

- rhythms of tissue basophils in the dura mater of the rat during exposure to noise/vibration // Bull. Experim. Biology and Medicine. 1991. Vol. 111, No. 4. P. 410–411.
61. Chertok V.M., Laryushkina A.V., Kozhevnikova T.A. Local characteristics of the temporal organization of tissue basophils in the dura mater in adult rats // Neuroscience and Behavioral Physiology. 2001. Vol. 31, No. 3. P. 339–343.
 62. Kotsyuba A.E., Chertok V.M., Kotsyuba E.P. Nitrooxidergic nerve fibers of intracerebral vessels // Neuroscience and Behavioral Physiology. 2010. Vol. 40, No. 4. С. 451–455.
 63. Laryushkina A.V., Chertok V.M. Biological rhythms of tissue basophils in various sites of rat dura mater // Bull. Experim. Biol. Med. 2000. Vol. 129, No. 1. С. 83–85.
 64. Lundberg J.O., Gladwin M.T., Ahluwalia A. [et al.]. Nitrate and nitrite in biology, nutrition and therapeutics // Nat. Chem. Biol. 2009. Vol. 5, No. 12. P. 865–869.
 65. Motavkin P.A., Bactinov A.P. Das intraspinal Organ des Menschen // Medizin in Fernen Osten der UdSSR. Stuttgart: Hippokrates verlog, 1975. P. 51–59.
 66. Navarro X. Physiology of autonomic nervous system // Rev. Neurol. 2002. Vol. 35, No. 6. P. 553–562.
 67. O'Connor W.J. British physiologists 1885–1914. A biographical dictionary. Manchester: Manchester University Press, 1991. 575 p.
 68. Pigolkin Yu.I., Chertok V.M., Motavkin P.A. Age characteristics of the efferent innervation of the pia mater arteries in the human brain // Neuroscience and Behavioral Physiology. 1985. Vol. 15, No. 4. P. 343–350.
 69. Reutov V.P., Krushinsky A.L., Kuzenkov V.S., Koshelev V.B. Protective effect of hypoxic preconditioning on stress resistance of Krushinsky-Molodkina rats genetically prone to audiogenic epilepsy // Hypoxia Med. J. 2004. Vol. 12, No. 3–4. P. 51–54.

Поступила в редакцию 20.09.2015.

Новые представления о роли вегетативной нервной системы и систем генерации оксида азота в сосудах мозга

В.П. Реутов¹, В.М. Черток²

¹ Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН (117485, г. Москва, ул. Бултерова, 5а), ² Тихоокеанский государственный медицинский университет (690650, г. Владивосток, пр-т Острякова, 2)

Резюме. Приводится краткая история изучения вегетативной нервной системы и результаты многолетних исследований П.А. Мотавкина и его учеников, позволившие выделить мозговой и интрамедуллярный отделы вегетативной нервной системы (ВНС), отнести к ней паравазальные нервы и нервные клетки ганглиев, образующих функциональные связи с кровеносными сосудами и эпендимной оболочкой спинного мозга. Доказано, что внутримозговой отдел ВНС иннервирует интраорганные кровеносные сосуды, паравазальную соединительную ткань, глиальные мембраны и эпендимную оболочку. Интрамедуллярный отдел составляет с нервным аппаратом магистральных мозговых сосудов единое целое, что позволяет рассматривать их как отделы, имеющие общую организацию. Анализируется концепция, развиваемая авторами статьи, согласно которой медиаторы симпатического отдела ВНС норадреналин и адреналин, обладающие антиоксидантными и антирадикальными свойствами, защищают сосуды от повреждений, вызванных нарушениями циклов оксида азота и супероксидного анион-радикала и образованием высокотоксичного и реакционно-способного диоксида азота.

Ключевые слова: автономная нервная система, регуляция сосудистого тонуса, интраспинальный орган, диоксид азота.

УДК 611.822.018:616.8-091.81

СТРОЕНИЕ СЕРОГО ВЕЩЕСТВА СПИННОГО МОЗГА: НЕОПРЕДЕЛЕННОСТИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В.В. Порсева, В.В. Шилкин

Ярославский государственный медицинский университет (150000, г. Ярославль, ул. Революционная, 5)

Ключевые слова: серое вещество спинного мозга, ядро, пластинка, нейрон.

STRUCTURE OF THE GRAY MATTER OF THE SPINAL CORD – QUESTIONS AND RESEARCH ASPECTS

Porseva V.V., Shilkin V.V.

Yaroslavl State Medical University (5 Revolyutsionnaya St. Yaroslavl 150000 Russian Federation)

Summary. The article with the historical positions presented from the segmental to the neural structure of the gray matter of the spinal cord in humans and animals. Provides contradictory information about the topography of the nuclei of the autonomic nervous system, sensory and motor nuclei of the gray matter of the spinal cord, commissural, projection and intrinsic (not commissural, not projection) interneurons. Expands upon the topography of the lamines Rexed, criteria for identification of their cellular composition, orientation processes of the nerve cells, neurochemical characterization of the neuropile. Special attention is paid to the description of the diversity of neurons by shape, size, orientation processes, which are combined in the nucleus and lamines; similarity of the neurons that have the same function. At the same time, shown that neurons of the same shape and topography can perform various functions. Morphological studies are needed to identify groups of neurons that form functional clusters, modules, macro – and microneurons network.

Keywords: gray matter of the spinal cord, nucleus, lamina, neuron.

Pacific Medical Journal, 2016, No. 2, p. 20–30.

Учение о структурно-функциональной организации спинного мозга (СМ) постоянно дополняется новыми данными, помогающими понять закономерности его нейронного строения и функции как органа центральной нервной системы. Вместе с тем, осмысление новых данных создает, если не видимость аннигиляции традиционных, то неопределенность таких понятий как сегмент СМ, ядро серого вещества СМ, вставочный нейрон и других, весьма распространенных в научной и учебной литературе.

Сегменты, столбы и ядра спинного мозга

Основой сегментарного строения СМ являются данные о метамерном делении его серого вещества, имеющего связь с определенными участками кожи (дерматомами), внутренними органами (спланхнотомами) и мышцами (миотомами). Каждый метамер связан нервными

волокон, предшественниками нервов, с определенным участком нервной трубки (невромер).

