

Казанский (Приволжский) федеральный университет

Добротворская С.Г., Зефирова Т.Л.

ОНТОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Учебно-методическое пособие

для студентов, обучающихся по направлению подготовки

050100.68 Педагогическое образование

Профиль – биологическое образование

Казань – 2015

УДК 591.1:612(075.8)

ББК 28.07я

Д 56

Печатается по рекомендации кафедры анатомии, физиологии и ОЗЧ;

Редакционно-издательского Совета

Института фундаментальной медицины и биологии

Казанского (Приволжского) федерального университета

Рецензент:

Ситдиков Ф.Г., доктор биол. наук, профессор, профессор кафедры анатомии, физиологии и охраны здоровья человека КФУ.

Добротворская С.Г., Зефирова Т.Л.

Д 56 Онтогенез вегетативной нервной системы: учебно-методическое пособие / С.Г. Добротворская, Т.Л. Зефирова. – Казань: Казанский (Приволжский) федеральный университет, 2015. – 41 с.

Учебно-методическое пособие составлено в соответствии с учебной программой дисциплины «Онтогенез вегетативной нервной системы» для магистров Казанского (Приволжского) федерального университета, обучающихся по специальности «Педагогическое образование. Биологическое образование (Физиологический аспект)». В пособии содержится общая информация об анатомии и физиологии вегетативной нервной системы, о фило- и онтогенезе автономной нервной системы.

Учебно-методическое пособие также может быть адресовано студентам и магистрам других вузов, изучающим дисциплины: «Вегетативная нервная система» и «Онтогенез вегетативной нервной системы».

УДК 591.1:612(075.8)

ББК 28.07я

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
1. Анатомия и физиология вегетативной нервной системы.....	6
1.1. Понятие об автономной нервной системе.....	6
1.2. История изучения онтогенеза вегетативной нервной системы.....	8
1.3. Основные термины и понятия.....	10
1.4. Миелоархитектоника нервов автономной нервной системы.....	15
2. Фило- и онтогенез автономной нервной системы.....	17
2.1. Филогенез автономной нервной системы	17
2.2. Понятие онтогенеза. Онтогенез вегетативной нервной системы.....	19
2.3. Онтогенез симпатической нервной системы.....	23
2.4. Онтогенез парасимпатической нервной системы.....	26
2.5. Онтогенез метасимпатической нервной системы.....	29
2.6. Фактор роста нервов.....	30
2.7. Изменения вегетативной нервной системы на ранних этапах онтогенеза у человека.....	35
2.8. Методы оценки функционального состояния вегетативной нервной системы у детей.....	33
2.9. Изменения вегетативной нервной системы на поздних этапах онтогенеза у человека.....	35
2.10. Методы оценки функционального состояния вегетативной нервной системы у детей и взрослых.....	36
Литература для изучения.....	41

ВВЕДЕНИЕ

Организм человека - это стойкая, строгая и стройная, передающаяся наследственно система, в которой все органы и системы органов, клетки и их совокупность, существуют, взаимодействуя между собой слаженно и строго запрограммировано, руководимые и контролируемые нервной системой в результате поступающих по ней команд из генов и мозговых центров в виде условных и безусловных рефлексов обеспечивающих автоматизм и физиологическое функционирование их жизнедеятельности для выполнения ими запрограммированных жизненно необходимых функций.

Клетки, органы и системы органов подчиняются нервной системе и информации, закодированной в гене, генотипе человека, и всей человеческой популяции. Ни один орган, ни одна система органов, ни одна клетка в организме человека не смогут функционировать слаженно и взаимовыгодно, если они не будут подчиняться программе, заложенной в генотипе человеческого организма, локализованной в мозговом центре в виде физиологического безусловного рефлекса, которая реализуется и контролируется с помощью нервной системы.

Нервная система человека - это сложная сеть структур, пронизывающая весь организм и обеспечивающая саморегуляцию его жизнедеятельности благодаря способности реагировать на внешние и внутренние воздействия (стимулы). Основные функции нервной системы - получение, хранение и переработка информации из внешней и внутренней среды, регуляция и координация деятельности всех органов и органных систем.

Очень важен вывод о том, что интеграция осознанных ощущений и подсознательных импульсов в головном мозгу - сложный процесс.

Нервные клетки организованы таким образом, что возможны миллиарды вариантов их объединения в цепи.

Запрограммированная генетическая информация, реализующаяся в соответствующем мозговом центре памяти в виде физиологического безусловного рефлекса отвечающего за жизнедеятельность органа или

системы органов, клеток и тканей человека и контролирующая их взаимодействие, обеспечивает жизнедеятельность всего организма в целом.

Однако в результате изменений, возникших в генетической информации, передаваемой наследственно, постепенно появляется и развивается заболевание, контролируемое и управляемое под влиянием вновь сформированного патологического доминирующего безусловного рефлекса локализованного в соответствующем мозговом центре и организм человека не может полноценно жить и даже существовать так, как происходит запрограммированная постепенная разбалансировка функционирования органа и системы органов, клеток и тканей всего организма.

Следовательно, вывод: организм человека - это физиологическая, саморегулируемая, самовосстанавливаемая, жизнеспособная и строго запрограммированная функционирующая система органов, клеток и тканей, управляемая информацией, записанной в генах и реализуемая с помощью физиологического безусловного рефлекса через нервную систему.

1. Анатомия и физиология вегетативной нервной системы

1.1. Понятие об автономной нервной системе

Нервная система едина, но условно её делят по функциональному принципу и зонам иннервации на соматическую и автономную.

Соматическая н/с иннервирует, главным образом, тело (soma), а именно опорно-двигательный аппарат, кожный покров и связывает организм с внешней средой при помощи органов чувств.

Автономная (вегетативная) н/с иннервирует внутренние органы (сердце, легкие, желудок, кишечник...), железы, сосуды, сердце, а также регулирует обменные процессы и поддерживает постоянство внутренней среды организма.

Анатомически автономная н/с высших позвоночных представлена вегетативными центрами, лежащими в спинном и головном мозге, а также вегетативными ганглиями и нервными волокнами.

Основу деятельности нервной системы составляют рефлексы, морфологическим субстратом которых являются рефлекторные дуги, представляющие собой цепь из чувствительного (афферентного), передаточного (вставочного) и двигательного (эфферентного) нейронов. Афферентные нейроны автономных и соматических рефлекторных дуг расположены в чувствительных спинномозговых и черепных ганглиях. Следовательно, эти ганглии являются общими для соматической и автономной н/с. Вставочные нейроны автономной н/с, в отличие от соматических, располагаются отдельными очагами в спинном и головном мозге и формируют **вегетативные (автономные) центры**.

Что же касается эфферентных (двигательных) нейронов, то здесь имеются значительные различия: соматические эфферентные нейроны сосредоточены в центральной нервной системе, а автономные эфферентные нейроны выселились за пределы центральной н/с и образовали **вегетативные (автономные) ганглии**. Таким образом, в автономной

нервной системе эфферентный путь рефлекторной дуги представлен двумя нейронами. Первый нейрон - это вставочный нейрон, который располагается в вегетативных центрах, а второй - это эфферентный нейрон, который лежит в вегетативных ганглиях. Отростки этих нейронов направляются к органам в составе вегетативных или смешанных нервов.

Особенности автономной нервной системы. В отличие от соматической н/с автономная имеет ряд особенностей:

- Вегетативные центры, или ядра, располагаются **очагово**, т.е. в определенных участках среднего, продолговатого и спинного мозга.

- Путь к иннервируемому органу обязательно идет через **ганглий**, поэтому нервные пути вегетативной н/с образованы двумя нейронами. Первый нейрон находится в вегетативных центрах, его волокна оканчиваются на ганглии и называются преганглионарными. Второй нейрон располагается в ганглии, отходящие от него волокна называются постганглионарными. Они идут к иннервируемому органу. (Центр-Преганглионарное волокно-Ганглий-Постганглионарное волокно-Орган).

- Образование по ходу нервных волокон **вегетативных сплетений** вокруг кровеносных сосудов, в воротах органа или внутри его стенки.

