,

что нейроны клеточных трактов принимают участие в координации спинномозговых рефлексов.

Развитие коротких путей в зонах концентрации. Известно, что к серому веществу спинного мозга прилежат пучки коротких волокон, а снаружи от них располагаются более длинные. Однако о коротких межсегментных путях мы знаем почти так же мало, как и относительно вставочных (пучковых) клеток. Между тем многочисленные коллатерали коротких путей, идущие к серому веществу (Блуменау, стр. 70) свидетельствуют о важной роли этих волокон в деятельности спинного мозга.

Наше исследование спинного мозга показывает, что увеличение белого вещества в зонах концентрации идет в основном за счет увеличения коротких межсегментных волокон, непосредственно прилегающих к серому веществу и раздвигающих рога в стороны. Е. Кинен (1929) также отметил, что у млекопитающих дорзальные рога волокнами отодвинуты далеко в стороны; у рыб же волокон здесь значительно меньше и рога лежат близко друг к другу. Одновременно с раздвиганием короткими пучками рогов в стороны удлиняется и истончается комиссура; весьма значительно у крупных, менее — у мелких животных.

По направлению назад и вперед от зон концентрации короткие волокна постепенно убывают: уменьшается вентральное поле дорзальных канатиков, и дорзальные рога располагаются ближе к средней линии; соответственно становятся меньшими и короткие пучки в вентральных канатиках.

В этих суженных местах спинного мозга впереди от поясничного и шейного утолщений проходят только, или преимущественно, длинные пути, цефализирующие нервную систему, то есть, подчиняющие спинной мозг головному.

Сравнение поперечных срезов через дорзальные, вентральные и латеральные канатики в их наиболее расширенных отделах (на уровне восьмого шейного и пятого поясничного сегментов) и наиболее суженных (на уровне третьего шейного и шестого грудного сегментов) показывает, что короткие пучки особенно значительно развиты в поясничном утолщении, или заднетуловищной зоне концентрации соматических нервных элементов. Хорошо развиты короткие пути и в шейном утолщении, или переднетуловищной зоне концентрации, но здесь в известной степени они маскируются мощными длинными пучками (к головному мозгу и от него) в связи с большей цефализацией передней половины тела по сравнению с задней.

О собственном аппарате спинного мозга. Обычно к собственному аппарату спинного мозга, помимо вставочных клеток с их отростками, относят также чувствительные нейроны межпозвоночных узлов и двигательные клетки вентральных рогов (Заварзин и Румянцев, 1946). Некоторые авторы присоединяют сюда и «внутренние» клетки, иначе говоря, клетки второго типа Гольджи (Блуменау, Куленбек и др.).

О проводящих путях собственного аппарата спинного мозга обыкновенно встречаются весьма краткие и не вполне точные данные: «различают очень незначительный задний собственный пучок... и передний собственный пучок» (Заварзин и Румянцев, 1946, стр. 355), в которых проходят отростки (с многочисленными коллатералиями) вставочных, пучковых клеток. У низших позвоночных элементы собственного аппарата спинного мозга распределяются диффузно. У высших животных и человека собственный аппарат дифференцирован значительно больше, особенно в местах, связанных с иннервацией конечностей. Эволюция туловищного мозга, как отметил Заварзин (1941), идет по двум основным путям: по пути дифференциации собственного аппарата и по пути увеличения степени специализации.

Согласно нашим данным, собственный аппарат спинного мозга с большим количеством вставочных клеток и коротких межсегментных путей у исследованных животных лучше всего развит в зонах концентрации соматических нервных элементов (в утолщениях), имеющих теснейшую связь с иннервацией конечностей. Причем, он развит сильнее у крупных животных (лошадь, верблюд), конечности которых более значительно, чем у других животных, развиты в направлении опорно-двигательной функции, и слабее — у мелких (свинья, кролик).

К вопросу о координации спинно-мозговых рефлексов. Утолщения спинного мозга представляют области с более или менее ярко выраженными местными координационными структурами (Л. В. Блуменау, А. А. Ухтомский, 1945), а следовательно, с координацией наиболее примитивного типа во всей центральной нервной системе. Для нас представляет интерес освещение этих областей и расположенных здесь структур с точки зрения выполняемой ими функции в организме как целом.

По А. А. Ухтомскому (1945), старая, доклассическая физиология считала, что координации рефлексов в пределах спи-

ного мозга не происходит. Рефлекторные дуги между собой здесь независимы, поскольку головной мозг в этих рефлексгах не участвует, а в спинном мозгу, самом по себе, нет никаких координирующих механизмов¹.

Так называемая классическая физиология полагала, что «координирующие центры» для спинного мозга находятся в головном мозгу.

В противоположность этим взглядам Блуменау, Бехтерев и другие считали, что координация осуществляется в самом спинном мозгу, и притом не одной клеточной группой, а различными, связанными между собой вставочными нейронами с короткими отростками, коллатерали которых, как отметил Блуменау, особенно многочисленны.

Физиологический эксперимент на животных показал возможность сохранения у них координированных движений после отделения головного мозга. Так, лягушка через несколько минут после декапитации садится и сохраняет нормальное сидячее положение тела, причем положение задней половины тела ничем не отличается от нормального (Ч. Шеррингтон, 1935, стр. 145). У голубя с отделенным головным мозгом, отдел спинного мозга, иннервирующий крылья, крайне беден рефлексами, чем существенно отличается от поясничнокрестцового отдела (тен Кате, Шгоммель и Вальтер, 1937). По Ухтомскому, экспериментальные исследования при изоляции поясничного отдела спинного мозга собаки из-под контроля головного мозга, свидетельствуют о том, что координированное локомоторное поведение конечностей связано с поясничными сегментами спинного мозга.

А. А. Ухтомский считал, что координация есть необходимое условие для осуществления каждого отдельного рефлекса. Соподчинение между рефлексами — это динамическое координирование, слагающееся тут же, перед мотонейронами, по ходу реакции. Указать морфологические места координации каждого отдельного рефлекторного акта, по мнению Ухтомского, — еще не решенная задача. В настоящее время Х. С. Коштовяниц (1957, стр. 462) ставит в качестве одной из центральных задач эволюционной физиологии нервной системы вскрытие путей и способов формирования координаций в спинном мозгу (в филогенезе и онтогенезе).

¹ Встречались и иного рода воззрения: Так, Лотце приписывал спинному мозгу психическую деятельность, а Бете говорил о загадочных силах в спинном мозгу. Однако существенного значения для изучения спинного мозга эти воззрения не имели.

Из нашего исследования вытекает, что наибольшее количество мелких и средних клеток, играющих основную роль в координации, находится в области утолщений. При этом, как уже указывалось, чем крупнее животное и чем больше времени оно проводит в беге, ходьбе и стоянии, а следовательно, чем более специализированы конечности, тем относительно большее количество такого рода клеток и белого вещества отмечается в областях концентрации. Сравнение лошади и верблюда, с одной стороны, свиньи и кролика — с другой, поясняет это соотношение.

Следовательно, указанные зоны концентрации соматических нервных элементов, и особенно заднеуловищная, являются зонами, где координация рефлексов с участием вставочных клеток происходит в больших размерах, чем в каких-либо других отделах спинного мозга, и тем в большей степени, чем лучше развиты конечности в направлении опорно-двигательной функции.

В спинном мозгу различают двоякого рода зональность: во-первых, дорзо-вентральную, проходящую через весь спинной мозг, одинаково через все его сегменты, и ориентированную относительно продольной оси двусторонне симметрично; во-вторых, зональность более или менее полярную, разделяющую спинной мозг вдоль продольной оси на несходные между собой отделы.

Дорзо-вентральная зональность, замеченная еще Гисом, различавшим в спинном мозгу на поперечном разрезе вентральную, основную, пластинку и дорзальную, крыловую, была изучена авторами теории функциональных нервных компонентов (Джонстон, 1910). Согласно этой теории, основная пластинка спинного мозга представляет эффекторное поле, которое в свою очередь разделяется на сомато- и висцеро-эффекторные отделы. Крыловая же пластинка, расположенная дорзально от пограничной борозды, является рецепторным полем, тоже разделяющимся, как и эффекторное поле, на сомато- и висцеро-рецепторные отделы.

Такая трактовка в известной мере устарела, поскольку она не учитывала симпатических (сосудистых) отделов, расположенных в грудопоясничной части спинного мозга, и усложняющих эту, верную лишь в общих чертах, схему (см.: Б. А. Домбровский 1948, 1956, 1963, а также сообщение о симпатической нервной системе в настоящей работе). Дельма Д., (1952) различает в спинном мозгу, как и Джонстон, сомати-

ческую чувствительную зону, висцеральную чувствительную, висцеральную моторную, соматическую моторную. В настоящее время французские неврологи (Дельма Дж., Дельма А., 1962) несколько детализируют эту схему, выделяя в дорзальных рогах зоны экстероцептивных, проприоцептивных и interoцептивных центров, а в вентральных — зоны висцеромоторных и соматомоторных центров.

Зональность второго рода (полярная), в противоположность первой, так и осталась неизученной, хотя первые указания на ее существование были сделаны в конце 80-х годов прошлого века Гаскеллом, одновременно с открытием (Осборном) функционального различия нервных структур. Только Ленгли несколько развил идею Гаскелла (в конце прошлого столетия), установив очаговость в расположении симпатических и парасимпатических центров в головном и спинном мозгу.