Для удобства вся сложная структура СМ разбивается на отдельные части (отделы), сегменты, ядра, состоящие из нервных клеток, воспринимающих чувствительные импульсы, управляющих движениями, оказывающих адаптационно-трофические влияния на органы и ткани. С этой точки зрения оправданным является выделение следующих сегментарных уровней локализации центров управления: органами шеи (и органов, связанных с ней по развитию) – C_1-C_4 , верхней (у животных – передней) конечностью – C_5-T_2 , органами грудной и брюшной полостей – T_3-L_1 , симпатической иннервацией тела – C_8-L_{2-4} , нижней (у животных – задней) конечностью и промежностью – L_2-S_5 , Co_1 , парасимпатической иннервацией органов таза и промежности – S_2-S_4 .

Считается, что доказательством сегментарного строения СМ, помимо данных филогенеза и онтогенеза, служат:

- 1) наличие периодичности в выходе передних (вентральных) и задних (дорсальных) корешков спинномозговых нервов;
- 2) симметричность парных корешков спинномозговых нервов;
- 3) наличие межсегментарных промежутков, расположенных между корешками.

Однако анатомическое изучение наружного строения СМ как раз и не выявляет указанных особенностей:

- 1) количество корешковых нитей непостоянно в rostrocaudальном направлении [1, 6];
- 2) корешковые нити не имеют билатеральной симметричности [7];
- 3) протяженность входа/выхода корешковых нитей в СМ часто ассиметрична [2] и, определяя протяженность сегмента, различна в rostrocaudальном направлении;
- 4) часто нити соседних корешков перекрывают зоны входа/выхода в СМ, что исключает возможность его сопоставимого подразделения на сегменты снаружи [42];
- 5) внутри СМ распространение волокон корешковых нитей более широко, нежели зона их нахождения в латеральных бороздах его наружной поверхности [25].

Таким образом, создается впечатление об однородности внешнего (наружного) строения спинного мозга, что и является основой критики термина «сегмент».

Насколько же однородно внутреннее строение серого вещества СМ? Если рассматривать фронтальные сечения, разделяющие СМ человека на столбы, то гетерогенность их по ширине и по толщине очевидна. Это связано с размерами в его шейном отделе, на уровне шейного утолщения, в грудном отделе, на уровне пояснично-крестцового утолщения, в крестцово-копчиковом отделе. Подобная гетерогенность проявляется и при исследовании нейронов, образующих ядра серого вещества. Аналогичная картина отмечается и в СМ животных.

Вертикальная ориентация человека и горизонтальная животных заставляет в дальнейшем использовать универсальную биологическую терминологию – вентральный, дорсальный, ростральный, каудальный, поперечный, когда речь идет об ориентации структур СМ, направленности тел нейронов, их отростков.

Следует обратить внимание, что обычно для деления нейронов употребляют термины, закрепленные в Terminologia Histologica (2008, 2009): мотонейрон (двигательный нейрон), афферентный нейрон (сенсорный, чувствительный нейрон, первичный чувствительный нейрон, первичный афферент), интернейрон (вставочный нейрон), комиссуральный нейрон, проекционный нейрон, висцеральный двигательный нейрон, преганглионарный нейрон, автономный нейрон, а также употребляемые в биологической литературе термины: интринзитный или ипсилатеральный интернейрон (некомиссуральный и непроекционный, отростки которого не покидают область нахождения тела нейрона).

По мнению П.Г. Пивченко [7], в СМ отсутствуют сегментарно расположенные центры (ядра): все комплексы морфологически и функционально однотипных клеток выявляются на всем протяжении или на протяжении его отрезка, соответственно протяженности иннервируемого субстрата. Действительно, в центре дорсального рога располагается собственное ядро, которое присутствует на всех уровнях СМ. Другие ядра имеют ограниченное распространение.

В основании дорсального рога, дорсолатерально от центрального канала, имеется грудное, или дорсальное, ядро (Штиллинга–Кларка) овальной формы. Однако до настоящего времени отсутствует единое мнение о его топографии. Так, у человека некоторые авторы дорсальное ядро располагают латерально от центрального канала на уровне сегментов с T_1 по L_2 [38], другие находят его позади центрального канала соответственно сегментам T_2-T_{12} [50]. У крысы дорсальное ядро локализуется у основания дорсального рога на уровне сегментов T_2-L_2 [35, 36]. У крупных млекопитающих дорсальное ядро располагается дорсолатерально от центрального канала на уровне сегментов C_8-L_3 [20]. В ряду позвоночных клетки этого ядра имеют самую разнообразную форму: овальную, грушевидную, звездчатую, вытянутую и, как правило, средние (20–30 мкм в диаметре) или крупные (30–40 мкм в диаметре) размеры [33]. Разнообразие клеточного состава дорсального ядра у млекопитающих объясняется полифункциональностью его нейронов, которые обеспечивают конвергенцию корковых сенсорных путей.

В промежуточной области серого вещества СМ, вблизи от центральных структур располагается промежуточно-медиальное ядро. В ранних работах Н.К. Anderson [12] по удалению симпатических паравертебральных узлов показано, что симпатические волокна в СМ «берут начало от клеток парацентральной

группы, которая расположена на обеих сторонах центрального канала, непосредственно вентрально от «столбов Кларка». После односторонней грудной или брюшной симпатэктомии установлено, что клетки промежуточно-медиального ядра являются вставочными между афферентными и висцеральными эфферентными нейронами [41]. Очевидно, нейроны промежуточно-медиального ядра СМ выполняют роль как афферентного центра вегетативной рефлекторной дуги, так и проекционных интернейронов, формирующих спиноталамические пути [6, 27].

Висцеросенсорная функция нейронов промежуточно-медиального ядра подкрепляется его распространенностью от сегмента С₈ до сегмента L₄, на уровне которых у крысы выходят белые соединительные ветви спинномозговых нервов, содержащие преганглионарные симпатические волокна [4]. В большей части работ промежуточно-медиальное ядро, в отличие от промежуточно-латерального, располагают вдоль всей длины серого вещества СМ у крысы, собаки и человека, что подтверждает проекционную функцию его нейронов [26, 27, 35, 36]. Последние исследования удостоверяют висцеро- и соматосенсорную функцию промежуточно-медиального ядра, иммунореактивные клетки которого, содержащие холинацетилтрансферазу, распространяются в пластинку X и в область основания дорсального рога, образуют связи с симпатическими преганглионарными нейронами, участвуя тем самым в формировании симпатического модуля промежуточной области серого вещества СМ [7, 16].