- Сохранение примитивных признаков строения - это меньший калибр нервных волокон, отсутствие у большей части волокон миелиновой оболочки. Поэтому вегетативные волокна, в основном, **безмиелиновые** и состоят из нескольких нервных волокон (3-20), окруженных общей соединительно-тканной оболочкой.

- Отсутствие строгой сегментарности строения, которая характерна для соматической нервной системы.

- Наличие собственных чувствительных (афферентных) нейронов и как следствие этого формирование простых рефлекторных дуг местного значения.

1.2. История изучения онтогенеза вегетативной нервной системы

В процессе прогрессивной эволюции и в связи со специализацией частей организма в первоначально единой нервной системе выделились два отдела - вегетативный и анимальный.

Возникновение понятий «вегетативной» и «анимальной» связано с представлениями французского ученого М. Биша (19 в.) о наличии в организме растительных (вегетативных) и животных (анимальных) функций.

К **вегетативным** относятся функции питания, дыхания, выделения, размножения и циркуляции жидкостей, эти функции свойственны как животным, так и растительным организмам.

К **анимальным** функциям относятся произвольные мышечные сокращения и функции специальных органов чувств (зрения, слуха, обоняния, вкуса и осязания), которые свойственны исключительно животным организмам.

Таким образом, становление анимального нервного аппарата связано с развитием органов чувств и произвольной (исчерченной) мускулатуры, вегетативного - с эволюционными изменениями внутренних органов, сосудов и желез.

Позже знаменитый физиолог Клод Бернар постулировал новый признак вегетативной нервной системы, превратив ее в систему непроизвольной иннервации. Признак непроизвольности во многом оказался плодотворным. Он позволил английскому физиологу В. Гаскеллу обратить внимание на наличие в организме двух типов мышечной ткани, подчиненной соответственно «произвольной» и «непроизвольной» иннервации. В пределах непроизвольной оказалась иннервация мускулатуры сосудов, кожных образований, внутренних органов.

Гаскелл показал также существование своеобразной химической чувствительности мышц, часть которых реагирует сокращением на применение адреналина. Это позволило ему разделить непроизвольную н/с на симпатическую (адреналовую) и парасимпатическую (нервную систему

внутренностей). В дальнейшем его соотечественник Джон Ленгли установил различие в конструкции произвольной и непроизвольной иннервации. Он показал, что произвольная соматическая иннервация осуществляется однонейронным путем - тело нервной клетки лежит в ЦНС, а ее отросток лежит на периферии, достигая исполнительного органа (скелетной мышцы). В тоже время путь непроизвольной вегетативной иннервации представлен двумя нейронами, первый из которых находится в ЦНС, второй - в периферическом ганглии. Эту непроизвольную часть н/с Ленгли назвал автономной, подчеркнув тем самым гораздо большую ее независимость от ЦНС.

Особую роль автономной нервной системы в организме обосновал академик Л.А. Орбели. Данные его школы показали, что вегетативная (симпатическая) иннервация оказывает воздействие на функциональное состояние всех органов и тканей, в том числе и отделов ЦНС. Таким образом, был сформулирован основной принцип ее функционирования в организме - **адаптационно-трофический характер** оказываемого влияния.

Но функция вегетативной н/с не автономна, хотя и не подконтрольна нашему сознанию. Она находится в подчинении спинного мозга, мозжечка, гипоталамуса, базальных ядер конечного мозга и высших отделов н/с - коры головного мозга.

Согласно международной анатомической номенклатуре, сейчас термин вегетативная н/с заменили на автономную н/с, а термин анимальная н/с - на соматическую.

К автономной нервной системе относится комплекс центральных и периферических нервных структур, главной функцией которых является поддержание гомеостаза, т.е. постоянства внутренней среды организма. Гомеостатические механизмы обеспечивают независимость организма от меняющихся условий внешней среды. Автономная н/с не подконтрольна сознанию, но с соматической н/с функционирует в содружестве. Таким образом, автономная н/с контролирует функции внутренних органов, сосудов

и желез, а также осуществляет адаптационно-трофическое влияние на все органы животных.

1.3. Основные термины и понятия

Автономную нервную систему принято подразделять на симпатический и парасимпатический отделы. Это деление также имеет исторические корни и связано с исследованиями Дж. Ленгли, который впервые предложил разделять автономную н/с на симпатический и парасимпатический отделы, что же касается нервных сплетений стенки кишки, то Дж. Ленгли выделил их отдельно и назвал «энтеральной системой». В дальнейшем, академик А.Д. Ноздрачев, продолжив исследования в этой области, предложил заменить термин «энтеральная система» на метасимпатический отдел. Таким образом, автономная нервная система, согласно последним исследованиям, подразделяется на три отдела: симпатический, парасимпатический и метасимпатический («энтеральный»), которые имеют определенные функциональные и структурные особенности.

Эволюционное развитие частей автономной н/с шло, вероятно, параллельно, чем объясняется наличие у каждой из них единого эффекторного звена (Центр-Ганглий-Орган). Путь от центра к иннервируемому органу лежит через ганглии. В процессе эволюции в этом звене выработались особые свойства, характерные для каждой из этих частей. У симпатического и парасимпатического отделов появились рефлекторные дуги с образованием собственных центров в спинном и головном мозге. В метасимпатической части обособился сенсорный аппарат, возникли собственный «водитель ритма» и эффекторный нейрон с собственным медиаторным обеспечением. Иными словами, в метасимпатической части н/с возникли свои вегетативные центры, расположенные непосредственно в стенках исполнительных органов.

Понятие об интрамуральных нервных структурах, назвав их специальным термином «метасимпатическая нервная система», ввел А.Д.

Ноздрачев. По его мнению - это самостоятельный, третий (наряду с симпатическим и парасимпатическим) отдел автономной нервной системы.

Александром Даниловичем были сформулированы основные элементы построения теории этой системы, в сфере управления которой находится практически вся текущая деятельность полых внутренних органов. Согласно этому взгляду, группы нейронов метасимпатической нервной системы способны (без вмешательства центрифугальных импульсов) регулировать моторную активность висцеральных органов, контролировать секреторные и экскреторные процессы, динамику капиллярной проницаемости и осуществлять регуляцию деятельности местных (внутриорганных) эндокринных и иммунных элементов. По мнению А.Д. Ноздрачева, метасимпатическая нервная система имеет, например, непосредственное отношение и к организации регулирующих влияний на такую исключительно важную функцию, как мембранное пищеварение.

Позже работа по изучению нейрофизиологических характеристик интрамуральных метасимпатических нейронов была осуществлена и на других объектах. Были получены данные об особенностях активности клеток, находящихся в стенке сердца. Большой цикл исследований выполнен по изучению взаимодействия нейронов, обеспечивающих протекание местных рефлекторных реакций в пределах нижних путей дыхательной системы.

Итак, теперь уже на нейронах внутриорганный метасимпатической нервной сети А.Д. Ноздрачев доказывает, что вегетативный ганглий содержит все необходимые элементы для реализации функций местных рефлекторных дуг. Следовательно, гипотетические представления начала XX века о возможных функциях нейронов I и II типов Догеля, которые на протяжении десятков лет активно обсуждались в литературе, получают четкие нейрофизиологические подтверждения.

Собственные исследования структурно-функциональной организации внутриорганный нервной сети, выполненные вначале на фрагментах пищеварительного тракта, результаты работы других специалистов приводят

А.Д. Ноздрачева к необходимости пересмотра представлений, устоявшихся в физиологии автономной нервной системы. Он полагает, что нервная регуляция всего многообразия деятельности висцеральных систем и органов осуществляется симпатическими и парасимпатическими нейронами и волокнами, но, кроме того, существует собственный, базовый, механизм регуляции. Он реализуется в основном метасимпатическими нейрональными элементами, сосредоточенными в ганглиях стенок внутренних органов.