В своем исследовании мы учитывали как дорзо-вентральную зональность спинного мозга, так и полярную. Вот как представляется нам полярная зональность. Если взять туловищный мозг в целом (то есть спинной вместе с продолговатым), то в нем прежде всего выступают три зоны концентрации: область так называемой «луковицы» спинного мозга (продолговатый мозг), где локализованы, а частью и сконцентрированы, главным образом ядра вегетативных нервов, относящихся к пищеварительной, сердечно-сосудистой и дыхательной системам; область **шейного утолщения** спинного мозга, или переднеуловоищная зона концентрации соматических нервных элементов, имеющая непосредственное отношение к передним конечностям, где локализованы и сконцентрированы соматические нервные элементы; область **поясничного утолщения** спинного мозга, или заднеуловоищная зона концентрации соматических нервных элементов, стоящая в непосредственной связи с задними конечностями. Зоны концентрации соматических нервных элементов являются, в согласии с данными физиологов (И. М. Сеченов, Шеррингтон, А. А. Ухтомский), зонами «двигательного спинального автоматизма», в них повышена активность не только нервных структур, но и всех других ингредиентов тела (скелета, мышц, кожных производных)¹. Грудопоясничный же отдел спинного мозга содержит

¹ И. М. Сеченов (1866) указывал, что у животных «хотьба» есть движение «автоматическое машинообразное».

характерные только для него симпатические компоненты и может быть назван зоной преимущественного развития симпатических нервных элементов; крестцовый отдел отличается расположением в нем «висцеральных» центров тазового нерва. Следовательно, спинной мозг (или шире — туловищный) представляются разделенным на ряд следующих друг за другом зон, различных не только морфологически, но и функционально.

2. Ядра спинного мозга и области их иннервации

Авторы (Заварзин, 1946, стр. 315, Коштоянц, 1957, стр. 422) отмечают, что в филогенезе и онтогенезе двигательная активность животного имеет ведущее значение в развитии морфологии и функции спинного мозга.

По теории функциональных нервных компонентов (Джонстон) спинной мозг дифференцирован в дорзо-вентральном направлении на области («этажи»): сомато-рецепторную, висцеро-рецепторную, висцеро-эффекторную и сомато-эффекторную. Б. А. Домбровским здесь выделена также область симпатических компонентов (рецепторных и эффекторных). В соответствии с этим в спинном мозгу различаются ядра треугольного рода: соматические, висцеральные и симпатические, как рецепторные, так и эффекторные.

При исследовании спинного мозга, а также и других структур системы нижней нервной деятельности, неврологи за редким исключением, не считают с учением о функциональных нервных компонентах. В результате этого висцеральные и симпатические структуры нервной системы многими авторами объединяются в одно общее понятие «вегетативные», а чувствительные нейроны ядер дорзального рога спинного мозга характеризуются как вставочные, или промежуточные, нейроны. Рефлекторная дуга, согласно таким представлениям, складывается из трех нейронов: чувствительного (в спинальном ганглии), промежуточного, или вставочного (в дорзальном роге спинного мозга), и двигательного (в вентральном роге). Следовательно, не учитывается наличие центрального чувствительного нейрона в дорзальных рогах.

В литературе нет единого мнения в отношении функции студенистого вещества, сетчатого вещества, клеточных трактов, ядра бокового рога, ядер дорзального рога. Ядро Кларка, или дорзальное ядро заднего рога, большинство авторов трактует как воспринимающее мышечно-суставное чувство

всего тела, а центральное ядро — как кожное чувство. О базальном же ядре дорзального рога не упоминается даже в учебниках гистологии (А. А. Заварзин и А. В. Румяшцев, 1946; В. Г. Елисеев, 1963).

Ядра вентрального рога больше привлекали внимание исследователей, и функциональное значение этих ядер полнее освещено в литературе. Так, медиальное ядро вентрального рога Рамон-и-Кахалом, В. М. Бехтеревым, Л. В. Блуменау, Капперсом, а позднее Тзанг-Юй-Чуанем (1961) связывалось с мускулатурой позвоночного столба, а латеральное ядро — с мускулатурой конечностей (Рамон-и-Кахал, Капперс). В. М. Бехтерев, Е. П. Кононова (1959) отмечают, что медиальное ядро разделяется на дорзальную и вентральную группы и находится на протяжении всего спинного мозга¹. По мнению Е. П. Кононовой, эти группы иннервируют короткие и длинные мышцы спины, а латеральное ядро — остальные мышцы. Последнее слабо развито в грудных сегментах, где иннервирует только межреберные мышцы и мышцы стенки живота и сильно развито на уровне шейного и поясничного утолщений, где оно дифференцируется на ряд ядер иннервирующих мускулатуру конечностей.

Ж. С. Садыков (1962, стр. 162—164; 1963, стр. 77, 78) уделил большое внимание ядрам дорзального рога. Он характеризует их как чувствительные ядра.

При изучении ядер спинного мозга нами учитывались его полярная и дорзо-вентральная зональности, а также функциональная активность иннервируемой периферии. При этом рецепторные и эффекторные ядра мы подразделяли на соматические, висцеральные и симпатические, то есть классифицировали их по функциональному признаку, а также устанавливали соответствие в развитии чувствительных и двигательных ядер, и отношение их к иннервируемой периферии.

Соматические ядра находятся во всех сегментах спинного мозга, но особенно значительно развиты в его утолщениях; они иннервируют стенки тела (кожу, мышцы, кости). Висцеральные расположены главным образом в продолговатом мозгу и связаны с иннервацией внутренних органов, их мышц и желез². Симпатические ядра занимают грудопоясничный от-

¹ Блуменау указал, что медно-вентральная группа не изменяется при ампутациях конечностей. Следовательно, она имеет отношение к иннервации туловища.

² В спинном мозгу (в шейном отделе) имеются висцеральные ядра добавочного нерва, опустившиеся сюда из продолговатого мозга.

дел спинного мозга; они имеют отношение к сосудам и другим производным мезенхимы.

Результаты наших исследований позволяют говорить, что в спинном мозгу находятся рецепторные и эффекторные ядра. Кроме того здесь имеются ассоциативные и «интегративные» структуры. К ассоциативным структурам относятся клеточные тракты, короткие межсегментные пучки и сетчатое вещество, к «интегративным» — студенистое вещество дорзального рога.

Соматические ядра

Еще в 19 веке Ф. В. Овсянников, Н. М. Якубович, Кларк, Дейтерс, Герлах классифицировали нервные клетки спинного мозга по функциональному признаку. Авторы различали чувствительные нейроны дорзального рога и двигательные — вентрального рога. Рамон-и-Кахал все клетки спинного мозга разделял на чувствительные, двигательные и ассоциативные. А. А. Заварзин (1941) в спинном мозгу находил ассоциативные нейроны, расположенные в дорзальных рогах, и двигательные — в вентральных.

В настоящее время большинство авторов, как и А. А. Заварзин, считая дорзальные рога чувствительными, нейроны, находящиеся там, называют вставочными или промежуточными, и лишь немногие принимают их за чувствительные (Г. Ф. Иванов, 1949, Г. И. Поляков, 1958, О. С. Адрианов и Т. А. Мерлинг, 1959, Г. П. Жукова, 1960, Дельма Дж., Дельма А., 1962, Б. А. Домбровский, 1963, Ж. С. Садыков, 1963).

Соматические чувствительные ядра располагаются в дорзальных рогах спинного мозга. К ним относятся базальное ядро, ядро Штиллинга-Кларка, интермедиарное медиальное, или промежуточное, центральное. Латеральное и медиальное ядра вентрального рога являются соматическими двигательными.

Базальное ядро дорзального рога (чувствительное). Вальдейер, по Голлеру (1958), базальное ядро классифицировал как верхнюю половину ядра Кларка а Якобсон (1908) к базальному ядру относил и ядро Кларка. Следовательно, по их данным, базальное ядро, как и ядро Кларка, имеет отношение к мускулатуре всего тела. Голлер отметил у овцы базальное ядро на протяжении шейного, грудного и поясничного отделов спинного мозга. В области утолщений, как указывает автор, клетки базального ядра встречаются в большом количестве. К сожалению, он ничего не сказал о функции этого ядра.

У верблюда, по сравнению с лошадей, базальное ядро в шейных сегментах, вне утолщения, представлено меньшим количеством клеток, что, по нашему мнению, можно объяснить слабым развитием и даже редукцией поверхностных мышц шеи у этого животного (Н. Р. Семушкин, 1936). Слабое развитие базального ядра в грудном отделе верблюда связано с ослаблением дыхательной мускулатуры. Ф. М. Мухамедгалиев (1948) отметил, что редукция дыхательной мускулатуры у верблюда достигает высокой степени.

Увеличение базального ядра в заднегрудном отделе спинного мозга лошади мы ставим в связь с усилением развития выдыхательной мускулатуры в каудальной части грудной клетки (Мухамедгалиев). Прогрессивное развитие этого ядра в области поясницы у всех животных, за исключением кролика, идет одновременно с усиленным развитием мускулатуры брюшного пресса.

Наши исследования спинного мозга сельскохозяйственных и лабораторных животных показывают, что базальное (чувствительное) ядро дорзального рога по степени развития соответствует латеральному (двигательному) ядру вентрального рога. Как то, так и другое развиты по всей длине спинного мозга, но преимущественно в сегментах утолщений. Латеральное (двигательное) ядро представлено значительно большим количеством клеток, чем базальное (чувствительное).

Мы считаем, что базальное (чувствительное) ядро воспринимает мышечно-суставное, проприоцептивное чувство. В сегментах утолщений оно иннервирует конечности, вне утолщений — стенки тела (дыхательную мускулатуру, мускулатуру брюшного пресса¹). Дифференциация ядра на группы, а последних — на подгруппы (в утолщениях) связана, на наш взгляд, с дифференциацией мышц на различные функциональные группы (сгибателей, разгибателей, приводящих, отводящих).