В промежуточной зоне тораколумбального отдела СМ располагается промежуточно-латеральное ядро, которое включает морфологически различные группы клеток, объединяемые в ядра [4, 14, 17, 18]:

- 1) главное промежуточно-латеральное ядро соответствует боковому рогу;
- 2) центральное автономное ядро, локализованное позади центрального канала в дорсальной серой спайке;
- 3) вставочные нейроны (вставочное ядро), сформированное цепочкой клеток, идущей от центрального к главному промежуточно-латеральному ядру.

Аналогичные ядра присутствуют и в крестцовых сегментах СМ, где располагаются парасимпатические преганглионарные нейроны – на уровне S₂–S₄ у кошки и на уровне S₁–S₄ у крысы [7, 37].

Промежуточно-латеральное ядро у человека и других млекопитающих имеет различную протяженность, располагаясь в следующих сегментах СМ: T₁–L₃ – у крысы [22, 35, 36], C₆–L₆ – у кролика [7]; C₈–L₃ – у кошки [6], C₈–L₄ – у собаки [26]; T₁–L₁ – у человека [50]. Ряд авторов уровень каудального распространения нейронов данного ядра в спинном мозге крысы ограничивает сегментом L₄ [7, 8, 14].

В конце XX века нейрофизиологи заявили о присутствии в сером веществе СМ не только симпатических преганглионарных нейронов, но и симпатических

интернейронов, которые не образуют ядер. Ряд авторов морфологически определяет эти интернейроны в промежуточной зоне дорсальнее преганглионарных нейронов и в медиальных частях пластинок I–IV дорсального рога [17, 55]. Другие исследователи предполагают их в базальной части дорсального рога, признавая за V пластинкой висцеросенсорную функцию [17]. Интересно, что на границе V и VII пластинок расположены разделительные клетки, которые, возможно, и являются симпатическими интернейронами [14, 53]. Это не исключает их иную локализацию: по данным последних исследований медиальные части I–V пластинок содержат мультиполярные интернейроны, относящиеся к премоторным, т.е. связанными как с симпатическими преганглионарами, так и с мотонейронами [30, 34, 53, 55].

Проекции к преганглионарным нейронам автономной нервной системы обнаружены и от группы мультиполярных нейронов, локализованной в белом веществе вентролатерально от латерального края дорсального рога, обозначаемой как латеральные спинальные ядра, которые присутствуют на всех уровнях СМ [22, 35, 36, 50]. Вентральное спинальных ядер в боковых канатиках расположена канатиковая часть промежуточно-латерального ядра [4, 14, 17].

Нервные клетки вентральных рогов на основании интеграции их строения и функции еще в конце XIX столетия объединили в две группы: вентромедиальную и вентролатеральную как у человека, так и у животных, о чем свидетельствуют руководства П. Тилло (1883) и Л. Франка (1890)*. Медиальная группа иннервирует мышцы, развивающиеся из дорсальной части миотомов, а латеральная – мышцы, происходящие из вентральной части миотомов. При этом, чем каудальнее находятся иннервируемые мышцы, тем латеральнее лежат иннервирующие их клетки.

Эти данные нашли подтверждение в более поздних исследованиях, показавших, что мотонейроны мышц разгибателей, а также иннервирующие туловище и передние конечности, располагаются впереди от мотонейронов, иннервирующих сгибатели. Латеральные мотонейроны, дорсолатеральная группа которых располагается в поясничном утолщении СМ, иннервируют мышцы задних конечностей. Но, с 80-х годов XX века и по настоящее время в литературе можно найти данные о двух–пяти двигательных ядрах на всем протяжении спинного мозга.

Наибольшее число двигательных ядер найдено в передних (вентральных) столбах на уровне шейного и пояснично-крестцового утолщений [22, 35, 36, 10]. В грудном отделе СМ более двух ядер не находят даже у высших приматов, объясняя их малое число

* Тилло П. О спинном мозге и его оболочках // Руководство к топографической анатомии в применении к хирургии. Санкт-Петербург: Издание К.Л. Риккера, 1883. Ч. 2. Отд. 2. Гл. 3. С. 371–386. Франк Л. Руководство к анатомии домашних животных, главным образом лошади. Изд-во Дерпт, 1890. Ч. 2. Отд. 7. С. 541–552.

особенностями иннервации гипаксиальной мускулатуры туловища, тогда как в области шейного и пояснично-крестцового утолщений локализируются центры иннервации мышц верхних конечностей (C_5-T_{1-2}), осуществляющих тонкие движения (трудовую деятельность), и нижних конечностей (L_2-S_4), ответственных за локомоцию и позу стояния [50]. Считается, что медиальные ядра развиты на протяжении сегментов C_1-L_4 и иннервируют мышцы туловища, а мышцы конечностей снабжаются иннервацией из групп латеральных ядер [10, 22, 35, 36, 50].

Совершенно очевидно, что несмотря на условность термина «сегмент», без его употребления невозможно говорить ни о конкретном строении серого вещества СМ, ни об особенностях его на различных уровнях, ни о сегментарных закономерностях иннервации органов и областей тела, ни об уровне и характере патологических процессов. На представлениях о сегментарном строении серого вещества базируются и современные данные о пластинчатой структуре СМ и о морфофункциональной характеристике его клеточного состава.

Пластинки серого вещества СМ и их нейроны

Гетерогенность столбов СМ прослеживается не только в росто-каудальном, но и в вентро-дорсальном направлении, о чем свидетельствует топография и клеточный состав пластинок серого вещества, называемых обычно пластинками Рекседа (см. рис. 1, а, б). В. Rexed [46] описал топографию серого вещества на поперечных сечениях СМ кошки, используя цитологический подход, исключив из анализа дендроархитектонику. Предложенная им схема включает десять пластинок (I–X), из которых первые девять располагаются от верхушки дорсального рога серого вещества до верхушки вентрального рога, а десятая пластинка занимает область вокруг центрального канала и относится к центральным структурам СМ.