Как показано экспериментально, метасимпатическая нервная система имеет весь необходимый набор функциональных элементов: сенсорные клетки, водители ритма, интернейронный аппарат, тонические нейроны, наконец эффекторные нейроны. Метасимпатическая нервная система обладает и сложнейшей нейрохимической организацией. Помимо уже упоминавшихся «традиционных» медиаторных систем, ее нейроны содержат большое число нейропептидов и других физиологически активных веществ (сейчас их количество исчисляется десятками). По структурной организации, считает Александр Данилович, метасимпатические ганглии подобны ядерным и субъядерным образованиям центральной нервной системы. Их функции рассматриваются им по крайней мере в двух аспектах. Во-первых, это самостоятельные интегративные образования, которые способны функционировать при полной децентрализации органа и обеспечивать в этих условиях осуществление местных рефлекторных реакций. Во-вторых, именно они являются «мишенями» для эфферентных импульсов, поступающих по волокнам симпатических и парасимпатических нервов к внутренним органам. И в этом, последнем, случае нейроны метасимпатических ганглиев не следует оценивать лишь в качестве простых трансляторов центральных команд к мышечным и секреторным клеткам. Центрифугальные импульсы, в частности, попадая через Н-холинергический синапс на нейрон миентерального или подслизистого сплетения, модулируют его текущую активность, не изменяя функции этого нейрона в системе местных рефлекторных дуг.

Что же является функциональной единицей метасимпатической нервной системы? А.Д. Ноздрачев считает, что в пределах нескольких соседних узлов нервные клетки объединены при помощи межнейронных связей в единый ансамбль. Этот ансамбль Александр Данилович предлагает рассматривать в качестве функционального модуля. Остроумные опыты с применением ганглиоблокаторов и последовательных перерезок межганглионарных связей дали основания полагать, что в состав такого модуля входят 5–7 нервных узлов.

Анализируя работу нейронов ганглиев кишечной трубки, А.Д. Ноздрачев, в частности, предлагает строгую схему функциональной организации всей этой части метасимпатической нервной системы. По его мнению, основу нейрональной сети составляют чрезвычайно устойчивые так называемые клетки-осцилляторы, функция которых не меняется при действии медиаторов или ганглиоблокаторов. Импульс от этой клетки через интернейрон и затем через холинергический синапс запускает ведомые клетки, которые по своей конструкции представляют последовательно организованные цепочки. Входящие в нейронный ансамбль сенсорные элементы активируют специальные тонические нейроны, вызывая в них появление длительного разряда. В свою очередь тонические нейроны формируют возбуждающий или тормозной синаптический вход к ведомым клеткам. В зависимости от характера связи длительная активация тонического нейрона может создавать либо поддерживающее возбуждение, либо, напротив, торможение, что и определяет направленность ответных реакций гладких мышц, эпителиальных клеток, эндокринных и других элементов, находящихся в «зоне ответственности» данного модуля.

Вегетативные волокна отличаются от двигательных волокон поперечно-полосатых мышц значительно более низкой возбудимостью, большим скрытым периодом возбуждения и более продолжительной рефрактерностью, меньшей скоростью проведения возбуждения (10–15 м/с в предузловых и 1–2 м/с в послеузловых волокнах).

Основными веществами, возбуждающими симпатическую нервную систему, являются адреналин и норадреналин (симпатин), парасимпатическую нервную систему – ацетилхолин. Ацетилхолин, адреналин и норадреналин могут вызывать не только возбуждение, но и торможение: реакция зависит от дозы и исходного обмена веществ в иннервируемом органе. Эти вещества синтезируются в телах нейронов и в синаптических окончаниях волокон в иннервируемых органах. Адреналин и норадреналин образуются в телах нейронов и в тормозящих синапсах предузловых симпатических волокон, норадреналин – в окончаниях всех послеузловых симпатических волокон, за исключением потовых желез. Ацетилхолин образуется в синапсах всех возбуждающих предузловых симпатических и парасимпатических волокон. Окончания вегетативных волокон, где образуются адреналин и норадреналин, называют адренергическими, а те окончания, где образуется ацетилхолин, – холинергическими.

Существует мнение, что все органы иннервируются симпатическими и парасимпатическими нервами, действующими по принципу антагонистов, однако это представление неверно. Органы чувств, нервная система, поперечно-полосатые мышцы, потовые железы, гладкая мускулатура мигательных перепонки, мышц, расширяющих зрачок, большей части кровеносных сосудов, мочеточников и селезенки, надпочечники, гипофиз иннервируются только симпатическими нервными волокнами. Некоторые органы, например, цилиарные мышцы глаза, мышцы, суживающие зрачок, иннервируются только парасимпатическими волокнами. Средний отдел кишечника не имеет парасимпатических волокон. Некоторые органы иннервируются преимущественно симпатическими волокнами (матка), а другие – парасимпатическими (влагалище).

Вегетативная нервная система осуществляет две функции:

- а) эффекторную – вызывает деятельность неработающего органа или увеличивает деятельность работающего и тормозит или уменьшает функцию работающего органа;
- б) трофическую – увеличивает или уменьшает обмен веществ в органе и во всем организме.

Симпатические волокна отличаются от парасимпатических меньшей возбудимостью, большим скрытым периодом раздражения и длительностью последствий. В свою очередь, парасимпатические волокна имеют более низкий порог раздражения; они начинают функционировать сразу после раздражения и прекращают свое действие еще во время раздражения (что объясняется быстрым разрушением ацетилхолина). Даже в органах, получающих двойную иннервацию, между симпатическими и парасимпатическими волокнами существует не антагонизм, а взаимодействие.

1.4. Миелоархитектоника нервов автономной нервной системы

Аксоны постганглионарных симпатических нейронов направляются на периферию либо в составе спинномозговых нервов, либо по ходу сосудов, образуя симпатические сплетения. Эти волокна лишены миелиновой оболочки и подходят к спинномозговому нерву по серым соединительным ветвям. Белые соединительные ветви содержат миелиновые преганглионарные волокна. Белые и серые ветви отличаются не только по составу волокон, но и топографически. В поясничном отделе симпатического ствола белые ветви лежат поверхностнее серых и косо, а серые идут поперечно. Серые подходят к спинномозговому нерву медиальнее места отхождения белых ветвей. Однако главное отличие в том, что белые ветви отходят лишь в грудном и поясничном отделах пограничного ствола, а серые — от всех его узлов.

Хотя, как правило, серые ветви построены из безмякотных нервных волокон, в связях шейных узлов симпатического ствола с плечевым сплетением участвуют и мякотные волокна. Их считают преганглионарными, идущими от шейного отдела спинного мозга. В строении шейного отдела симпатического ствола и плечевого сплетения существует определенное соответствие. Рассыпной форме ствола чаще сопутствует краниальная форма сплетения, концентрированной — каудальная.

От узлов симпатического ствола отходят висцеральные ветви. Они могут быть крупнокалиберными (например, большой и малый чревные нервы, идущие к солнечному сплетению) и совсем мелкие, микроскопические. На долю последних в грудном отделе симпатического ствола приходится около трети волокон среднего и большого диаметра. Считается, что микроскопические ветви обеспечивают афферентную иннервацию органов грудной полости.

2. Фило- и онтогенез автономной нервной системы

2.1. Филогенез автономной нервной системы

В эволюции животного организма нервная система возникла сравнительно поздно и претерпела большие изменения.

Гладкая мускулатура беспозвоночных регулируется ганглиозно-сетевидной нервной системой, которая, кроме этой специальной функции, регулирует также и обмен веществ. Приспособление уровня обмена веществ к изменяющейся функции органов называется адаптацией (*adaptare* - прилаживать), а соответственная функция нервной системы - адаптационно-трофической (Л.А. Орбели). Адаптационно-трофическая функция есть наиболее общая и весьма древняя функция нервной системы, существовавшая у примитивных предков позвоночных. В дальнейшем ходе эволюции сильнее всего прогрессировали аппарат движения (развитие твердого скелета и скелетной мускулатуры) и органы чувств, т.е. органы животной жизни. Поэтому та часть нервной системы, которая была связана с ними, т.е. анимальная часть нервной системы, претерпела наиболее резкие изменения и приобрела новые признаки, в частности: изоляция волокон при помощи миелиновых оболочек, большая скорость проведения возбуждения (100-120 м/с). Напротив, органы растительной жизни претерпели более медленную и менее прогрессивную эволюцию, поэтому связанная с ними часть нервной системы сохранила за собой наиболее общую функцию - адаптационно-трофическую. Эта часть нервной системы - вегетативная нервная система. Наряду с некоторой специализацией она сохранила ряд древних примитивных черт: отсутствие у большинства нервных волокон миелиновых оболочек (безмиелиновые волокна), меньшая скорость проведения возбуждения (0,3-10 м/с), а также меньшая концентрация и централизация эффекторных нейронов, оставшихся разбросанными на периферии, в составе ганглиев, нервов и сплетений. При этом эффекторный нейрон оказался расположенным вблизи рабочего органа или даже в толще

его. Такое периферическое расположение эффекторного нейрона обусловило главную морфологическую особенность вегетативной нервной системы - двухнейронность эфферентного периферического пути, состоящего из вставочного и эффекторного нейронов.