Дорзальное ядро дорзального рога, или ядро Штиллинга-Кларка. Большинство авторов считает, что ядро Кларка находится только в грудопоясничном отделе спинного мозга, а в шейном и крестцовом отделах его заменяют клетки Штиллинга. По литературным данным, столб Кларка и клетки Штиллинга связаны с мышечно-суставным чувством всего

¹ На соответствие в развитии базального (чувствительного) ядра латеральному (двигательному) указал Садыков (1962, стр. 163). Однако, находя базальное ядро лишь в области утолщения, функцию этих ядер он связал только с иннервацией конечностей.

тела, а по В. М. Бехтереву, — конечностей, и особенно нижних. Ж. С. Садыков в поясничном отделе спинного мозга нашел одновременно и ядро Штиллинга, и ядро Кларка. Ядро Кларка автор ставит в связь с осевой мускулатурой туловища, а ядро Штиллинга — с поясничными мышцами и мышцами, действующими на тазобедренный сустав.

Наши исследования позволяют считать, что ядро Штиллинга в шейном и крестцовом отделах, а ядро Кларка — в грудопоясничном, иннервируют разгибатели позвоночного столба, ибо эти ядра лучше развиты в местах преимущественного развития разгибателей позвоночного столба (область шеи, холки, поясницы).

У верблюда, по сравнению с лошадью, ядро Штиллинга-Кларка развито слабее во всех сегментах мозга, что можно поставить в связь со слабым развитием длинных мышц разгибателей позвоночного столба у этого животного (Н. Р. Семушкин). Гораздо слабее развито это ядро в шейном отделе спинного мозга верблюда, и нами такое положение ставится в связь со слабым развитием и редукцией разгибателей шеи.

Ядро Штиллинга в шейном отделе спинного мозга собаки развито лучше, чем у других животных, что связано с очень сильным развитием у нее разгибателей шеи. У свиньи белой крупной породы и дикого среднеазиатского кабана, по сравнению с другими животными, в первых шейных сегментах спинного мозга ядро Штиллинга представлено наибольшим количеством клеток. Это обстоятельство необходимо поставить в связь с очень сильным развитием разгибателей головы, наиболее активно работающих при разрывании почвы.

Развитию чувствительного ядра Штиллинга-Кларка соответствует развитие медио-вентральной (двигательной по функции) группы медиального ядра вентрального рога. Можно предположить, что дифференциация ядра Штиллинга-Кларка на группы, а медио-вентральной группы — на подгруппы, стоит в связи с дифференциацией мышц разгибателей позвоночного столба на длинные и короткие.

Промежуточное, или интермедиарное медиальное, ядро (чувствительное). Некоторые авторы считают, что оно дает начало спинномозжечковому вентральному пучку, другие же приписывают ему висцеральную функцию. На наш взгляд, оно иннервирует сгибатели позвоночного столба, так как преобладает в областях, соответствующих сильному развитию сгибателей позвоночного столба (шейный и поясничный отделы спинного мозга). В области груди, где сгибатели слабые,

промежуточное ядро представлено одиночными клетками. У лошади, крупного рогатого скота и верблюда интермедиарное ядро в поясничном отделе содержит меньшее количество клеток, чем в шейном. У собаки интермедиарное медиальное ядро в средней части шейного отдела и, особенно, в поясничном, представлено большим количеством клеток, чем у других животных, что видимо связано с лучшим развитием в этих областях сгибателей позвоночного столба.

Наше положение в отношении функции промежуточного, или интермедиарного медиального ядра согласуется с указанием Рамон-и-Кахала о том, что промежуточное ядро и сплетение его коллатералей имеет большое протяжение в шейной и поясничной областях спинного мозга; в грудной они рассеяны.

Промежуточное, или интермедиарное медиальное (чувствительное), ядро в своем развитии соответствует (двигательной) медио-дорзальной группе медиального ядра вентрального рога. Дифференциация медио-дорзальной группы на латеральную и медиальную подгруппы, видимо, происходит в связи с дифференциацией мышц-сгибателей позвоночного столба на длинные и короткие.

Центральное ядро дорзального рога. Л. В. Блуменау, В. М. Бехтерев и другие рассматривают его как воспринимающее кожное чувство; в нем, по Бехтереву, разветвляются коллатерали латерального пучка дорзального корешка, а аксоны клеток центрального ядра направляются в спинноталамический путь. Ж. С. Салыков полагал, что дифференциация спинноталамического пути на боковой пучок, проводящий термическое и болевое ощущения, и передний, который проводит тактильное ощущение, находится в связи с дифференциацией центрального ядра на дорзальную и базальную группы, причем первая воспринимает примитивное кожное чувство — термическое и болевое, а вторая — более сложное дискриминационное чувство — тактильное ощущение.

У исследованных нами животных центральное ядро также дифференцировано на дорзальную и базальную группы. Оно обнаруживается по всей длине спинного мозга, но наиболее развито в сегментах утолщений: хорошо развито ядро в крестцовых и в первых двух шейных сегментах.

Ядро диафрагматического нерва (центр диафрагмы). Данных о местоположении ядра диафрагматического нерва в спинном мозгу сельскохозяйственных животных мы в ли-

тературе не встретили. Г. Ф. Иванов (1949) указал, что диафрагматический нерв происходит у человека из четвертого, третьего, иногда пятого шейных сегментов. А. И. Акаевский (1962) кратко отметил, что диафрагматический нерв у животных образуется из пятого, шестого и седьмого шейных сегментов. Ядро диафрагматического нерва имеет разное протяжение в спинном мозгу исследованных нами животных. Большое количество сегментов оно занимает у собаки (семь — восемь шейных сегментов), меньше — у свиньи (четыре-пять) и у кролика (три). У лошади, верблюда, крупного рогатого скота ядро диафрагматического нерва находится на протяжении шести сегментов. Большим количеством клеток оно представлено у лошади, крупного рогатого скота, собаки, меньшим — у верблюда, свиньи и кролика.

Развитие ядра диафрагматического нерва, несомненно, стоит в связи с различной функцией диафрагмы у животных. По нашим данным, характеризующим топографию и развитие этого ядра, более активно функционирует диафрагма у собаки, лошади, крупного рогатого скота, менее активна она у верблюда, свиньи, кролика. Результаты нашего исследования в основном совпадают с данными М. И. Блехмана (1951) по развитию диафрагмы этих животных.

Висцеральные ядра

Спинальное ядро добавочного нерва. Добавочный нерв является частью блуждающего нерва. Он начинается из двух ядер, одно из которых находится в продолговатом мозгу и дает начало бульбарной части добавочного нерва, другое — продолжение бульбарного ядра в шейном отделе спинного мозга — является началом спинальной части добавочного нерва.

Результаты наших микроскопических исследований по местоположению спинального ядра добавочного нерва у сельскохозяйственных животных в основном совпадают с анатомическими данными С. А. Сагеевой (1963) и нашими по расположению спинальной части добавочного нерва. Спинальное ядро добавочного нерва у сельскохозяйственных животных имеет различное протяжение. У лошади и собаки оно занимает восемь шейных сегментов, у крупного рогатого скота — шесть-семь, у свиньи — шесть, у кролика — пять. У верблюда ядро находится — соответственно протяжению спинальной части добавочного нерва — или только в первом, или в первом и втором, или в первом, втором, третьем и

даже между третьим и четвертым шейными сегментами. Необходимо отметить, что некоторые авторы, исследовавшие верблюда (М. Г. Ерофеев, И. Л. Деев, 1948, так же как и С. А. Сагеева), не находят у него спинальной части добавочного нерва¹. Большим количеством клеток ядро добавочного нерва представлено у лошади, собаки, коровы, меньшим — у верблюда, свиньи и кролика, что видимо связано с различным развитием мышц, иннервирующихся добавочным нервом.

Дифференциацию ядра добавочного нерва на дорзальное и вентральное в продолговатом мозгу отметил Э. Виллигер, а в спинном мозгу Л. В. Блуменау, В. М. Бехтерев. Наши исследования показывают, что спинальное ядро добавочного нерва дифференцируется на дорзальное и вентральное. Первое содержит более мелкие, овальной формы клетки, второе — более крупные неправильной формы.

Г. Ф. Иванов (1949) указал, что в составе добавочного нерва обнаруживаются и чувствительные клетки. Д. М. Голуб (1962) на эмбриональном материале человека отметил по ходу добавочного нерва клеточные массы в виде недифференцированных нейробластов, которые являются продолжением клеточных элементов, формирующих яремный (чувствительный) узел. Р. Н. Шейх-Задэ (1963) в устном сообщении о добавочном нерве остановился на узелках по ходу нерва, в которых, по его мнению, содержатся чувствительные нейроны.

В согласии с литературными данными мы полагаем, что дорзальное ядро добавочного нерва является рецепторным, а вентральное — эффекторным.

Ядра тазового нерва. У всех исследованных животных ядро тазового нерва дифференцируется на дорзальное и вентральное, а последние — на группы. Вблизи центрального канала располагается группа «висперальных» клеток. Дифференциация этого ядра на группы, на наш взгляд, связана с иннервацией различных органов: мочевого пузыря, прямой кишки, половых органов. В согласии с литературными данными мы считаем, что вентральное ядро тазового нерва выполняет эффекторную (двигательную и секреторную) функции, а дорзальное, возможно, рецепторную. В пользу нашего предположения говорят указания В. Н. Черниговского (1960) и Р. А. Дуриняна (1961), о том, что в

¹ Спинальная часть добавочного нерва верблюда описана Г. К. Ко-накбаевым (1941, 1953), Э. Шолем (1963).

составе тазового нерва имеются не только эффлекторные, но и рецепторные волокна.