Современные представления о пластинчатом строении серого вещества СМ у млекопитающих основаны на изучении различных животных: мыши [9, 51], крысы [8, 35, 36, 52], кошки [49], свиньи [16], обезьяны [45] и человека [50]. Считается, что пластинчатое строение серого вещества СМ характерно не только для млекопитающих, но и для некоторых представителей класса птиц [59]. При этом за основу берутся классические представления о cito- и дендроархитектонике пластинок СМ у кошки, которые практически аналогичны пластинкам крысы.

Трудность определения границ между различными пластинками в сером веществе СМ была отмечена еще Рекседом [46], который рассматривал их не как «строгие границы», а как нечеткие «переходные зоны». В течение последующих лет критерии разграничения пластинок усложнились выявленными уровнями (отделы и сегменты), возрастной, половой и видовой специфичностью [7, 35, 36, 39].

С.Н. Оленев [6] на основании морфологических особенностей серого вещества разных уровней СМ у млекопитающих выделял пластинки I–III, которые соответствуют задним (дорсальным) рогам, пластинки VIII–IX, соответствующие передним (вентральным) рогам. Остальные пластинки (IV–VII) отнесены автором к промежуточной зоне. R.P. Dum и P.L. Strick [19] на уровнях C_2-C_5 и C_6-T_2 в промежуточной зоне серого вещества СМ обезьяны выделили пластинки V–VIII. У грызунов агуты в шейном утолщении (C_4-T_1), грудном отделе (T_7-T_{10}) и в поясничном утолщении (L_4-S_1) в дорсальном роге описаны пластинки I–IV, а в вентральном роге – пластинки VII–IX [21]. Эти данные предусматривают изменение взглядов на структуру основных частей серого вещества СМ на продольных и поперечных сечениях и не являются доказательством необходимости пересмотра представлений Рекседа и его последователей.

Топографически пластинки Рекседа соответствуют, в основном, анатомическим частям серого вещества: в дорсальном роге нейроны располагаются по верхушке головки в виде тонкого ободка – пластинка I, головке соответствует пластинка II, шейке – пластинки III и IV, основанию рога – пластинка V. Наличие пластинки VI спорно.

T.J. Steiner и L.M. Turner [52], исследуя размеры нейронов и плотность их распределения в сером веществе на всех уровнях СМ, пришли к выводу, что у взрослых крыс пластинка VI отсутствует, и дорсальный рог включает только пластинки I–V. С. Molander et al. [35, 36], G. Grant, H.R. Koerber [22] считают, что пластинка VI выявляется только в области утолщений СМ крысы, а именно с сегмента C_4 по T_1 и с сегмента L_3 по S_1 . Границы данной пластинки топографически трудно определяемы в связи с отсутствием четких отличий нейронов пластинок V и VI. В связи с этим пластинки V и VI в СМ человека и в СМ птиц объединяют в одну, а межламинарную границу проводят не поперечно, а дорсовентрально [50, 59]. У других представителей позвоночных пластинок V и VI рассматривают отдельно только в области шейного и пояснично-крестцового утолщений, в которых пластинка VI относится к дорсальному рогу и граничит с промежуточной зоной.

Пластинка VII соответствует промежуточной зоне, занимая, как и пластинка VIII, часть вентрального рога только в области утолщений СМ. Пластинки VII, VIII и X четких границ не имеют. Топографически пластинка X относится к центральным структурам СМ и располагается в области центрального канала. Пластинка IX как таковая отсутствует – она представлена двигательными ядрами, количество и локализация которых в вентральном роге зависят от уровня спинного мозга.

Некоторые пластинки, помимо топографических границ, можно разграничить по размерам нейронов и направленности максимальных диаметров тел нервных клеток, ориентации и нейрохимической