Развитие вегетативной нервной системы. С появлением туловищного мозга (у бесчерепных) возникающие в нем импульсы адаптации идут по вставочным нейронам, обладающим большей скоростью возбуждения; выполняется же адаптация произвольной мускулатурой и железами, к которым подходят эффекторные нейроны, отличающиеся медленной проводимостью. Это противоречие разрешается в процессе эволюции благодаря развитию специальных нервных узлов, в которых устанавливаются контакты вставочных нейронов с эффекторными, причем один вставочный нейрон вступает в связь со многими эффекторными (примерно 1:32). Этим достигается переключение импульсов с миелиновых волокон, обладающих большой скоростью проведения раздражений, на безмиелиновые, обладающие малой скоростью. В результате весь эфферентный периферический путь вегетативной нервной системы разбивается на две части — предузловую и послеузловую, а сами узлы становятся трансформаторами темпов возбуждения с быстрых на медленные. У низших рыб, когда образуется головной мозг, в нем развиваются центры, объединяющие деятельность органов, вырабатывающих внутреннюю среду организма. Так как в этой деятельности, кроме гладкой мускулатуры, принимает участие и скелетная (исчерченная), то возникает потребность в координации работы гладких и поперечнополосатых мышц. Например, жаберные крышки приводятся в движение скелетной мускулатурой, так же и у человека в акте дыхания участвует как гладкая мускулатура бронхов, так и скелетные мышцы грудной клетки. Такую координацию осуществляет развивающийся в заднем мозге специальный рефлекторный аппарат в виде системы блуждающего нерва (бульбарный отдел парасимпатической части вегетативной нервной системы). В центральной нервной системе возникают,

и другие образования, которые подобно блуждающему нерву выполняют функцию координации совместной деятельности скелетной мускулатуры, обладающей быстрой скоростью возбуждения и гладкой мускулатуры, и желез, обладающих медленной скоростью. Сюда относится та часть глазодвигательного нерва, которая осуществляет при помощи исчерченных и неисчерченных мышц глаза стандартную установку ширины зрачка, аккомодации и конвергенции соответственно силе освещения и расстоянию до рассматриваемого объекта по тем же принципам, как это делает фотограф (мезэнцефалический отдел парасимпатической части вегетативной нервной системы). Сюда относится и та часть крестцовых нервов (II-IV), которые осуществляют стандартную функцию тазовых органов (мочевого пузыря и прямой кишки) - опорожнение, в которой участвуют как произвольные мышцы этих органов, так и произвольные мышцы таза и брюшного пресса - сакральный отдел парасимпатической части вегетативной нервной системы.

2.2. Понятие онтогенеза

Онтогенез вегетативной нервной системы

Онтогенез нервной системы в целом повторяет ее филогенез (биогенетический закон Геккеля - Мюллера, 1866): эктодермальная закладка погружения нервной трубки внутрь тела зародыша т.п. Однако в онтогенезе нервной системы происходит резкая акселерация в ее закладке, т.е. если в филогенезе нервная ткань возникает позже других органов, то в онтогенезе она закладывается очень рано. Это объясняется общей закономерностью онтогенеза, заключающейся в сдвиге закладок (гетерохронии важнейших органов) на ранних стадиях эмбриогенеза.

Онтогенез (от греч. *οντογένεσις*: *ον* - существо + *γένεσις* - происхождение, рождение) - индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом, от

оплодотворения (при половом размножении) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) до конца жизни.

У семенных растений к эмбриональному развитию относят процессы развития зародыша, происходящие в семени.

Термин «онтогенез» впервые был введен Э. Геккелем в 1866 году. В ходе онтогенеза происходит процесс реализации генетической информации, полученной от родителей.

Раздел современной биологии, изучающий онтогенез, называется биологией развития; начальные этапы онтогенеза изучаются также эмбриологией.

Итак, онтогенез, или индивидуальное развитие организма, делится на два периода: пренатальный (внутриутробный) и постнатальный (после рождения). Термин введен немецким биологом Э. Геккелем (1866).

Первый начинается с момента зачатия и продолжается до рождения ребенка, второй – от момента рождения до смерти человека. Первый этап в среднем длится 280 дней. Продолжительность второго для всех людей различна.

Пренатальный период продолжается от момента зачатия и формирования зиготы до рождения; постнатальный – от момента рождения и до смерти. Пренатальный период в свою очередь подразделяется на три периода: начальный, зародышевый и плодный.

Начальный (предимплантационный) период у человека охватывает первую неделю развития (с момента оплодотворения до имплантации в слизистую оболочку матки). Зародышевый (предплодный, эмбриональный) период – от начала второй недели до конца восьмой недели (с момента имплантации до завершения закладки органов). Плодный (фетальный) период начинается с девятой недели и длится до рождения. В это время происходит усиленный рост организма.

Постнатальный период онтогенеза подразделяют на одиннадцать периодов: 1-й-10-й день – новорожденные; 10-й день–1 год – грудной

возраст; 1–3 года – раннее детство; 4-7 лет – первое детство; 8-12 лет – второе детство; 13-16 лет – подростковый период; 17-21 год – юношеский возраст; 22-35 лет – первый зрелый возраст; 36-60 лет – второй зрелый возраст; 61-74 года – пожилой возраст; с 75 лет – старческий возраст, после 90 лет – долгожители. Завершается онтогенез естественной смертью.

Всегда следует учитывать, что каждая мозговая структура имеет свои временные характеристики созревания: начало, скорость, конец процесса и соответствующий этому период максимальной чувствительности. Иначе говоря, онтогенез ЦНС включает последовательное повышение чувствительности отдельных ее звеньев, связанное со временем наиболее интенсивного развития каждого из них.

В созревании ЦНС условно можно выделить два аспекта. Первый – рост и самодифференцировка нейронов и их связей, мало зависящие от внешних обстоятельств и идущие по генетической программе. Вторым – сходные изменения нейронов, вызванные функциональной активностью под влиянием внешних воздействий. В связи с этим факторы, определяющие созревание ЦНС, условно можно разделить на две группы. Первая – совокупность агентов, обеспечивающих полноценную биохимическую среду развития, которая необходима для нормального роста и дифференцировки нейронов. К ним относятся полноценные метаболические процессы и адекватная гормональная активность. Здесь имеются свои критические периоды развития, например, период половой специализации структур мозга. Вторая группа включает факторы функциональной специализации отдельных элементов и звеньев ЦНС. Наиболее эффективное действие этих факторов приурочено к сензитивным периодам. Лучшим примером здесь служат организующие действия обогащенной среды.

Формирующие свойства сензитивных периодов и диапазон потенциальной изменчивости структур и функций под влиянием внешних воздействий, получаемых организмом в это время, являются наиболее

значимыми характеристиками для понимания природы взаимосвязи внешних влияний и развивающихся физиологических особенностей.

В эмбриогенезе источником клеток автономной н.с. у млекопитающих является ганглиозная пластинка, которая подразделяется на участки, дающие впоследствии симпатическую и парасимпатическую н.с. Их периферическая часть, а также метасимпатическая н.с. образуются в результате миграции нейробластов в стенки внутренних органов.