Сетчатое вещество

Сетчатое вещество спинного мозга располагается в углу между дорзальным и вентральным рогами и является продолжением сетчатого вещества продолговатого мозга. Оно представлено сетевидно расположенными волокнами и клетками. Декслер (1911), Виллигер (1930), а в недавнее время И. П. Сухецкая (1957) отмечали, что в сетчатом веществе проходит боковой пирамидальный путь.

В. Б. Соколов (1956) различал два вида клеток сетчатого вещества: одни крупные, многоотростчатые, другие — меньших размеров, с малым количеством отростков. В сетчатом веществе мы тоже отмечали крупные — мультиполярные и более мелкие — биполярные клетки.

И. П. Сухецкая, И. Д. Боечко, П. Ф. Степанов (1962) отмечали наилучшее развитие сетчатого вещества в шейном и поясничном отделах. Наше исследование показывает, что сетчатое вещество очень хорошо развито в первом шейном сегменте; в сегментах утолщений вместе с увеличением серого и белого вещества большим становится и количество сетчатого вещества.

Волокна рубро-спинального и пирамидальных путей, указывает Капперс (1947), не оканчиваются непосредственно на двигательных клетках вентрального рога. Они имеют окончания на промежуточных клетках, в латеральной части заднего рога. Автор отметил, что окончания пирамидальных путей более многочисленны в шейной и поясничнокрестцовой областях, то есть там, где лучше развито сетчатое вещество.

По Виллигеру, Дьяконову, сетчатое вещество устанавливает связь между отдельными ядрами и сегментами спинного мозга.

Фишель (1960) указывает, что посредством коллатералей сетчатое вещество получает сигналы от всех раздражений, попадающих из коры в спинной мозг, а также от раздражений, поступающих к коре. Оно неспецифически воздействует на клетки вентральных рогов. Леонтович, Жукова (1963) характеризуют сетчатое вещество спинного мозга, а рарво и ствола головного мозга как структуру, выполняющую интегративную функцию.

В согласии с указаниями приведенных авторов, мы поддерживаем мнение об ассоциативной функции сетчатого ве-

щества, которое главным образом связано с боковым пирамидальным путем. Здесь необходимо вспомнить теорию зарубежных авторов (Бродал, 1964) о доминирующей роли ретикулярной формации ствола мозга в регуляции сознания. Отечественные ученые (Саркисов С. А., 1964) показали доминирующую роль коры больших полушарий в процессе сознания.

3. Студенистое (роландово) вещество

Студенистое вещество дорзального рога спинного мозга впервые различил Роландо, в честь которого оно и названо роландовым веществом. Автор рассматривал его как мозговое вещество студенистого вида.

Рамон-и-Кахал (1893), применяя методику серебрения, нервные клетки студенистого вещества с морфологической точки зрения разделил на три вида, которые соответствуют его концентрическим слоям:

1. Горизонтальные (пограничные) крупные клетки;
2. Пирамидальные (веретеновидные) самые мелкие;
3. Звездчатые (клетки неправильной формы).

В другой работе (1911) этот же автор описал коллатерали студенистого вещества у эмбрионов мыши и птиц, считая, что наблюдать источник коллатералей студенистого вещества у взрослых животных очень трудно. Рамон-и-Кахал установил, что коллатерали, разветвляющиеся в студенистом веществе, являются производными задних корешков; коллатерали, проходящие через студенистое вещество и не вступающие в контакт с его клетками, разделяют его на дольки, или сегменты. В каждой дольке имеются густые сплетения сильно ветвящихся дендритов клеток студенистого вещества. Автор показал, как толстые волокна заднего корешка отдают многочисленные коллатерали, которые разветвляются на длинные нити, охватывающие тела или дендриты перикорнуальных клеток.

В литературе существуют противоречивые взгляды на появление, развитие и функцию студенистого вещества. Так, Капперс (1920) отметил, что студенистое вещество имеется у рептилий и птиц, причем оно ограничено главным образом самым верхним отделом шейного мозга (спинальное ядро тройничного нерва). В 1932 г., ссылаясь на Кинена (1929), этот автор указал, что у птиц в задних рогах преобладает мелкоклеточный отдел, аналогичный студенистому веще-

ству высших животных. По сравнению с низшими позвоночными у млекопитающих студенистое вещество развито лучше. У последних оно имеется на протяжении всего спинного мозга и преобладает в развитии в шейном и поясничном утолщениях, то есть там, где сконцентрированы нервные клетки и волокна. Кинен отметил сильное развитие студенистого вещества у некоторых рыб, в то время как А. А. Заварзин (1950) считал, что оно появляется только у млекопитающих и человека.

Кунти (по Риду) рассматривал студенистое вещество как связующее ядро заднего рога, а Якобсон считал его собственным, чувствительным ядром заднего рога. Кинен поддерживал взгляд Ренсона, который студенистое вещество относил к примитивной чувствительности. Капперс (1947) тоже считал, что студенистое вещество воспринимает примитивное, кожное чувство. Капперс отмечал, при этом, что оно достигает весьма значительного объема в поясничном отделе спинного мозга человека и некоторых копытных (антилопы, по Биаху, 1908). Сано (1909) предполагал, что студенистое вещество заднего рога является чувствительным ядром вегетативной нервной системы.

И. С. Беритов (1948), исходя из физиологических данных, считал, что студенистое вещество заднего рога спинного мозга выполняет объединяющую функцию. По данным Т. К. Иоселлиани (1961), раздражение студенистого вещества заднего рога тормозит двигательные рефлексы спинного мозга. При этом, указывает автор, возбуждение клеток студенистого вещества усиливается, как усиливается и их тормозящее влияние на промежуточные и двигательные нейроны.

Известно, что задние корешки спинного мозга имеют два пучка волокон: латеральный — состоящий из более тонких волокон, и медиальный — из более толстых¹. Бехтерев отметил и расположенный между ними промежуточный пучок; по его мнению, медиальный пучок волокон заднего корешка проводит мышечно-суставное чувство, а латеральный — кожное и сосудистое. От медиального пучка отходят коллатерали к базальному ядру, по Бехтереву, а также к ядру Кларка и промежуточному ядру — по Рамон-и-Кахаду и Эрлицкому; от латерального пучка — к центральному ядру заднего рога и боковому рогу (Бехтерев, Эрлицкий). Колла-

¹ Эрлицкий, Бехтерев считал, что латеральный пучок появляется в эмбриональном развитии позднее, чем медиальный.

терали студенистого вещества, которые оканчиваются на его клетках, являются, по Рамон-и-Кахалу, производными как медиального, так и латерального пучков заднего корешка. Большая часть толстых коллатералей медиального пучка, по мнению этого автора, имеет свои окончания на клетках внутренних сегментов студенистого вещества, меньшая — на наружных.

В. М. Бехтерев считал установленным, что медиальный пучок заднего корешка проводит мышечно-суставное чувство. В согласии с ним мы полагаем, что толстые коллатерали студенистого вещества, отходящие от медиального пучка, передают мышечно-суставное чувство. Большая часть коллатералей, идущих к внутренним сегментам студенистого вещества, проводит мышечно-суставное чувство конечностей, показателем чего является сильное увеличение в области утолщений спинного мозга, именно внутренних сегментов студенистого вещества, а также увеличение толстых пучков коллатералей, пересекающих его медиальную часть.

Учитывая, что от латерального пучка заднего корешка отходят коллатерали к центральному ядру заднего рога, известному как ядро, воспринимающее кожное чувство, а также к ядру бокового рога, в котором расположены симпатические центры, и данные В. М. Бехтерева о том, что латеральный пучок проводит кожное и сосудистое чувства, — мы полагаем, что тонкие коллатерали студенистого вещества, отходящие от латерального пучка, являются проводниками чувствительности и кожи, и сосудов.

Изменения студенистого вещества по длине спинного мозга позволяют говорить о том, что его медиальная часть связана с мышечно-суставным чувством конечностей и туловища, латеральная — с кожным и сосудистым.

Ряд авторов серое вещество мозга разделяет на две морфологические категории. Первая из них имеет вид ядерного, или узлового, скопления нервных клеток более или менее однородного строения (двигательные ядра черепно-мозговых нервов, ядра передних или боковых рогов серого вещества спинного мозга). Эта ядерная морфологическая категория представляет, по Заварзину (1941), низший уровень интеграции. Вторая категория представляет собой форму послойного расположения разнотипных нейронов или экранного расположения нервных клеток (по Заварзину), как например, кора мозжечка, верхние бугры четверохолмия, кора больших полушарий; экранные структуры осуществляют

высшие интегративные функции. Студенистое вещество дорзального рога также имеет послойный (в нем три слоя нервных клеток), экранный тип строения.

А. Л. Шабадаш как в нервных клетках структур экранного характера, так и в нервных клетках студенистого вещества отметил отсутствие гликогена. Аналогичная картина студенистого вещества была установлена и нашими исследованиями на гликоген.

Спинной мозг, наряду с продолговатым, по И. П. Павлову (1951, стр. 295), заведует соотношениями и интеграцией частей организма. Интегративная функция спинного мозга осуществляется, по нашему мнению, студенистым веществом дорзального рога (1964). В пользу этого говорит экранное строение студенистого вещества и однотипный с другими интегративными структурами углеводный обмен, а также преимущественное развитие студенистого вещества в утолщениях — в местах расположения центров, иннервирующих конечности. В студенистом веществе происходит интеграция мышечно-суставного, кожного и сосудистого чувств.

Жукова Г. П. (1966) полагает, что студенистое вещество является образованием анализаторно-синтезирующего типа протопатической чувствительности внутренних органов, кожи и мышц.

4. Симпатическая нервная система

Существует два основных направления в изучении симпатической нервной системы. Авторы одного направления, считая сходными по строению симпатический и висцеральный отделы вегетативной нервной системы, не разделяют ее на разные по функции отделы (Г. Ф. Иванов, А. А. Заварзин и А. В. Румянцев, Ю. М. Жаботинский и др.).