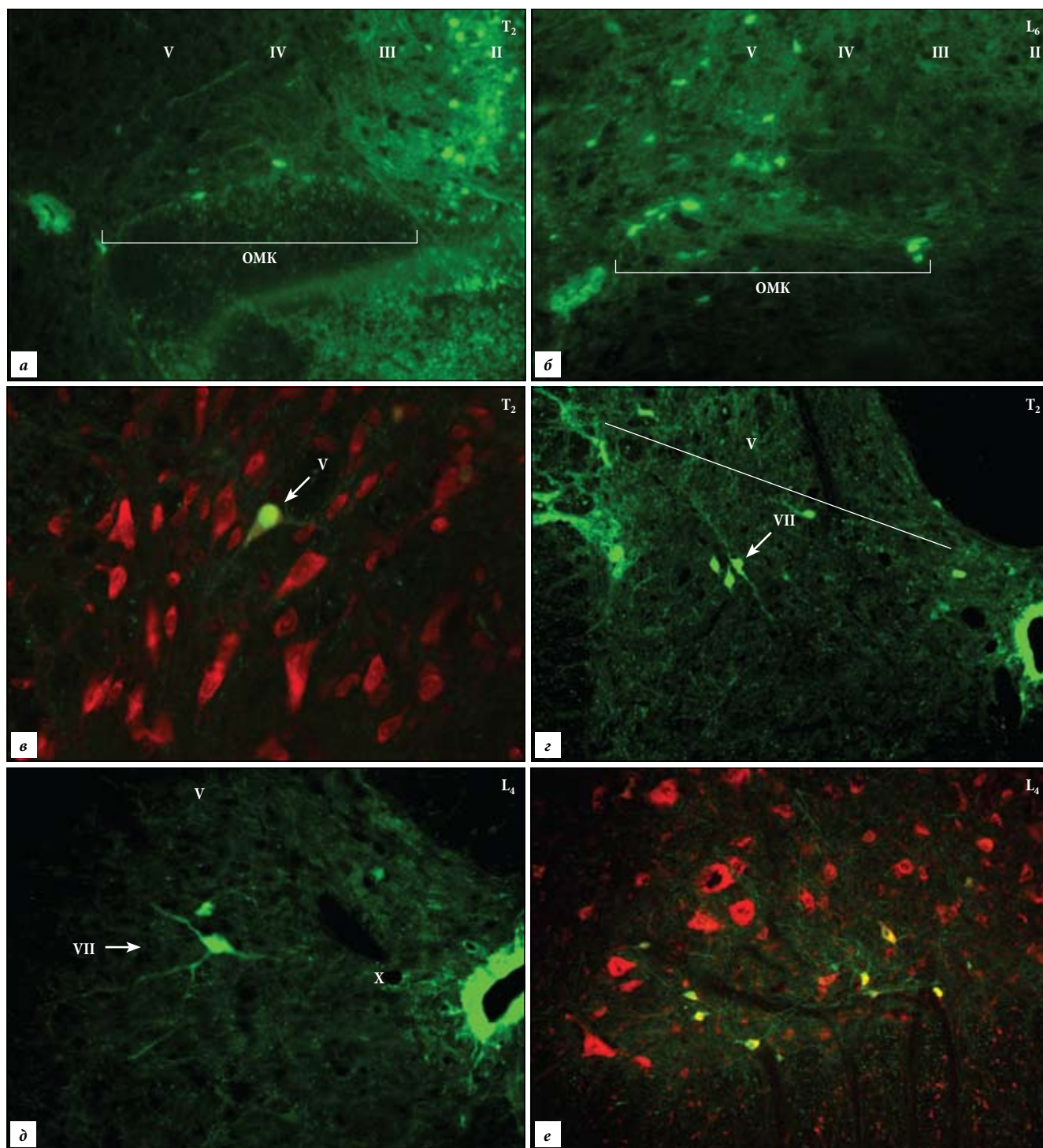


Рис. 1. Интернейроны различных сегментов спинного мозга с иммунореактивностью к кальбиндину: а-в – мыши линии C57/BL6; г-е – белые крысы. Римскими цифрами обозначены пластинки Рекседа, стрелками указаны интернейроны; ОМК – область медиального края (дорсального рога); а, б, д, е – $\times 200$; в – $\times 400$, г – $\times 100$.

характеристике их отростков. Нейропил пластинки I содержит дендриты, ветвящиеся как в поперечном, так и в rostrocaudальном направлении [3, 29, 35, 36, 50]. У большинства нейронов пластинки II дендритные арборизации располагаются rostrocaudально [23, 60].

Нейроны пластинки III по ветвлению дендритов делятся на два типа: rostrocaudальной ориентации,

невыходящие за пределы пластинки, и дорсовентральной ориентации, пересекающие несколько пластин [40]. Отличительной особенностью пластинки IV является ветвление отростков нейронов во всех плоскостях с преимущественным распространением в поперечном направлении [56].

Нейропил медиальной части пластинки V отличается от нейропила пластинки IV преимущественным

ветвлением дендритов в дорсовентральном направлении [49]. Дендритные проекции нейронов пластинки V обнаруживают нейрональные связи с нейронами пластинок II, III, IV и VII, а аксональные их проекции свидетельствуют о принадлежности этих клеток к комиссуральным и ипсилатеральным премоторным интернейронам [30, 34, 53].

Пластинка V – самая широкая, ее можно легко идентифицировать по сетчатому виду серого вещества в латеральной части [35, 36]. Наличие пластинки VI на уровне утолщений СМ определяется по более темному виду ее нейронов при окраске толуидиновым синим [35, 36, 46, 56].

Наряду с пластинками Рекседа дорсальный рог содержит особую зону, которая занимает его медиальную треть. Именно здесь, в пластинках III, IV и V у крысы, обезьяны и человека обнаружена преимущественно дорсовентральная ориентация отростков интернейронов [15, 45, 50] (рис. 1, в).

Пластинка VII идентифицируется по поперечной ориентации тел нейронов и их отростков, формирующих многочисленные ветвления [3, 38] (рис. 1, г, д). Клетки именно этой пластинки образуют цепочку разделительных нейронов на границе пластинок V и VII, симпатические ядра тораколумбального отдела, парасимпатические ядра крестцового отдела СМ и промежуточно-медиальное ядро [4, 14, 17, 18, 53]. Пластинка VIII принадлежит вентральному рогу и примыкает к пластинкам VII и X и к медиальным двигательным ядрам пластинки IX. Ее нейроны имеют дорсовентральную поляризацию дендритных ветвлений, следующих контрлатерально [3, 50].

Пластинка IX, представленная мотонейронами, располагается в вентральном роге и легко идентифицируется по четко очерченным группам, в основном, крупных клеток, расположенных вблизи латеральной и вентромедиальной поверхности рога. Мотонейроны отличаются от других нейронов размерами, мультиполярной формой клеточных тел, обилием в них крупных гранул нислевского вещества [3, 7, 10, 35, 36].

Границы пластинки X определяются с трудом из-за рядом расположенных пластинок: вентролатерально – VIII, латерально – VII, дорсолатерально – V. У человека в пластинке X присутствуют только биполярные нейроны с дорсовентральной ориентацией дендритов в центральной и дорсальной частях, и с rostrocaudальной ориентацией – в вентральной части пластинки [50].

Как видно, учение о пластинчатом строении серого вещества СМ имеет свои неопределенности, противоречия и условности, число которых увеличивается при изучении формы и размера тел нервных клеток.

Что касается размеров нейронов, то в литературе чаще встречается их качественная характеристика: мелкие–крупные, крупнее–мельче. Иногда приводятся размеры конкретных клеток. Так, в пластинке I у крысы выделяют мелкие (диаметрами 5–10 и 9–13 мкм),

средние (10–15 мкм) и крупные (30–50 мкм) нейроны [3, 13, 23, 35, 57]. Последние, вероятно, идентичны гигантским клеткам Вальдейера [38], являясь проекционными интернейронами I пластинки [57]. В пластинке II у крысы большинство нейронов имеют диаметр 10,5 мкм и практически не отличаются от мелких и средних нейронов пластинки I [3, 13, 35, 36]. Размеры нейронов пластинки III с диаметром от 8 до 10,5 мкм также мало отличаются по размеру от нейронов пластинок I и II у крысы [15], но в области утолщений СМ у мыши и обезьяны они крупнее [40]. Явное отличие нервных клеток дорсального рога появляется в пластинке IV, где их размеры достигают 12–26, 10–30 и 35–45 мкм, что сопоставимо с нейронами пластинки V [3, 15, 35, 36, 56]. В пластинке VII у крысы присутствует однородная популяция нейронов, диаметры которых составляют 20–40 мкм [4, 14, 16]. В пластинке VIII нейроны разнороднее и крупнее, чем в пластинке VII [22]. В пластинке X подобные клетки располагаются компактнее, они меньше по диаметру, чем в рядом расположенных пластинках [3, 22].