Как уже было сказано, в зависимости от расположения вегетативных центров и ганглиев, а также характера влияния на функции иннервируемых органов вегетативную н/с подразделяют на три части: симпатическую н/с - *Pars sympatica* (от греч. *sympathies* - чувствительный, восприимчивый к влиянию), парасимпатическую н/с - *Pars parasympatica* (от греч. *Para* - возле, при) и метасимпатическую н/с - *Pars metasympatica*.

В онтогенезе парасимпатическая нервная система возникает раньше, чем симпатическая. Сначала наблюдается формирование чувствительных ганглиев и миграция нервных элементов на периферию по их нервам. Так, в сердце, на стадии зародыша 7,5-11 мм, уже существует интрамуральное парасимпатическое сплетение, в то время как симпатические волокна прорастают к нему на стадии 17-23 мм.

На стадии 9-15 мм у зародыша наблюдается две пары параллельно идущих тяжей - закладки пограничных симпатических стволов, и лежащие вентральнее их закладки превертебральных сплетений брюшной полости. У зародыша 19 мм формируется шейное сплетение и симпатический ствол. Но с окончанием плодного периода симпатическая нервная система не заканчивает своего формирования. До трехлетнего возраста происходит интенсивный рост клеток, увеличение диаметра нервных волокон, увеличение размеров ганглиев.

2.3. Онтогенез симпатической нервной системы

В эмбриональном периоде на 3-й неделе начинают закладываться симпатические стволы. Нейробласты (симпатобласты) мигрируют из нервной трубки и формируют парные нервные валки, из которых образуются грудные и поясничные симпатические узлы. В конце первого месяца симпатические узлы формируются в шейном и крестцовом отделах позвоночника. Одновременно симпатобласты мигрируют к внутренним органам. Раньше всего они проникают в стенку кишки, а затем к сердечной трубке. Впереди аорты также закладываются множественные симпатические узлы. Парасимпатические узлы лицевой части головы возникают в результате миграции нейробластов головного конца нервной трубки и из клеток полулунного узла тройничного нерва. Перемещение нейробластов происходит по нервным стволам.

Вегетативные центры спинного мозга возникают следующим образом: на третьей неделе эмбрионального развития в боковых отделах от I грудного до III поясничного сегмента нервной трубки обособляются симпатобласты в виде бокового столба. Их аксоны прорастают на периферию вместе с аксонами нейробластов двигательного корешка. Симпатобласты прорастают и в зубчатые связки. Затем они покидают передний корешок, образуя белую соединительную ветвь для связи с симпатическими узлами.

Высшим уровнем регуляционных механизмов вегетативных функций являются лимбическая область, кора гиппокампа, орбитальная извилина, которые соединены проекционными путями с ядрами гипоталамуса. Их образование связано с развитием головного мозга, начиная со второго месяца внутриутробного развития. Только к восьми месяцам этого периода устанавливается полное единство между высшими механизмами вегетативной регуляции и вегетативными ядрами спинного мозга.

Возрастные изменения нейронов в автономной и анимальной нервной системе протекают однотипно. Однако старческие атрофические явления менее выражены в вегетативной системе, т.к. ее нейроны, фило- и

онтогенетически более древние и они меньше подвержены процессам старения.

Эмбриональным источником клеток автономной нервной системы служит ганглиозная пластинка, которая подразделяется на сомиты, дающие впоследствии преимущественно симпатическую и парасимпатическую нервную систему: шейные и грудные сомиты относятся к симпатическому уровню (с I по VIII) и каудальнее XXVIII - к парасимпатическому.

В эмбриогенезе периферическая часть симпатической нервной системы образуется в результате миграции симпатобластов (симпатических нейробластов), при этом соблюдается такая последовательность: Ганглиозная пластинка - Спинальный ганглий - Ганглий первичного симпатического ствола - Ганглий вторичного симпатического ствола.

Миграция происходит по волокнам спинного мозга сегментарно.

Симпатический ствол в области шеи представлен верхним, или краниальным, нижним, или задним, шейными и звездчатым ганглиями, в области поясницы - ганглиями чревного и солнечного сплетений. Это так называемый «первичный симпатический ствол», т. е. первая волна миграции.

Позже наступает вторая волна миграции. Она возникает из первичной, главным образом из дорсальных отделов. Итогом миграции является образование «вторичного» симпатического ствола сегментарно организованной и менее удаленной от спинного мозга цепочки узлов. Дифференциация симпатобластов происходит в присутствии и под влиянием фактора роста.

Общим предшественником постганглионарных симпатических (адренергических) нейронов, надпочечниковых и вненадпочечниковых хромаффинных клеток является первичная стволовая клетка нейроэктодермы.

Эта исходная клетка обладает полным набором генов для медиаторных ферментов. Начальным признаком закладки симпатико-адреналовой системы служат небольшие скопления клеток вдоль латеральных стенок грудной

аорты. Это мелкие клетки с базофильным ядром, небольшим количеством цитоплазмы и короткими отростками.

У млекопитающих, что подробно прослежено на крысах, симпатические ганглии начинают появляться на 12-е сутки внутриутробного развития.

В этот период обнаруживаются флюоресцирующие клетки, содержащие катехоламины. На 16-й день наблюдаются рост паравертебральных ганглиев и дифференциация мелких адренергических клеток. Адренергические волокна возникают позже.

На 20-е сутки они выявляются в сосудах скелетных мышц, на 21-е — в легочных и бронхиальных артериях. У новорожденных в краниальном шейном симпатическом ганглии наряду с адренергическими симпатобластами появляются мелкие интенсивно флюоресцирующие МИФ (или SIF)-клетки, содержащие дофамин. Несколько позже их можно увидеть в сердце и в радужной оболочке глаза.

В первые дни постнатального онтогенеза в краниальном шейном симпатическом ганглии появляются темные, светлые клетки и клетки-сателлиты.

Светлые - малодифференцированы, более крупные, темные клетки характеризуются типичным для зрелых нейронов строением.

Сейчас существуют две точки зрения об источнике развития и дальнейшей дифференцировке микроганглионарных нейронов: теория нейроэктодермальной природы, связанная с представлением о миграции клеток единого нейронального зачатка в закладке различных органов, и теория местного развития из различного клеточного материала самих закладок органов.

Первая из них наиболее обоснована экспериментально и теоретически.

Она предусматривает существование трех источников происхождения микроганглионарного (метасимпатического) аппарата:

- он возникает исключительно за счет клеток, мигрировавших из нервной трубки вдоль парасимпатических волокон;

- возникновение микроганглиев происходит не только за счет элементов ядер блуждающего нерва, мигрирующих на периферию по его волокнам, но и за счет клеток пограничного симпатического ствола, при этом часть нейронов возникает в результате митотического деления уже мигрировавших клеток;

- процесс образования происходит исключительно за счет закладки пограничного ствола.

Что касается второй теории (местного происхождения различных эмбриональных зачатков), то она лишена убедительной фактической основы.

2.4. Онтогенез парасимпатической нервной системы

В онтогенезе парасимпатическая нервная система возникает раньше, чем симпатическая. Сначала наблюдается формирование чувствительных ганглиев и миграция нервных элементов на периферию по их нервам.

Для парасимпатической системы, как и для симпатической, эмбриональным источником является ганглиозная пластинка, ее сомиты дают начало парасимпатической системе. Скопления нейробластов, из которых позже образуются ядра глазодвигательного, лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов, характеризуются способностью образовывать большое число аксонов.

Парасимпатические узлы головы образуются путем миграции клеток из среднего и продолговатого мозга. Клетки, которые образуют зачаток ресничного узла, мигрируют вдоль глазодвигательного нерва, крылонёбного узла - вдоль тройничного нерва, поднижнечелюстного узла - вдоль лицевого нерва, ушного узла - вдоль ветвей языкоглоточного нерва.

После прорастания преганглионарные волокна вступают в синаптический контакт с клетками ганглия, и лишь вслед за этим

ганглионарные нервные отростки образуют аксоны, прорастающие к гладкомышечным и железистым клеткам.

Периферические парасимпатические ганглии пищеварительного канала происходят из двух участков ганглиозной пластинки - «вагусного» и пояснично-крестцового. Основным источником является уровень 1-7-го сомита. Расселение клеток по всей кишке особенно активно на стадии 13-16-го сомита.