Некоторые исследователи этого направления, как отечественные, так и зарубежные, при изучении симпатической нервной системы, не учитывают теории функциональных нервных компонентов. Они продолжают, или повторяют учение Ленгли, отрицая наличие чувствительных нейронов в симпатическом отделе нервной системы. Другие исследователи указывают на функциональную разницу симпатической и висцеральной нервной системы и считают, что симпатические центры и нервы иннервируют сосудистую систему (Брэк, Л. В. Блуменау, Б. Н. Могильницкий, Дельма и Ло, Тинель, Б. И. Лаврентьев, Б. А. Домбровский, Г. К. Конакбаев,

Б. М. Соколов, А. Л. Поленов и А. В. Бондарчук, И. С. Беритов, Т. А. Григорьева, А. И. Акаевский, А. С. Догель (1897) в свое время, наблюдал разветвления симпатических нервов на кровеносных и лимфатических сосудах. В настоящее время авторы, проводившие исследования другими методиками утверждают мнение об иннервации сосудов и др. производных мезенхимы симпатическими, адренергическими нервами (Лассман Г., 1965, Анника Д., Киелл Ф. 1965, Пик, 1966, Марианне, Ехингер В., Фальк В., 1966, Гиллеспии, Кирпекар С., 1966, Говырин В. А. и другие, 1968). Мы подтверждаем мнение авторов о том, что симпатическая система иннервирует сосуды и другие производные мезенхимы.

Г. К. Конакбеев (1941, 1948) отметил аналогию в топографии симпатической нервной системы с кровеносными сосудами. Как сосудистая система подразделяется на париетальные сосуды (сосуды стенок тела) и висцеральные (сосуды внутренних органов), так и симпатическая система, по его мнению, делится на две подсистемы: париетальную (пограничный симпатический ствол с вертебральными узлами и их постганглионарными волокнами) и висцеральную (превертебральные узлы с их постганглионарными волокнами). Постганглионарные волокна вертебральных узлов, отмечает автор, иннервируют сосуды стенок тела, постганглионарные волокна превертебральных узлов — сосуды внутренних органов.

Б. М. Соколов (1943) считал необходимым выделить узлы сосудистых нервов в отдельную систему. Нервы к сосудам стенок тела он называл симпато-соматическими, а к сосудам внутренних органов — симпато-висцеральными. Г. Ф. Иванов (1954) различал нервы сосудов внутренних органов и нервы сосудов тела.

Одним из общих принципов иннервации органов является принцип двойной иннервации — функциональной и сосудистой (Б. А. Домбровский, 1956). Для внутренних органов функциональными нервами являются висцеральные, для стенок тела — соматические. Сосудистые нервы есть нервы симпатические.

Ленгли (1898; 1925) и большинство неврологов считали, что в вегетативной нервной системе чувствительные нейроны отсутствуют. По их мнению, как в симпатическом, так и в парасимпатическом отделах, есть только двигательные нейроны.

Присутствие чувствительных нейронов в вегетативной

нервной системе в настоящее время признают многие авторы. Однако в учебнике физиологии (К. М. Быков и др., 1955) рефлекторная дуга вегетативной системы до сих пор характеризуется как двунейронная, состоящая только из эффекторных нейронов.

Шеррингтон (1935), Н. П. Шахворостова (1948) в спинальных ганглиях, кроме эстерио- и проприорецепторов, отметили и вазорецепторы. Интересным для нас является указание Шеррингтона об отсутствии интраорецепторов (симпатических компонентов — Г. П.) в спинальных ганглиях краниального и каудального отделов тела. Следовательно, в спинальных ганглиях грудного отдела, наряду с экстеро- и проприорецепторами есть и вазорецепторы, что соответствует расположению симпатических центров в этом отделе спинного мозга. За последние годы появились работы (В. И. Ильина 1960; Д. М. Голуб, 1960, 1962), подтверждающие существование чувствительных симпатических нейронов в спинальных ганглиях. В опытах с перерезкой большого чревного нерва, иннервирующего сосуды внутренних органов, мы наблюдали пикноморфные изменения малых, темных клеток спинальных ганглиев, которые, по Н. П. Шахворостовой, являются периферическими чувствительными нейронами симпатической системы.

Симпатическое ядро бокового рога, по данным большинства авторов, располагается в грудного отдела спинного мозга. Однако Ю. Х. Миндубаев (1961), Ж. С. Садыков (1962, 1963) симпатические компоненты нашли и в шейном отделе. Принято считать, что ядро бокового рога содержит или двигательные, или вставочные симпатические нейроны. Оно дифференцируется, как указывали авторы, Гегель, Е. П. Кононова, Ж. С. Садыков на апикальную, дорзальную, вентральную и центральную группы. При исследовании спинного мозга сельскохозяйственных и лабораторных животных, мы также наблюдали дифференциацию ядра бокового рога на группы, причем в вентральной и центральной группах располагаются клетки более крупные, мультиполярные, в дорзальной и апикальной — грушевидные, или овальные, меньших размеров.

Для того, чтобы решить вопрос, какая группа клеток бокового рога связана с иннервацией сосудов внутренних органов, и отростки каких клеток спинальных ганглиев входят в состав большого чревного нерва, нами была сделана операция с перерезкой этого нерва на собаках и одной овце.

После перерезки большого чревного нерва отмечаются, главным образом, на протяжении четвертого-двенадцатого грудных сегментов, в клетках вентральной группы ядра бокового рога дегенеративные изменения пикноморфного характера. Неизменными при этом остаются клетки дорзальной, апикальной и центральной групп. Изменения пикноморфного характера наблюдаются и среди малых, темных клеток спинальных ганглиев соответствующих сегментов*. Следовательно, большой чревной нерв имеет отношение как к малым, темным клеткам спинальных ганглиев, так и к клеткам вентральной группы ядра бокового рога. Иначе говоря, он содержит дендриты малых, темных клеток спинальных ганглиев и аксоны клеток вентральной группы ядра бокового рога.

Интересно отметить, что ядро внутренностного нерва в виде небольшой группы клеток бокового рога описал у человека В. Н. Терновский (В. Н. Терновский и Б. Н. Могильницкий) на протяжении шестого-двенадцатого грудных сегментов; симпатические же центры кровеносных сосудов конечностей, по В. М. Бехтереву и Л. В. Блумену, располагаются в области первых грудных и первых поясничных сегментов, то есть там, где, по нашим данным, лучше развито ядро бокового рога и выражена его апикальная группа.

В литературе распространено мнение, что дорзальные корешки состоят только из чувствительных волокон. Однако о наличии в дорзальных корешках двигательных волокон, берущих начало от клеток бокового рога, имеются сведения у Леношека, Рамон-и-Кахала, В. М. Бехтерева, Г. Ф. Иванова (1945), Л. Я. Пинеса (1957).

Леношек первый открыл двигательные клетки, которые дают волокна в дорзальные корешки; позже их обнаружил Рамон-и-Кахал у курицы. Последний отметил, что эти клетки располагаются вблизи латеро-дорзального двигательного ядра и напоминают двигательные нейроны переднего рога; дендриты длинные, разветвленные идут в различных направлениях, аксон направляется назад и идет параллельно белому веществу бокового канатика, проникает в задний корешок, пересекает спинномозговые ганглии, а затем соединяется с волокнами спинномозговых нервов. Открытие Леношека и Рамон-и-Кахала подтвердили ван-Гехухтен, Мартин, Келликер, Ретциус.

* Перерожденным при этой операции оказался и латеральный пучок дорзального корешка, передающий (по литературным данным) сосудистую чувствительность.



Х. С. Коштыяц (1957, стр. 92) указывает, ссылаясь на данные Люлиеса, на наличие сосудодвигательных, то есть симпатических нервов, проходящих в дорзальных корешках спинного мозга кошки.

Мы на своих препаратах наблюдали, что аксоны мультиполярных клеток вентральной группы (двигательной) ядра бокового рога направляются дорзально, следовательно, идут в дорзальные корешки. Для подтверждения результата морфологического исследования была проведена операция на собаках с перерезкой дорзальных корешков спинного мозга. После перерезки дорзальных корешков спинного мозга отмечались дегенеративные изменения пикноморфного характера в клетках вентральной группы ядра бокового рога¹.

Следовательно, в согласии с литературными данными необходимо отметить, что дорзальные корешки состоят не только из рецепторных волокон. Помимо них здесь имеются и эффекторные симпатические волокна, берущие начало от вентральной группы клеток бокового рога.

Учитывая, что при перерезке большого чревного нерва измененными оказались клетки тоже вентральной группы бокового рога, можно считать, что они являются центральными двигательными симпатическими нейронами, иннервирующими сосуды внутренних органов.

Литературные данные и результаты наших исследований позволяют считать, что в дорзальной и апикальной группах ядра бокового рога находятся центральные чувствительные, симпатические нейроны; нейроны дорзальной группы иннервируют сосуды внутренних органов, нейроны апикальной — сосуды стенок тела.

Клетки вентральной и центральной групп являются центральными двигательными симпатическими нейронами, первые иннервируют сосуды внутренних органов, вторые — сосуды стенок тела. Аксоны клеток центральной группы, проходящие в вентральных корешках, идут в составе белой соединительной ветви к вертебральным ганглиям, постганглионарные волокна которых, в виде серой соединительной ветви, иннервируют, по Г. К. Конакбаеву, сосуды стенок тела. Аксоны клеток вентральной группы, проходящие в дорзальных корешках, тоже идут в составе белой соединительной ветви в

¹ Как и при перерезке большого чревного нерва, контролем служили спинной мозг и спинальные ганглии нормальных взрослых животных, на препаратах которых мы не обнаруживали пикноморфно измененных нейронов.