Самыми крупными обычно считаются мотонейроны, но их детальное исследование показывает, что они имеют различные параметры. С учетом размеров и их функциональных характеристик мотонейроны в СМ разделяют на крупные (α) и мелкие (β и γ). Крупные α -мотонейроны достигают у крысы 40–55 мкм, у свиньи – 40–80 мкм, у человека – 60–80 мкм [3, 13, 16, 35, 50]. Шейные мотонейроны крупнее поясничных, мотонейроны латеральных ядер крупнее мотонейронов медиальных ядер [8, 10, 35, 36, 50].

Функциональную принадлежность нейронов рассматривают в совокупности размерных и топографических характеристик, соотнося с формой клеточных тел и аксональными проекциями. Так, в пластинке I крупные клетки с толстым длинным аксоном, локализованные в латеральной области, являясь проекционными, связаны с супраспинальными структурами – ядрами парабрахияльной области, ретикулярной формации и солитарного тракта, центральным серым веществом среднего мозга, гипоталамусом, таламусом, которые контролируют сердечно-сосудистую и дыхательную системы [23, 43, 47]. Здесь же располагаются веретеновидные и призматические клетки, сплюсненные (плоские) клетки – в средней трети пластинки, а мультиполярные клетки – в медиальной части пластинки [29]. При этом интернейроны медиальной области относятся к премоторным интернейронам и формируют контрлатеральные связи, т.е. частично являются комиссуральными. Ипсилатеральные соединения образуют интернейроны, распространенные по всей толщине пластинки I [23]. Многие авторы, однако, отмечают равномерность распределения разных клеточных типов в пределах этой пластинки [35, 36, 50].

Часть исследователей устанавливали связь выделенных типов нейронов пластинки I с поступающей

афферентацией. Так, A.J. Todd [57] считает, что веретенообразные клетки обеспечивают ноцицептивные реакции, реагируя на высокую температуру. Большинство мультиполярных клеток является ноцицептивными, но реагирует на высокие и низкие температуры, пирамидальные клетки отвечают только на холодовые раздражения. При этом веретенообразные клетки имеют не миелинизированные, а пирамидальные и мультиполярные клетки – миелинизированные аксоны [29, 35, 36, 50]. Но при иммуногистохимическом исследовании белков нейрофиламентов массой 200 кДа оказалось, что нейроны пластинки I и их отростки являются иммунонегативными [44]. При морфологическом разнообразии нейронов в I пластинке часть авторов не обнаруживала корреляций между структурой и функцией клеток, указывая на широкое присутствие идентичных морфологических типов нейронов и в других пластинках дорсального рога СМ [22, 28].

В пластинке II у крысы и кошки в настоящее время выделяют до 5 типов клеток: островковые, центральные, радиальные, вертикальные и звездчатые нейроны [23, 31, 57, 60]. Вертикальные клетки располагаются преимущественно в латеральной, а радиальные клетки – в медиальной части пластинки, островковые и центральные клетки – по всей ее ширине, звездчатые нейроны – на границе пластинок II и III [23, 47, 57]. У человека во II пластинке подробно описаны четыре типа нейронов, различающихся геометрией аксональных ветвлений [50]. В центральной части пластинки локализуются островковые клетки (30%) с ветвлением отростков в rostrocaudальном направлении. Нитевидные клетки (20%) имеют асимметричные дендриты и дорсально направленный в пластинку I аксон. Вьющиеся клетки (10%) локализуются в наружной части пластинки и характеризуются сложным строением дендритного дерева и также с дорсальным направлением аксона. Звездчатые клетки (40%) занимают всю медиальную часть пластинки и характеризуются самым простым дендритическим рисунком и вентральным направлением аксона (в пластинки III–IV). Около 25–30% нейронов пластинки II отличаются от всех вышеописанных типов [31, 57, 60].

Есть основания объединить пластинки I и II в поверхностную область дорсального рога (ПОДР): однотипные их нейроны участвуют в образовании локальных цепей, связанных с первичными афферентами, тонкие миелинизированные Ад- и немиелинизированные С-волокна, которые проводят импульсы термо- и ноцицептивной чувствительности [31, 42]. На нейронах ПОДР заканчивается и часть механорецептивных волокон [57]. По мнению R. Ruscheweyh et al. [48], в I пластинке сосредоточены термо-, ноцицептивные и мультимодальные волокна первичных афферентов, в поверхностной части II пластинки – ноцицептивные, в глубокой части – волокна от низкопороговых рецепторов. К полимодальным ноцицептивным элементам

относят мультиполярные клетки, на которых преобладают входы от С-волокон первичных афферентов, связанных с тепловыми и холодowymi рецепторами [25]. На части из них заканчиваются Ад-волокна первичных афферентов, связанные с тактильными рецепторами. Пирамидальный тип нейронов является узкоспецифичным и реагирует только на слабые холодовые раздражения [11].

Островковые клетки и большинство центральных клеток иннервируются в основном С-волоконками, в то время как вертикальные и радиальные нейроны могут получать моносинаптические входы как от С-, так и от Ад-волокон первичных афферентов [23, 60]. При этом С-волокна, экспрессирующие ноцицептивные рецепторы, считаются пресинаптическими для вертикальных и радиальных клеток [58]. Другие же говорят о том, что С-волокна являются пресинаптическими для всех типов клеток ПОДР [31].

Внутри этой области, как правило, в качестве медиатора выступает гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), и только гигантские клетки пластинки I получают входы не от первичных афферентов, а от интернейронов с глутаматом [43]. На волокнах первичных афферентов в СМ образуются аксо-аксональные синапсы ГАМК-ергического пресинаптического торможения [60]. Моноамины, норадреналин и серотонин подавляют входы первичных афферентов также через пресинаптические механизмы [32]. Электрофизиологические исследования выявляют синаптические связи различных клеточных типов ПОДР: островковые клетки образуют ГАМК-ергические синапсы на центральных клетках, центральные клетки – глутаматергические синапсы на вертикальных клетках [31, 32]. При этом каждый морфологический тип нейронов формирует синапсы с более чем одним видом тормозных интернейронов [60]. В дорсальном роге холинергические аксональные бутоны, содержащие ГАМК, участвуют в пресинаптическом торможении как ноцицептивной, так и неноцицептивной импульсации, поступающей с первичных афферентов, что показано у крыс, где эти бутоны контактируют пресинаптически с центральными элементами синаптических гломерул первичных афферентов [47].