Миграция клеток весьма продолжительна. Волокна блуждающего нерва у плодов крыс впервые появляются в стенке пищевода на 13-й день, в стенке двенадцатиперстной кишки на 15-й день жизни.

Каротидное тельце у 11-дневного куриного эмбриона уже содержит в главных клетках катехоламины. У эмбриона крысы оно впервые обнаруживается на 14-й день развития. На 16-й день образуются дольки вокруг капилляров.

Имеющееся только у птиц ганглиозное сплетение Ремака возникает из пояснично-крестцового отдела ганглиозной пластинки. Впервые оно появляется у 4-дневного эмбриона, на 8-е сутки объединяется с брыжеечным комплексом, и его клетки снабжают волокнами каудальную часть кишки.

Тазовое сплетение также появляется на стадии 4 дней инкубации. На 8-й день оно представлено двумя сплетениями, расположенными латеральнее и вентральнее клоаки и связанными с ганглием Ремака и крестцовыми корешками 30 — 31-го сегмента.

Довольно хорошо развитая система блуждающего нерва, посылающая волокна (чувствительные и двигательные) к пищеварительной трубке, жаберному аппарату, сердцу, имеется уже у наиболее низко организованных позвоночных: миног (круглоротые), акул, скатов (селахии).

В ходе филогенеза область иннервации блуждающего нерва распространяется на легкие и захватывает двенадцатиперстную кишку.

Уже у более высоко организованных представителей класса рыб обнаруживается двойная иннервация ряда внутренних органов. С появлением

головного мозга в нем формируются высшие центры, выполняющие функцию координации висцеральных и соматических функций.

Это центры продолговатого, промежуточного мозга и мозжечка у низших позвоночных.

У млекопитающих с появлением коры полушарий головного мозга именно она и берет на себя эти функции, переводя нижестоящие структуры (бульбарные, гипоталамические) в подчиненное положение.

Что касается человека, то в его сердце на стадии зародыша 7, 5-11 мм, уже существует интрамуральное парасимпатическое сплетение, в то время как симпатические волокна прорастают к нему на стадии 17-23 мм.

На стадии 9-15 мм у зародыша наблюдается две пары параллельно идущих тяжей - закладки пограничных симпатических стволов, и лежащие вентральнее их закладки превертебральных сплетений брюшной полости. У зародыша 19 мм формируется шейное сплетение и симпатический ствол. С окончанием плодного периода симпатическая нервная система не заканчивает своего формирования. До трехлетнего возраста происходит интенсивный рост клеток, увеличение диаметра нервных волокон, увеличение размеров ганглиев.

2.5. Онтогенез метасимпатической нервной системы

В эмбриогенезе млекопитающих ганглии метасимпатической системы появляются у 13-дневных плодов крыс в виде скоплений в стенке пищевода. Постепенно прорастая к 15-му дню, они обнаруживаются в двенадцатиперстной кишке.

Нейробласты и волокна содержат большое количество ацетилхолинэстеразы. В постнатальном онтогенезе двенадцатиперстная кишка наиболее богата адренергическими волокнами. Они локализируются в циркулярном мышечном слое или располагаются вокруг нефлюоресцирующих клеток стенки кишки.

Развитие и созревание нервных клеток происходит довольно медленно. Имеется определенная последовательность в увеличении числа клеток. Раньше оно наступает в прямой кишке, потом в желудке, тонкой кишке и в последнюю очередь в толстой кишке. Созревание сопровождается увеличением числа клеток с активностью моноаминоксидазы.

У новорожденных, двух-, четырехнедельных, у взрослых крыс количество нервных клеток в ганглиях пищеварительного тракта составляет соответственно 420, 467, 1034 и 2110 тыс.

У птиц клетки-предшественники метасимпатических ганглиев проникают в пищеварительную трубку к 48-му часу инкубации. На 6-7-е сутки в межмышечном и подслизистом сплетениях различаются группы нейробластов.

На 10-е сутки происходит дифференциация отдельных нейронов.

Представление о путях миграции нейробластов, прорастания нервных волокон служит теоретической основой для понимания этиологии ряда заболеваний и их обоснованной терапии.

Например, было выяснено, что болезнь Гиршпрунга характеризуется отсутствием или недоразвитием энтерометасимпатических ганглиев, в результате у детей возникает спастическое сужение части стенки прямой или сигмовидной кишки, приводящее нередко к гибели ребенка.

Этот ганглиоз возникает в результате нарушения миграции нейробластов вдоль волокон тазового нерва.

2.6. Фактор роста нервов

Открытие фактора роста нервов (ФРН) и получение соответствующей антисыворотки, вызывающей возникновение иммуносимпатэктомии, явилось не только этапом, но и важным инструментом в изучении структурно-функциональной организации автономной нервной системы.

Специфика роста состоит в том, что он проявляется только в тканях, которые обладают симпатической иннервацией.

В течение многих лет существовало представление, что в тканях имеются вещества, которые заставляют нерв при регенерации выбирать определенную мышцу, орган, как бы «привлекая» его. Эта точка зрения получила существенную поддержку после открытия фактора, избирательно вызывающего разрастание симпатических и сенсорных нейронов.

В первых опытах в куриный эмбрион пересаживали клетки саркомы мышей, наблюдая при этом интенсивное прорастание опухоли симпатическими и сенсорными окончаниями. Подобные эффекты вызывали клетки саркомы в культуре ткани цыпленка.

Последующие поиски привели к установлению того, что яд, секретируемый слюнной железой змеи, служит гораздо более активным источником фактора роста, чем опухоль. Близкие результаты были получены и в экспериментах на мышах. В экстракте подчелюстных слюнных желез самцов мышей концентрация ФРН в 6 тыс. раз выше, чем его концентрация в опухолевой ткани.

ФРН был обнаружен также в кровяной сыворотке, в симпатических ганглиях, в адренергической ткани на ранних стадиях онтогенеза.

ФРН является термолабильным, не поддающимся диализу нуклеотидом микросомального происхождения. Он состоит из ряда субъединиц с различной биологической активностью.

Полученные разными способами нуклеотиды имеют разные молекулярные веса, но не отличаются друг от друга степенью действия. Активность белков с молекулярным весом 44 000 проявляется при содержании их в тканях 1,5 мкг/мл, а 30 000 - при 1,2 мкг/мл. Механизмы влияния ФРН еще не совсем ясны, однако в некоторых отношениях они сходны с действием инсулина.

Для определения биологической активности ФРН обычно используется культура сенсорных или симпатических ганглиев 8-дневного куриного эмбриона. Показателем в этом случае служит так называемый эффект «волокнутого ободка».

Волокнистый ободок представляет собой лучевое образование, состоящее из нервных волокон, разрастающихся под действием ФРН. Биологической единицей активности считается количество очищенного ФРН, вызывающее появление вокруг ганглия в течение 12-13 ч после инъекции волокнутого ободка одинаковой плотности.

Появление отчетливо выделяющегося ободка условно принимается за биологическую единицу, равную 1 мг ФРН. Повышенное в 2-5 раз содержание ФРН сопровождается появлением более плотного, но вместе с тем меньшего по размерам ободка. Большие же концентрации (в 50-100 раз превышающие пороговые) вообще не вызывают появления ободка. В этом случае волокна растут не радиально, а образуют капсулу, толщина которой пропорциональна концентрации ФРН.

Весьма интересным моментом является то, что присутствие ФРН увеличивает продолжительность культивирования ткани сенсорных ганглиев до 2 сут., симпатических же узлов - до месяца. Максимальный результат роста в этом случае имеет место при концентрации ФРН 200 - 400 ЕД/мл.

В культурах ткани сенсорных и симпатических ганглиев, подвергшихся обработке ФРН, отдельные клетки мигрируют к наружной части узла, что позволяет более точно следить за их эволюцией. В обработанной ткани нейробласты более многочисленные, но зато имеют меньшие по сравнению с

необработанными ФРН размеры. ФРН благоприятствует миграции нейробластов, а также стимулирует их дифференцировку.