виде большого, малого внутренностных и других нервов, но уже к превертебральным ганглиям, и их постганглионарные волокна, по Конакбаеву, иннервируют сосуды внутренних органов и головы. По данным Д. М. Голуба и сотрудников, белые соединительные ветви состоят из двигательных и чувствительных нервных волокон. Чувствительные волокна здесь представлены отростками малых, темных клеток спинальных ганглиев.

Итак, в симпатической системе, как и в других отделах нервной системы, имеются чувствительные и двигательные компоненты (периферические и центральные). А симпатическая рефлекторная дуга состоит из периферического чувствительного, центрального чувствительного, промежуточного, центрального двигательного, периферического двигательного нейронов.

Чувствительные периферические нейроны расположены в спинальных ганглиях; это — малые, темные клетки спинальных ганглиев. Чувствительные центральные нейроны представлены апикальной и дорзальной группами ядра бокового рога; в апикальной группе находятся нейроны, имеющие отношение к сосудам стенок тела, в дорзальной к сосудам внутренних органов.

Тела двигательных периферических нейронов к сосудам стенок тела расположены в вертебральных ганглиях, к сосудам внутренних органов — в превертебральных. Двигательные центральные нейроны к сосудам стенок тела представлены центральной группой, к сосудам внутренних органов — вентральной группой бокового рога.

5. Проводящие пути и их отношение к ядрам спинного мозга

Известно, что спинномозжечковый дорзальный путь образован аксонами клеток ядра Штиллинга-Кларка, а спинномозжечковый вентральный — аксонами клеток интермедиального медиального, или промежуточного, ядра. Капперс указал, что спинномозжечковый вентральный путь происходит из поясничного и шейного отделов спинного мозга, то есть из тех отделов, в которых хорошо развито, по нашим данным, промежуточное ядро, а по Рамон-и-Кахалу — обильны коллатерали к нему.

По Капперсу и другим авторам, основная масса нежного пучка (Голля) получает волокна в области поясничного

утолщения, а клиновидного (Бурдаха) — в области шейного утолщения. Рамон-и-Кахал отметил, а мы наблюдали на своих препаратах, что аксоны клеток базального ядра направляются в дорзальные канатики. На основании этого можно говорить, что в образовании нежного и клиновидного путей, кроме коллатералей медиального пучка дорзального корешка, принимают участие и аксоны клеток базального ядра, которое, особенно хорошо развито в сегментах утолщений.

Учитывая функцию ядер спинного мозга, которые дают начало проводящим путям, можно считать, что спинномозжечковый дорзальный путь связан с разгибателями позвоночного столба, спинномозжечковый вентральный — со сгибателями позвоночного столба (мышечно-суставная чувствительность), а нежный и клиновидный — с мышечно-суставной чувствительной иннервацией конечностей и стенок тела (табл. 4). Так функционально связываются четыре спинномозговых пучка.

6. Некоторые закономерности в расположении нервных структур спинного мозга

Соответственно положению медиального пучка дорзального корешка, который передает мышечно-суставное проприоцептивное чувство, и самые ядра мышечно-суставного чувства находятся в медиальной части дорзального рога. Причем, наиболее вентрально располагается чувствительное интермедиарное медиальное ядро, которое иннервирует сгибатели позвоночного столба, дорзальнее — ядро Шиллинга-Кларка, иннервирующее разгибатели позвоночного столба, и еще более дорзально — базальное ядро, которое в утолщениях спинного мозга имеет отношение к мускулам конечностей, а вне утолщений — к мускулатуре стенок тела (респираторно-моторной в том числе мускулатуре брюшного пресса).

Одновременно с дифференциацией чувствительных ядер дорзального рога дифференцируются и двигательные ядра вентрального рога. Так, медиальное ядро вентрального рога, иннервирующее мускулатуру позвоночного столба, дифференцируется на медио-дорзальную и медио-вентральную группы; первая связана с иннервацией сгибателей, вторая — разгибателей позвоночного столба. В утолщениях спинного мозга двигательное латеральное ядро вентрального рога дифференцируется на несколько групп. Они, мы полагаем, как и группы соответствующего ему базального чувствительного ядра, свя-

Таблица 4
Соотношение нервных структур спинного мозга (корешков, чувствительных, двигательных ядер, проводящих путей)

Корешки	Чувствительные ядра	Двигательные ядра	Чувствительные пути	Область иннервации
Медиальный пучок дорзального корешка	Базальное ядро (дорзальная и вентральная группы)	Латеральное ядро (латеро-дорзальная, латеро-вентральная и промежуточная группы)	Нежный и клиновидный	Мышклатура стенок тела, мускулы конечностей
Медиальный пучок дорзального корешка	Ядро Штиллинга — Кларка	Медно-вентральная группа медиального ядра	Спинномозжечковый дорзальный	Разгибатели позвоночного столба
Медиальный пучок дорзального корешка	Интермедлярное медиальное или промежуточное, ядро	Медно-дорзальная группа медиального ядра	Спинномозжечковый вентральный	Сгибатели позвоночного столба
Латеральный пучок дорзального корешка	Центральное ядро дорзального рога (дорзальная и базальная группы)	—	Спинноталамический боковой и вентральный	Кожа (проплатическая и эпикритическая) чувствительность
Между дорзальным и вентральным корешками	Дорзальное ядро дорзального нерва	Вентральное ядро добавочного нерва	—	Трапециевидный и ключично-сосцевидная часть плечевого нервного сплетения
Вентральные корешки	Дорзальное ядро тазового нерва	Вентральное ядро тазового нерва	—	Органы тазовой полости (их мышцы и железы)
Латеральный пучок дорзального корешка	Апикальная группа ядра бокового рога	Центральная группа бокового рога	—	Сосуды стенок тела и сосудов конечностей
Латеральный пучок дорзального корешка	Дорзальная группа ядра бокового рога	Вентральная группа ядра бокового рога	—	Сосуды внутренних органов

заны с различными по функции группами мышц конечностей (сгибателей, разгибателей, приводящих, отводящих).

В соответствии с расположением латерального пучка дорзального корешка, по которому передается кожное и сосудистое («симпатическое») чувство, и центральное ядро дорзального рога, воспринимающее кожное чувство, находится латерально. Так же латерально в интермедиарной зоне располагается симпатическое ядро бокового рога, при этом его дорзальная и апикальная группы, в которых находятся центральные чувствительные нейроны, лежат латеро-дорзально, а центральная и вентральная группы, в которых содержатся центральные двигательные нейроны, располагаются медио-вентрально.

7. Морфологические проявления реципрокности

Принцип реципрокности был открыт И. П. Павловым (1877) на вазомоторных центрах, П. А. Спиро (1870), В. М. Бехтеревым (1895), Н. Е. Введенским (1896), Н. А. Миславским (1898) на локомоторных центрах. По Коштойанцу, все многообразие движений, а также форм ритмической деятельности конечностей покоится на важнейшем физиологическом принципе — реципрокной иннервации, которая является одной из важнейших основ координации движений.

Морфологическим показателем реципрокных отношений в работе нервных центров спинного мозга является дифференциация ядер, которая связана с иннервацией мышц, выполняющих различную функцию. Центры сгибателей и разгибателей позвоночного столба, а следовательно и сами сгибатели и разгибатели, функционируют не одновременно — реципрокно. В соответствии с этим в дорзальном роге дифференцируются чувствительное ядро Шгиллинга-Кларка, которое иннервирует разгибатели позвоночного столба и интермедиарное медиальное, иннервирующее сгибатели позвоночного столба. Дифференциация чувствительных ядер, имеющих отношение к мышцам позвоночного столба, сопровождается дифференциацией и двигательного медиального ядра на медио-вентральную группу к разгибателям и медио-дорзальную — к сгибателям позвоночного столба.

В области утолщений спинного мозга хорошо выражена дифференциация базального (чувствительного) ядра на группы, что по-видимому, связано с дифференциацией мышц конечностей на группы сгибателей и разгибателей и реципрокными отношениями в работе их центров.

Таблица 5

	Клеточные тракты
По литературным данным	Нет функционального освещения. Тильни и Рилли — связующая функция. По данным физиологов — принимают участие в координации рефлексов.
По данным Ж. С. Садыко	Координация спинно-мозговых