Как видно, ПОДР – очень сложная комплексная область серого вещества дорсального рога СМ, где не представляется возможным на основании только лишь морфологических особенностей отличить один тип нейрона от другого.

Пластинки III и IV объединяют глубокую область дорсального рога (ГОДР) СМ, на которую проецируется информация от механорецепторов (давление, растяжение, прикосновение, вибрация), образованных крупными миелиновыми А-волоконками первичных афферентов [32, 54]. У мыши, крысы, кошки и обезьяны интернейроны III и IV пластинок гетерогенны по форме клеточных тел. Среди них описаны веретеновидные, округлые, треугольные,

пирамидальные [3, 35, 36, 49]. По ветвлению дендритов интернейроны делят на антенноподобные, радиальные и поперечные [38].

Обычно в этих пластинках выделяют три участка концентрации интернейронов: латеральный, срединный, медиальный, что объясняется проявлением первичной соматотопии, т.е. гистотопографическим обособлением групп клеток, принимающих импульсы различной модальности [7]. Данный феномен связан с известным соматотопическим принципом проекции периферических афферентов на нейроны дорсального рога СМ: медиальная проекция дистальных и латеральная проекция проксимальных афферентов [50]. Срединная часть пластинок содержит как мелкие, так и крупные нейроны собственного ядра дорсального рога различной формы, которые относят к проекционным, формирующим спиноталамические пути [15]. Существенно, что при иммуногистохимическом исследовании кальбиндина 28 кДа, последний выявляется в популяциях мелких нейронов как ПОДР, так и ГОДР СМ мыши, и не выявляется в крупных проекционных клетках пластинок I и II [9], что дает надежду на разделение интринзитных и проекционных интернейронов.

Часть авторов объединяет интернейроны пластинок IV с нейронами пластинок V и VI в *wide dynamic range neurons*, где нервные клетки имеют самые большие размеры среди нейронов дорсального рога и обеспечивают связь с супраспинальными структурами, т.е. относятся к проекционным [35, 36, 45, 50]. Выше приводились другие точки зрения, что свидетельствует о плюрализме мнений не только по поводу клеточного состава и топографии собственного ядра, но и о его функциональном значении.

В пластинке V СМ крысы и кошки присутствуют звездчатые, круглые веретеновидные и треугольные нейроны [13, 49], причем в медиальной части определяются веретеновидные и треугольные клетки, а в латеральной – мультиполярные [38]. Нейроны этой пластинки несут до 11 первичных дендритов, сложный рисунок которых прослеживается в пластинке VII и в области собственного ядра дорсального рога СМ, и ветви которых доходят до пластинок I и II ПОДР, а аксональные их проекции свидетельствуют о принадлежности этих клеток к комиссуральным и ипсилатеральным премоторным интернейронам [30, 34, 53].

Медиальные части пластинок V и VI имеют сходный с пластинкой IV клеточный состав, а дендриты нейронов латеральных частей достигают белого вещества латеральных канатиков [50]. У человека в пластинках V–VI форма нейронов отличается в медиальной (веретеновидная) и латеральной (треугольная) частях, в срединной же части клетки имеют веретеновидную и треугольную форму.

Пластинка VII в шейном и пояснично-крестцовом утолщениях СМ углубляется в вентральный рог, занимая его дорсальную, центральную и вентральную части,

вплоть до верхушки вентрального рога [22, 35, 36, 50, 52]. У человека нейроны VII пластинки имеют самую разнообразную форму с преимущественной локализацией в латеральных частях пластинки веретеновидных клеток, в центральной части – мультиполярных, в вентральных частях треугольных [38]. Отличием нейронов данной пластинки СМ человека [50] от нейронов VI и VIII пластинок служит их меньшая плотность и более обильная дендритная арборизация.

У крысы форма симпатических преганглионарных нейронов, расположенных в пластинке VII, неодинакова и связана с их поперечной ориентацией. Так, нейроны главного ядра мультиполярные, их дендриты ветвятся в медио-латеральном поперечном направлении. Нейроны вставочного ядра имеют, как правило, веретеновидную или треугольную форму с ветвлением дендритов в росто-каудальном направлении. Нейроны центрального ядра веретеновидные, но их дендриты ориентированы дорсо-вентрально [14]. Описанные клеточные типы следует дифференцировать от разделительных клеток VII пластинки, которые вытянуты в медио-латеральном поперечном направлении и являются веретеновидными биполярными нейронами, возможно образующими связи с клетками латеральных спинальных ядер [8, 14].

Часть клеточных элементов промежуточной области относится к комиссуральным интернейронам, которые участвуют в формировании премоторных путей от ипсилатеральной группы интернейронов, связанных с проприорецепторами [24]. Они представлены звездчатыми клетками, сходными с мотонейронами, но отличаются от них большей округлостью тела и периферическим расположением ядра [35, 36]. Возможно они и являются холинергическими премоторными нейронами [30, 34, 53].

У крысы нейроны VIII пластинки имеют поперечную ориентацию, их аксоны переходят на противоположную сторону [3], т.е. относятся к комиссуральным. По мнению G. Grant, H.R. Koerber [22], комиссуральные нейроны пластинки VIII связаны с ретикулярной формацией СМ.

У крысы на всех уровнях СМ мотонейроны формируют медиальные и латеральные клеточные группы, которые располагаются в поверхностной части вентрального рога СМ. Но в области утолщений СМ, в сегментах С₄–Т₁ и Т₁₂–L₆ в дорсолатеральной части вентрального рога у крысы располагаются дополнительные группы мотонейронов, связанные с гипаксиальной мускулатурой. У человека дополнительно выделяют центральную группу мотонейронов вентрального рога на всех уровнях СМ, а вентромедиальную группу выделяют только на уровнях с С₁ по L₄ [50]. У животных, включая обезьяну, собаку, кошку, крысу, медиальная группа мотонейронов прослеживается на всем протяжении СМ [7].