Повышенным в этом случае оказывается митоз ядра, однако главным действием считается клеточная гипертрофия. ФРН вызывает появление в цитоплазме большого числа мозаичных зерен, которые редко встречаются в необработанных ганглиях и представляют скорее всего раннюю стадию образования ретикулоэндоплазматической сети.

Ядра клеток приобретают необычную форму, хроматин становится более плотным, расширяется цитоплазматический аппарат Гольджи, появляется массивный рост рибосом, возрастает число оболочечных элементов эндоплазматической сети, а также число нервных волокон. Мешочки эндоплазматического ретикулума растягиваются вдоль нейритов, достигая их верхушек и образуя дифференциации, характерные для дендродендритических и дендросоматических синапсов.

На культуре ганглиев мышиноного эмбриона установлено, что ФРН значительно увеличивает скорость проведения возбуждения в нервных волокнах, что указывает на более быстрое созревание этих структур.

Клетки ганглиев, выращиваемые в присутствии незначительного количества клеток глии, образуют мало отростков, медленно растут и дифференцируются. Добавление к культуре ФРН или элементов глии значительно ускоряет эти процессы. Наличие ФРН в нейроглии играет, по-видимому, значительную роль при созревании нейронов и регенерации их отростков.

2.7. Изменения вегетативной нервной системы

в постнатальном онтогенезе у животных

Нейронная организация периферических узлов автономной нервной системы сопровождается возрастной перестройкой, происходящей с увеличением размеров нейронов, а также перестройкой медиаторного состава. Однако практически полностью отсутствуют данные о сроках

окончания созревания нейроцитов и динамике изменения морфометрических и гистохимических характеристик нейроцитов.

Имеются лишь единичные работы, посвященные изучению связи звездчатого узла с органами-мишенями и ядрами спинного мозга в постнатальном онтогенезе. В большинстве своем эти исследования выполнены на разных животных и охватывают ограниченный возрастной диапазон.

Достаточно подробно исследованы морфологические и функциональные особенности шейного симпатического ствола у зрело- и незрелорождающихся животных разного возраста, в том числе фоновая активность, скорость проведения возбуждения, волоконный состав.

Созревание морфологических и функциональных особенностей нейронов, проводящих путей и связей нейроцитов ганглиев кошки происходит гетерохронно. Так, нейроны звездчатого ганглия с момента рождения имеют связи с органами-мишенями, нейронами спинного и продолговатого мозга, спинномозговых узлов. Окончательное формирование связей с органами-мишенями, нейронами спинномозговых ганглиев происходит к первому месяцу жизни.

Однако при этом данные об импульсной активности нейронов в онтогенезе зачастую противоречат материалам, полученным в онтогенезе на других животных: крысах, морских свинках и поросятах.

2.8. Изменения вегетативной нервной системы на ранних этапах онтогенеза у человека

Физиологическая роль вегетативной нервной системы заключается в поддержании трофики всех тканей организма, гомеостаза и приспособления организма к условиям окружающей среды. В филогенезе парасимпатический отдел вегетативной нервной системы начинает функционировать раньше, чем симпатический. Эта закономерность повторяется и в онтогенезе.

Первые элементы вегетативной нервной системы появляются на 3-й неделе внутриутробного развития. При рождении центральные вегетативные образования и периферические отделы симпатической и парасимпатической нервной системы уже сформированы, но их тонкая морфологическая и функциональная организация еще продолжается в течение длительного времени.

При этом существование новорожденного ребенка во внешней среде обеспечивается комплексом безусловных вегетативных рефлексов, регулирующих деятельность дыхательной, сердечно-сосудистой и пищеварительной систем, сон и бодрствование, пищевое поведение, температуру тела, поддерживающих постоянство внутренней среды организма.

Однако у новорожденных эти функции еще далеки от совершенства.

В раннем детском возрасте можно выделить несколько периодов, различающихся по степени функциональной активности и дифференцированности вегетативных реакций.

Первый — от момента рождения до 2 мес. Вегетативная нервная система различно дифференцирована в разных органах, вегетативные эффекты склонны к генерализации, непостоянны, быстро переходят из одной системы в другую. Например, зевание, дефекация могут вызвать выраженную брадикардию, плач - тахикардию.

Второй период - от 2 до 7 мес. Возбудимость вегетативной нервной системы повышается, значительно расширяются функции ее симпатического отдела.

Третий период - от 9 до 12 мес. Вегетативные реакции стабилизируются, активно включается их центральная регуляция.

Со 2-го года жизни вегетативные функции становятся все более устойчивыми, но лишь к 11-12 годам достигают совершенства.

Исследование вегетативной нервной системы у детей первых лет жизни проводится с помощью проб и методов, аналогичных применяемым в более

старшем возрасте. Регуляция сосудистого тонуса изучается при помощи ряда сердечно-сосудистых рефлексов.

2.9. Изменения вегетативной нервной системы на поздних этапах онтогенеза у человека

Функциональное созревание периферических отделов вегетативной нервной системы тесно связано с состоянием высших отделов ЦНС, после рождения, на ранних стадиях постнатального онтогенеза, в основном регулирование осуществляют центры симпатической нервной системы. Тонус парасимпатической системы, в частности блуждающего нерва, отсутствует. Блуждающий нерв включается в рефлекторные реакции на 2-3-м месяце жизни ребенка. Вместе с тем отделы вегетативной нервной системы начинают функционировать в разные сроки онтогенеза неодинаково по отношению различных органов и систем. Так, относительно органов пищеварения сначала включается парасимпатическая система и, а симпатическая регуляция начинает действовать в период отнятия младенца от груди. Относительно регуляции деятельности сердца симпатическая система включается раньше вагусной. Как свидетельствуют результаты экспериментальных исследований, передачи возбуждения в вегетативных ганглиях у новорожденных осуществляется адренергическим путем, а не с помощью ацетилхолина, как это наблюдается у взрослых.

Таким образом, симпатичная передача возбуждения в период раннего онтогенеза характеризуется большим количеством адренергических синапсов.

Возрастные изменения нейронов в автономной и анимальной нервной системе протекают однотипно. Однако старческие атрофические явления менее выражены в первой. Ее нейроны, фило- и онтогенетически более древние, меньше подвержены процессам старения.

В старости симпатические и парасимпатические тонические влияния на деятельность ряда органов ослабевают. Это влияет на ход важных

вегетативных реакций и метаболических процессов и тем самым ограничивает адаптивные возможности стареющего организма. Наряду с этим в процессе старения снижается содержание в крови катехоламинов, но повышается чувствительность клеток и тканей к их действию, а также к ряду других физиологически активных веществ.

Ослабление вегетативных реакций является одной из причин снижения трудоспособности при старении.

В период старения наступают структурные и функциональные нарушения в вегетативных ганглиях, которые могут препятствовать передаче импульсов в них и влиять на трофику ткани, иннервируется. Существенно изменяется гипоталамическая регуляция вегетативных функций, что является важным механизмом старения организма.

2.10. Методы оценки функционального состояния вегетативной нервной системы у детей и взрослых

Методы оценки функционального состояния вегетативной нервной системы имеют большое практическое значение. У детей применяются следующие методы.

Солярный рефлекс. Надавливание на подложечную область вызывает замедление пульса на 4-12 ударов в 1 мин. Более значительное замедление пульса указывает на повышение активности симпатической нервной системы.

Клиностатическая проба. При переводе ребенка из вертикального положения в горизонтальное происходит замедление сердечной деятельности на 4-6 ударов в 1 мин. До 6 мес. этот рефлекс выражен слабо. Резкое замедление пульса наблюдается при повышенной возбудимости блуждающего нерва.

Ортостатическая проба также бывает положительной только у детей старше 6 мес. При переходе из горизонтального положения в вертикальное происходит учащение пульса на 8-10 ударов в 1 мин. Пульс нормализуется в

течение 1 мин. Более значительное учащение пульса указывает на симпатикотонию. Замедление пульса происходит также при надавливании на большой родничок. При повышенном тоне симпатической нервной системы эта реакция может быть сниженной или отсутствовать.