Функциональная характеристика нервных структур спинного мозга

Таблица 5

	Студенистое вещество дорзального рога	Сетчатое вещество	Ядра дорзального рога				Ядра вентрального рога		Ядро добавочного нерва	Ядро тазового нерва	Ядро бокового рога	Клеточные тракты
			Базальное ядро	Ядро Штиллинга-Кларка	Интермедиальное	Центральное ядро	Латеральное ядро	Медиальное ядро				
По литературным данным	Сано, Бехтерев — ядро вегетативной чувствительности. Якобсон — собственное чувствительное ядро дорзального рога. Кунтц — связующее ядро дорзального рога. Ренсон, Кинен, Капперс и др. — ядро примитивного кожного чувства. Беритов — по физиологическим данным оно выполняет объединяющую функцию	Висцеральная функция. Ассоциативная функция по Виллигеру, Дьяконову и др. авторам	Мышечное чувство	Мышечное чувство	Висцеральная функция	Кожное чувство	Иннервирует мускулатуру конечностей	Иннервирует мускулатуру туловища, осевую мускулатуру	Висцероэффекторное	Висцероэффекторное	Вставочные или двигательные, суживающие нейроны	Нет функционального overshoot. Тильни и Рилли — связующая функция. По данным физиологов — принимают участие в координации рефлексов.
По данным Ж. С. Садыкова (1962)	Ядро кожной чувствительности и координации мышечно-суставного чувства	—	Проприоцептивное ощущение от мышц-конечностей	Ядро Кларка — чувствительное (осевых мышц туловища). Ядро Штиллинга — чувствительное (поясничных мышц и мышц, действующих на тазобедренный сустав).	—	Кожное чувство	Иннервирует мускулатуру конечностей	Иннервирует мускулатуру туловища	—	—	Двигательные нейроны кровеносных сосудов. Ретикулярная группа — сосуды внутренних органов, апикальная — сосуды конечностей, базальная — сосуды стенок тела. Боковое ядро дорзального рога — чувствительные симпатические нейроны	Координация спинно-мозговых рефлексов (1962)
По данным последователя И. И. Ивни	Выполняет «интегрирующую» функцию в пределах спинного мозга (1964)	Ассоциативная функция (в согласии с авторами)	Мышечно-суставное чувство конечностей и мускулатуры стенок тела (дыхательная мускулатура, брюшного пресса)	Чувствительное ядро, имеющее отношение к разгибателям позвоночного столба	Чувствительное ядро, имеющее отношение к сгибателям позвоночного столба	Ядро кожного чувства	Иннервирует мускулатуру конечностей и мускулатуру стенок тела (дыхательную мускулатуру, брюшного пресса)	Медио-дорзальная группа иннервирует сгибатели, медио-вентральная — разгибатели позвоночного столба)	Дифференцируется на висцерорецепторное и висцероэффекторное	Дифференцируется на «висцеро» рецепторное и «висцеро» эффекторное	Чувствительные нейроны к сосудам внутренних органов — дорзальная группа ядра бокового рога. Чувствительные нейроны к сосудам стенок тела, включая сосуды конечностей — апикальная группа; двигательные нейроны к сосудам внутренних органов — вентральная группа; двигательные нейроны к сосудам стенок тела — центральная группа	Координация спинно-мозговых рефлексов (1951, 1964)

Реципрокные отношения между сосудами наружного и внутреннего кругов кровообращения являются результатом реципрокности в работе нервных центров симпатической системы. Здесь морфологическим проявлением реципрокности является дифференциация ядра бокового рога на группы дорзальную чувствительную и вентральную (двигательную), иннервирующие сосуды внутренних органов, а также апикальную (чувствительную) и центральную (двигательную), иннервирующие сосуды стенок тела. Морфологическим показателем реципрокности является и дифференциация периферических структур симпатической системы. Так, по литературным данным, пограничный симпатический ствол дифференцируется на тяжи вертебральный — к сосудам стенок тела и превертебральный — к сосудам внутренних органов (Г. К. Конакбеев, Б. М. Соколов).

В заключение настоящего раздела считаем необходимым привести таблицу функциональной характеристики нервных структур спинного мозга (табл. 5).

Пути воздействия на организм через нервную систему¹

Объективный метод познания истины привел нас к необходимости, в заключение работы, выяснить пути наиболее эффективного вмешательства в отправления организма через нервную систему.

Знакомство с литературой по этому вопросу показало, что физические факторы влияют в первую очередь и преимущественно на нервную систему, что физиологические основы отечественной физиотерапии сложились на позициях нервизма. Однако, применение физио- и рентгенотерапии часто устанавливается эмпирически и не всегда имеет достаточные морфофизиологические обоснования.

Вся деятельность нервной системы происходит на основе реципрокности, или сопряженности, а также доминанты в работе нервных центров. Согласно этим принципам --- при возбуждении одних нервных центров (получающих наибольшее раздражение), одновременно тормозятся другие, действующие с ними «сопряженно», альтернативно.

Воздействовать на организм через нервную систему физио-рентгено- и иной терапией необходимо с обязатель-

¹ Теоретические данные этой главы, как нам известно, использованы клиницистами (В. В. Варников, 1957) и экспериментаторами (В. М. Иношин).

ным учетом реципрокности и доминанты в работе нервных центров: нужно также учитывать дозировку физического агента, интервалы между процедурами, своеобразное воздействие на организм различных физических агентов, функциональное состояние нервной системы и другие факторы. Воздействие можно проводить как через центральную нервную систему, так и через периферическую. Мы предлагаем схему путей воздействия на организм через соматический, висцеральный и симпатический отделы, как через центральные, так и через периферические нейроны.

Во всех случаях воздействия на организм через нервную систему, при учете местонахождения центральных нейронов висцерального отдела нервной системы (блуждающего нерва) в ядрах продолговатого мозга, нельзя забывать, что в последнем располагаются и другие жизненно важные центры. Поэтому воздействовать лучше или через симпатический отдел нервной системы, на его центральные или периферические нейроны, или на периферические двигательные нейроны висцерального отдела нервной системы.

На органы грудной полости (сердце, легкие) воздействие возможно как через висцеральный отдел нервной системы — блуждающий нерв, — так и через симпатический, иннервирующий сосуды в этих органах, действуя при этом или на центральные, или на периферические, эффекторные нейроны этих отделов. Через висцеральный отдел нервной системы воздействие возможно непосредственно на стенку органа, то есть, действуя на интра- и адмуральные нервные узлы и сплетения (периферические нейроны). Через симпатический отдел нервной системы можно воздействовать или в области первых грудных сегментов спинного мозга — первый—шестой грудные, следовательно на симпатические центры, от которых идут нервы к сосудам органов грудной полости, или же в области расположения каудального шейного узла, где находятся периферические нейроны симпатического отдела нервной системы к тем же сосудам органов грудной полости.

На органы брюшной полости (желудок, кишечник, железы) можно применить физио-рентгено- и иную терапию подобным же образом, — как через висцеральный отдел нервной системы, так и через симпатический. Можно воздействовать на периферические нейроны висцерального отдела нервной системы — клетки интрамуральных сплетений, — применяя процедуру на стенку органа: желудка, кишечника и т. д. Воздействовать на органы брюшной полости через центры

симпатического отдела нервной системы, необходимо с учетом расположения последних в нижних (последних) грудных сегментах спинного мозга — седьмой—двенадцатый сегменты. Кроме того, возможно воздействие и на предпозвоночный, полунунный узел, где находятся периферические нейроны симпатического отдела нервной системы, посылающие постганглионарные волокна к сосудам желудка, большей части кишечника и желез.

На органы тазовой полости (прямая кишка, часть мочеполовых органов) применение физио-рентгено- и другой терапии возможно через крестцовый отдел спинного мозга, где находятся ядра тазового нерва — центральные нейроны «висцерального» отдела нервной системы этой области. Терапевтический эффект при непосредственном воздействии на стенку органа происходит через интра- и адмуральные сплетения или через периферические нейроны.

Центры симпатического отдела нервной системы, откуда идут нервы к сосудам органов тазовой полости, располагаются в области первых, верхних поясничных сегментов, а периферические двигательные нейроны этого отдела находятся в нижнем (каудальном) брыжеечном узле, что необходимо учитывать при воздействии на органы тазовой полости через симпатический отдел нервной системы.

Воздействие на нервную систему при заболевании органов грудной, брюшной и тазовой полостей мы представляем, исходя из принципов реципрокности и доминанты в работе нервных центров. При воздействии малыми или средними возбуждающими дозами на центральные или периферические нейроны (в последнем случае действие будет дифференцированным) висцерального отдела нервной системы, мышцы внутренних органов, а также железы приходят в деятельное состояние; в это время центры симпатического отдела нервной системы реципрокно тормозятся или угнетаются, и, как результат этого, сосуды внутренних органов расширяются. При воздействии на симпатический отдел нервной системы этих областей возбуждающими дозами эффект будет противоположный: сосуды внутренних органов сузятся, а перистальтика кишечника и деятельность желез затормозится, замедлится.

При терапевтическом воздействии на конечности верхние (передние) и нижние (задние), необходимо учитывать расположение нервных центров соматического (функционального) и симпатического (сосудистого) отделов нервной системы, дающих нервы к конечностям. Область воздействия на верх-

ние (передние) конечности через центральные нейроны соматического отдела нервной системы находится от пятого шейного сегмента до первого грудного (шейное утолщение), на нижние (задние) — от второго поясничного до первого крестцового (поясничное утолщение). Воздействие через симпатический отдел нервной системы на конечности возможно при учете расположения симпатических центров в спинном мозгу. Для верхних (передних) конечностей они располагаются с четвертого по девятый грудной сегмент, для нижних конечностей — в нижних (последних) грудных и верхних (первых) поясничных сегментах спинного мозга. Периферические нейроны симпатического отдела нервной системы для конечностей располагаются в соответствующих позвоночных узлах пограничного симпатического ствола.

Таким образом влиять на организм через нервную систему можно непосредственно воздействием на нейроны рефлекторной дуги (периферические и центральные). Но можно действовать и на рецепторы с учетом расположения рефлексогенных зон.

В заключение необходимо отметить, что при воздействии на организм через нервную систему экспериментаторы и клиницисты должны учитывать как функциональную топографию центральных и периферических нейронов, так и основные принципы деятельности нервной системы — реципрокность и доминанту.

ВЫВОДЫ

1. Утолщения спинного мозга являются местами локализации, концентрации, а вместе с тем и количественного увеличения соматических нервных элементов: корешковых нитей и нервных клеток как крупных, составляющих ядра, так и средних и мелких, входящих в состав клеточных трактов, серого и белого вещества, особенно коротких, межсегментных волокон, а также студенистого и сетчатого вещества. Явления локализации, концентрации и количественного увеличения нервных элементов в утолщениях спинного мозга связаны с активной функцией конечностей, чувствительные и двигательные центры иннервации которых находятся в этих утолщениях.

2. Места локализации, концентрации и количественного увеличения соматических нервных элементов являются, в согласии с данными физиологии, областями «локомоторного»

или «спинального автоматизма», то есть, областями сосредоточения и усложнения процессов элементарной координации кожно-мышечных и особенно мышечно-суставных рефлексов. Первые структуры здесь лучше выражены у тех животных, у которых значительно развиты и специализированы конечности. Следовательно, в соответствии с продолжительностью времени, какое данный вид животного использует для ходьбы, бега, стояния (лошадь, верблюд, крупный рогатый скот, собака).

3. Аналогично тому, как в продолговатом мозгу различают соматические и висцеральные ядра, в спинном мозгу находятся соматические и симпатические ядра. Локализация нервных элементов в спинном мозгу подтверждает и дополняет следующие закономерности: в вентральных рогах располагаются соматические **двигательные** ядра, в дорзальных — соматические **чувствительные**, в боковых рогах — латеродорзально — симпатические **чувствительные**, медиовентрально — симпатические **двигательные**. В спинном мозгу имеются ассоциативные и «интегративные» структуры, которые достигают максимального развития в зонах концентрации. К ассоциативным относятся клеточные тракты, короткие межсегментные пучки, и сетчатое вещество, к «интегративным», — студенистое вещество.

4. Соматические ядра (чувствительные и двигательные) находятся по всей длине спинного мозга, но более значительно развиты в его утолщениях. Симпатическое ядро бокового рога, в котором имеются чувствительные и двигательные группы клеток, располагается в грудопоясничном отделе спинного мозга. Оно лучше развито в тех сегментах, от которых иннервируются сосуды конечностей (первые грудные, последние грудные и первые поясничные).

5. **Чувствительные** ядра дорзального рога в своем развитии обнаруживают известную «симметрию» (соответствие) двигательным ядрам, или группам, вентрального рога. Так, ядру Штиллинга-Кларка соответствует медио-вентральная группа медиального ядра, интермедиарному медиальному — медиодорзальная группа медиального ядра, базальному — латеральное ядро вентрального рога.

6. **Чувствительные** и соответствующие им двигательные ядра по длине спинного мозга связаны со строением иннервируемой ими периферии. Ядро Штиллинга-Кларка и медиовентральная группа лучше выражены в тех областях, в которых преимущественно развиты разгибатели позвоночного столба;

интермедиарное медиальное ядро и медио-дорзальная группа — в областях, соответствующих преобладающему развитию сгибателей позвоночного столба; базальное и латеральное ядра — в утолщениях спинного мозга, иннервирующих конечности.

7. У животных, различающихся по образу жизни, ядра спинного мозга выражены неодинаково, что связано с различным развитием, а следовательно, и различной функциональной нагрузкой иннервируемой периферии. Так, у верблюда слабое развитие ядра Штиллинга-Кларка стоит в связи со слабым развитием длинных мышц позвоночного столба (разгибателей). Преимущественное развитие ядра Штиллинга-Кларка в первых шейных сегментах спинного мозга свиньи связано с мощным развитием разгибателей головы у этого животного. В шейном отделе спинного мозга собаки ядро Штиллинга развито лучше, чем у других животных, что находится в связи с очень сильным развитием разгибателей шеи.

8. Полученными данными подтверждается, что симпатическая нервная система иннервирует сосуды и другие производные мезенхимы. И подобно тому, как сосудистая система дифференцируются на парietальные сосуды — сосуды стенок тела, и висцеральные — сосуды внутренних органов, так и связанная с ней симпатическая система дифференцируется на центры и нервы, иннервирующие или только сосуды стенок тела, или только сосуды внутренних органов.

9. Расположение нервных структур спинного мозга показывает определенную закономерность. Соответственно положению медиального пучка дорзального корешка, по которому передается мышечно-суставное, проприоцептивное чувство, чувствительные ядра мышечно-суставного чувства находятся в медиальной части дорзального рога. При этом чувствительное интермедиарное медиальное ядро, иннервирующее сгибатели позвоночного столба, занимает более вентральное положение. Дорзальнее располагается ядро Штиллинга-Кларка, которое иннервирует разгибатели позвоночного столба, и еще более дорзально — базальное ядро, в утолщениях спинного мозга имеющее отношение к мускулатуре конечностей, а вне утолщений — к мускулатуре стенок тела.

10. Одновременно с дифференциацией чувствительных ядер дорзального рога наблюдается дифференциация и двигательных ядер вентрального рога. Двигательное медиальное ядро вентрального рога дифференцируется на медио-дорзальную и медио-вентральную группы; первая связана с иннерва-

нией сгибателей, вторая — разгибателей позвоночного столба. Двигательное латеральное ядро в утолщениях спинного мозга дифференцируется на несколько групп, которые, как и группы соответствующего ему базального чувствительного ядра, видимо, связаны с различными по функции группами мышц конечностей (сгибателей, разгибателей, приводящих, отводящих).

11. Соответственно расположению латерального пучка дорзального корешка, по этому пучку передается кожное и сосудистое (симпатическое) чувство, и ядро, воспринимающее кожное чувство (центральное ядро дорзального рога), находится латерально. Латеро-дорзально же располагаются дорзальная и апикальная группы ядра бокового рога, в которых находятся **центральные чувствительные** нейроны, медио-вентрально — центральная и вентральная группы этого ядра, в которых содержатся **центральные двигательные** нейроны.

12. Учитывая функцию **чувствительных** ядер спинного мозга, дающих начало проводящим путям, можно считать, что спинномозжечковый дорзальный путь связан с разгибателями позвоночного столба, а спинномозжечковый вентральный — со сгибателями позвоночного столба (мышечно-суставная чувствительность); нежный и клиновидный пучки имеют связь с мышечно-суставной чувствительной иннервацией конечностей и стенок тела.

13. Морфологическим проявлением реципрокности в работе нервных центров спинного мозга является дифференциация **чувствительных** клеток дорзального рога и двигательных клеток вентрального рога на ядра и группы, имеющие отношение к иннервации реципрокно функционирующих сгибателей и разгибателей. Так, в дорзальном роге дифференцируются **чувствительные** ядра Штиллинга-Кларка и интермедиарное медиальное. Первое иннервирует разгибатели позвоночного столба, второе — сгибатели. Соответственно и **двигательное** медиальное ядро вентрального рога дифференцируется на медио-вентральную группу к разгибателям и медио-дорзальную — к сгибателям позвоночного столба.

14. Дифференциация симпатического ядра бокового рога на группы — дорзальную (**чувствительную**) и вентральную (**двигательную**), иннервирующие сосуды внутренних органов, а также апикальную (**чувствительную**) и центральную (**двигательную**), которые иннервируют сосуды стенок тела, является морфологическим показателем реципрокных отношений в работе нервных центров симпатической системы. Реципрок-

ность в работе нервных центров симпатической системы отражается на взаимобратных (реципрокных, альтернативных) отношениях между сосудами наружного и внутреннего кругов кровообращения.

Диссертация состоит из трех частей, которые включают восемь глав. Текст диссертации — 340 страниц машинописи, библиографический указатель содержит 563 работы отечественных и иностранных авторов.

В работе 18 иллюстраций (рисунки, микрофотографии, схемы), 20 таблиц, 14 из них в приложении.

Приложение к диссертации — альбом, включающий 220 иллюстраций (7 фотографий, 93 микрофотографии, 120 рисунков).

Список опубликованных работ, в которых освещены основные положения диссертации

1. К сравнительной морфологии спинного мозга сельскохозяйственных млекопитающих. Труды Алма-Атинского зооветеринарного института. Т. VII, 221—228. Алма-Ата, 1953.
2. Возможные пути воздействия на организм через нервную систему. — «Ветеринария», 1953, № 1, 38—40.
3. К вопросу о воздействии на организм через нервную систему. Сб. трудов Казахского об-ва анатомов, гистологов и эмбриологов. 214—219. Алма-Ата, 1960. № 2.
4. Морфология системы низшей нервной деятельности. Очерк первый. Труды Института физиологии АН КазССР, т. IV, 21—38, Алма-Ата, 1963.
5. Морфология системы низшей нервной деятельности. Очерк второй. Труды Института физиологии, АН КазССР, т. IV, 39—55, Алма-Ата, 1963.
6. О студенистом (роландовом) веществе дорзального рога спинного мозга. — «Известия АН КазССР», серия биологических наук, вып. 2, 88—94, 1964.
7. Функциональное освещение ядер спинного мозга некоторых животных. — «Известия АН КазССР», серия биологических наук, вып. 4, 80—90, 1964.
8. О компонентах симпатической нервной системы. — «Известия АН КазССР», серия биологических наук, вып. 2, 83—89, 1965.

9. Особенности сосудистой трофики спинного мозга свиней (в соавторстве с Л. М. Поцелуевой). Труды Института экспериментальной биологии. АН КазССР, т. II, 86—93, 1965.

10. Соматические ядра спинного мозга сельскохозяйственных и лабораторных животных. Труды Киргизского научного общества АГЭ, вып. 2, 93—95, 1965.

11. О симпатической нервной системе. Труды Киргизского научного общества АГЭ, вып. 2, 96—97, 1965.

12. Проводящие пути и их отношение к ядрам спинного мозга. Труды Киргизского научного общества АГЭ, вып. 2, 97—98, 1965.

13. К вопросу функциональной морфологии спинного мозга. Тезисы. В кн.: Вопросы физиологии и морфологии. Ростов-на-Дону, 146—148, 1966.

Результаты работы были доложены и обсуждены.

1. На заседаниях Учебного совета Института экспериментальной биологии АН КазССР, 1963—1965.

2. На заседании Казахского республиканского общества АГЭ, 1965.

3. На научной конференции Костромского педагогического института, 1966.

4. На третьем межвузовском совещании физиологов, анатомов и цитологов педагогических институтов, Ростов-на-Дону, 1966.