Исследование кожно-вегетативных реакций включает изучение особенностей дермографизма и пилоmotorный рефлекс. Дермографизм - реакция кожи на раздражение в виде покраснения или побледнения - может быть выявлен с первых часов жизни ребенка. Белый дермографизм указывает на повышение тонуcа симпатической нервной системы, красный - парасимпатической. У детей первых месяцев жизни обычно наблюдается смена одного вида дермографизма другим, что указывает на неустойчивость вегетативных реакций.

Рефлекторный дермографизм определяется путем проведения иглой по коже. Образуется красная полоса. Выпадение этого рефлекса в зоне определенных сегментов свидетельствует о поражении сегментарного аппарата спинного мозга или периферических нервов.

Пилоmotorный рефлекс исследуется быстрым охлаждением кожи эфиром, холодной водой или щипковым раздражением в области надплечий. В ответ наступает сокращение гладких волосковых мышц - (феномен «гусиной кожи»). Поражение спинного мозга сопровождается выпадением этого рефлекса.

Для оценки функционального состояния вегетативной нервной системы у взрослых можно исследовать рефлексы вегетативной нервной системы (симпатической и парасимпатической), которые условно можно разделить на кожно-сосудистые рефлексы, висцеральные рефлексы и зрачковые рефлексы.

Кожно-сосудистые рефлексы.

Рефлекторный дермографизм определяется путем проведения острым предметом по коже. Образуется красная полоса. Дуга (иннервация

сосудорасширителей) замыкается на уровне спинного мозга, поэтому при поражении сегментарного аппарата спинного мозга возникает выпадение этого рефлекса.

Пиломоторный рефлекс, или рефлекс «гусиной кожи», вызывается быстрым охлаждением кожи эфиром, холодной водой или щипковым раздражением. В ответ возникает сокращение гладких волосковых мышц на стороне раздражения.

Потовые рефлексы - потоотделение исследуется путем приема внутрь аспирина, согреванием в тепловоздушной камере, используется также метод Минора. Применением этих методов исследуется повышение, понижение или отсутствие потоотделения.

Висцеральные рефлексы.

Глазо-сердечный рефлекс Даньини-Ашнера - вызывается надавливанием на передне-боковые поверхности глазных яблок исследуемого в течение 20-30 сек. В норме пульс замедляется на 8-10 ударов. При повышении тонуса парасимпатической нервной системы пульс замедляется более чем на 10 ударов, при повышении тонуса симпатической нервной системы - остается без изменений или учащается. Исследование рефлекса проводится с большой осторожностью в связи с тем, что могут возникать нарушения сердечной деятельности.

Солярный рефлекс вызывается надавливанием на солнечное сплетение в течение 20-30 сек. В ответ возникает снижение артериального давления и замедление пульса на 4-12 ударов в минуту.

Рефлекс Ортнера - при приседании происходит замедление пульса на 8-10 ударов в минуту.

Рефлекс Чермака - при надавливании в области верхней трети грудино-ключично-сосковой мышцы возникает замедление пульса на 8-10 ударов в минуту.

Клиностатическая проба. При переходе исследуемого из вертикального положения в горизонтальное в норме происходит замедление

пульса на 10-12 ударов в минуту и уменьшение артериального давления. При повышении тонуса парасимпатической нервной системы пульс замедляется более чем на 10-12 ударов в минуту, при повышении симпатической - остается без изменения или учащается.

Ортостатическая проба. При переходе исследуемого из горизонтального положения в вертикальное в норме происходит учащение пульса на 10—12 ударов в минуту. При повышении тонуса симпатической нервной системы пульс учащается более чем на 10-12 ударов, при повышении тонуса парасимпатической - остается без изменений или замедляется.

Кожно-сердечные рефлексы. Раздражение кожи подкрыльцовой ямки, подошвы, живота, лица уколами, щекотанием, щипками, фарадическим током ведет к замедлению пульса и учащению дыхания.

Зрачковые рефлексы. В осуществлении зрачковой реакции принимают участие зрительный и глазодвигательные нервы. Исследуются реакции зрачков на свет и содружественное сокращение их при конвергенции и аккомодации. При исследовании реакции зрачков на свет исследуемого поворачивают лицом к свету, закрывают ладонями оба глаза, что приводит к расширению зрачков. Затем быстро отнимают одну руку и наблюдают прямую реакцию зрачка на свет. Для исследования содружественной реакции зрачков на свет один глаз исследуемого прикрывают ладонью, при этом содружественно расширяется зрачок второго глаза. Затем быстро отнимают ладонь - возникает содружественное сужение обоих зрачков.

Исследование реакции зрачков при конвергенции: исследуемый фиксирует взгляд на каком-либо приближающемся предмете - при этом глазные яблоки сходятся к переносью. Реакция зрачков при аккомодации заключается в том, что при рассматривании предмета, находящегося на расстоянии, зрачки расширяются, вблизи - суживаются. При болевом раздражении какого-либо участка кожи зрачки расширяются.

Имеется также ряд других методов исследования нервной системы.

Литература для изучения

1. Вегетативная нервная система (Анатомия и физиология), пер. с румын., Бухарест, 1978, - 123 с.
2. Багаев В. А., Ноздрачев А. Д., Пантелеев С. С. Ваговагальная рефлекторная дуга. Элементы структурно-функциональной организации. СПб., 1997. – 158 с.
3. Вейн А. М. Вегетативная нервная система (руководство для врача). М., 1998. – 234 с.
4. Говырин В. А. Трофическая функция симпатических нервов сердца и скелетных мышц. Л., 1967. -189 с.
5. Глазачев О. С. Вегетативная нервная система. Принцип строения. Функция. Методы исследования. М., 1995. - 256 с.
6. Гайворонский С.Е., Гайворонский А.И., Байбаков С.Е. Функционально-клиническая анатомия головного мозга: Учебное пособие. Изд-во: СпецЛит, 2010. <http://www.knigafund.ru/books/38238>
7. Костюк П.Г., Преображенский Н.Н. Механизмы интеграции висцеральных и соматических афферентных сигналов. Л.,1975. Ноздрачев А. Д. Вегетативная рефлекторная дуга. Л., 1978. – 234 с.
8. Ноздрачев А. Д., Чернышева М. П. Висцеральные рефлексы. Л., 1989. – 135с.
9. Ноздрачев Н.Д. Физиология вегетативной нервной системы. – Л: «Медицина», 1983. – 296 с.
10. Ноздрачев А. Д., Чумасов Е. И. Периферическая нервная система. СПб., 1999. – 267 с.
11. Ноздрачев А. Д., Янцев А. В. Автономная передача. СПб., 1995. Нормальная физиология: Курс физиологии функциональных систем / Под ред. К. В. Судакова. М., 1999. – 298 с.
12. Чумак А.Г. Физиология автономной нервной системы. Курс лекций. – Минск, БГУ, 2010. – 215 с.

13. *Скок В. И.* Физиология вегетативных ганглиев. Л., 1970. -156 с.
14. *Скок В. И., Иванов А. Я.* Естественная активность вегетативных ганглиев. Киев, 1989. – 289 с.
15. *Черниговский В. Н.* Нейрофизиологический анализ кортико-висцеральной рефлекторной дуги. Л., 1967. - 267 с.
16. *Лобко П. И.* и др. Вегетативная нервная система. Атлас, Минск, 1988. – 188 с.
17. *Ноздрачев А.Д.* Начала физиологии: учебник / Р.С. Орлов, А.Д. Ноздрачев. –М.: Геотар-Медиа, 2005. – 178 с.
18. *Гормонов С.Ю, Степанова С.В.* Основы физиологии и анатомии человека. Профессиональные заболевания: Учебное пособие. <http://www.knigafund.ru/books/42434>
19. Патологическая физиология: Учебное пособие для вузов. Из-во: Дрофа 2009. <http://www.knigafund.ru/books/38238>
20. Педиатрия: учебник для медвузов. Изд-во: СпецЛит, 2010. <http://www.knigafund.ru/books/38238>
21. *Никандров В.В.* Психология: учебник. Изд-во: Волтеср Клувер, 2009. <http://www.knigafund.ru/books/38238>