В пластинках VII, VIII и IX вблизи от мотонейронов расположены премоторные нейроны, имеющие

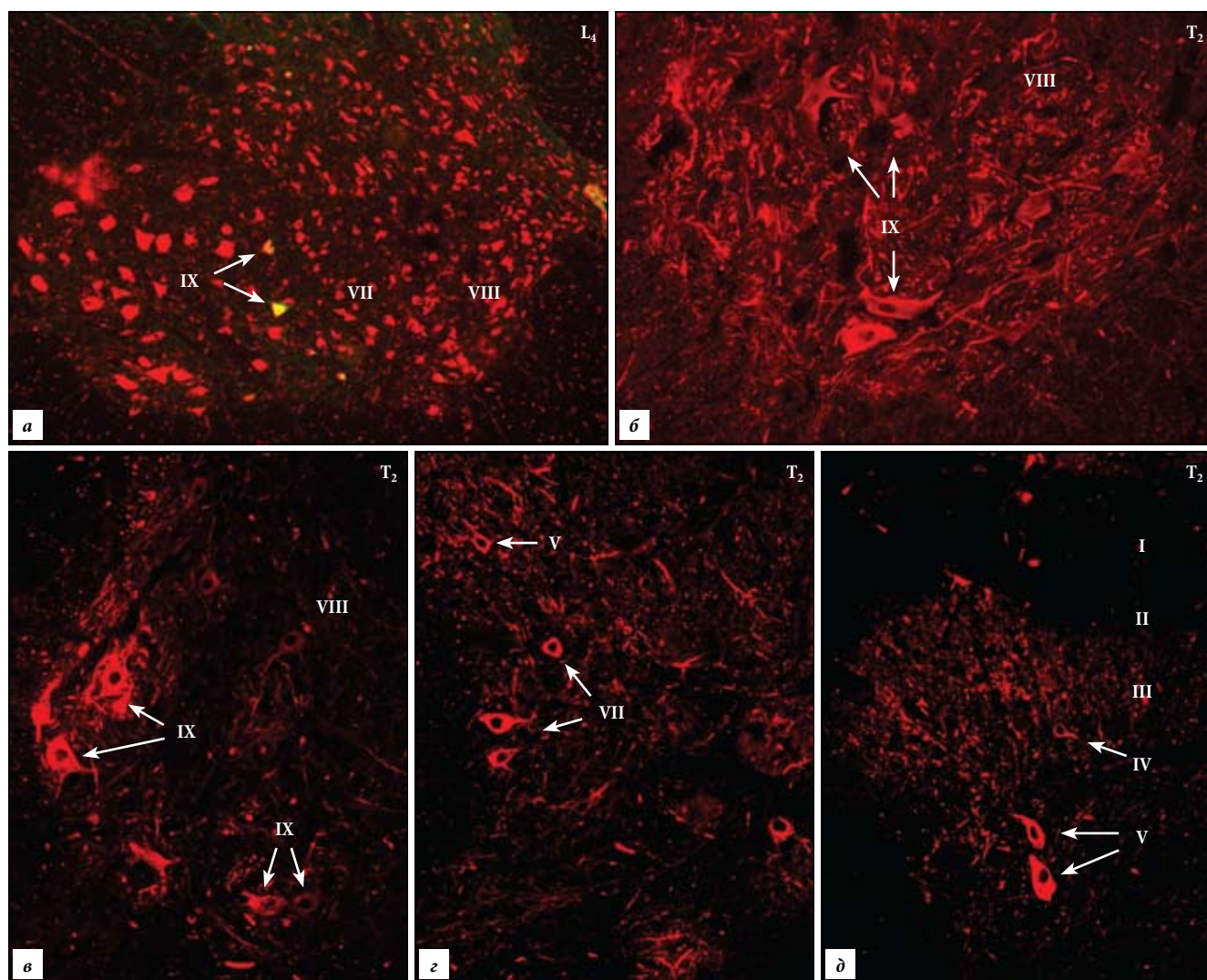


Рис. 2. Иммунореактивные мотонейроны и интернейроны спинного мозга:

а, в-д – белые крысы, б – мыши линии C57/BL6. Римскими цифрами обозначены пластинки Рекседа, стрелками указаны нейроны: а – с кальбиндином, б-д – с белком нейрофиламентов. а – $\times 30$, б-д – $\times 200$.

округлую, веретеновидную и треугольную формы с 2–3 дендритами, именуемые клетками Реншоу – короткоаксонные ингибиторные нейроны [13], у крыс описываемые как мелкие звездчатые нейроны [3, 8].

В X пластинке крысы выделяют различные по форме интернейроны – овальные и веретеновидные, пирамидальные, звездчатые и веретеновидные и мультиполярные [13, 21, 22]. Все они оказывают модулирующее влияние на двигательные нейроны и относятся к премоторным [13].

У человека и животных в сером веществе СМ около центрального канала с большим постоянством присутствуют типичные для спинномозговых узлов псевдоуниполярные нейроны, гетеротопия которых сохраняется в течение всей жизни организма, а также интрамедуллярный тораколумбальный нерв и нейроны автономной нервной системы, известные по литературе как нервы и нейроны Мотавкина, относящиеся к периферическому отделу нервной системы [5].

Как видно, морфологи накопили огромный материал о спинном мозге – от его сегментарного и ламинарного строения до топографии ядер и строения нейронов. К сожалению, полученные к настоящему времени данные о гистохимической и иммуногистохимической характеристике нервных клеток СМ только закладывают основы идентификации проекционных, комиссуральных и интринзитных нейронов и выделения премоторных интернейронов, без чего невозможна расшифровка структуры межнейрональных связей.

Считается, что возможным маркером наиболее изученной субпопуляции премоторных нейронов – клеток Реншоу – может служить кальбиндин. Но, как показывают современные исследования, экспрессия кальбиндина (28 кДа) свойственна субпопуляции нейронов, располагающихся в различных пластинках СМ и выполняющих различные функции. В контексте настоящего сообщения существенно, что кальбиндин не выявлен ни у мыши, ни у крысы в проекционных нейронах пластинок I (клетки

Вальдейера) и III–IV (собственное ядро дорсального рога). Однако кальбиндин постоянно присутствует в интернейронах области медиального края дорсального рога [9], объединяющего соответствующие части пластинок III, IV, V СМ, где локализованы премоторные интернейроны (рис. 1, а–б). Помимо этого, экспрессию кальбиндина демонстрируют и премоторные интернейроны V и X пластинок (рис. 1, в) и разделительные клетки VII пластинки (рис. 1, г–д), относящиеся к соматическим и вегетативным премоторным нейронам, а также клетки Реншоу (рис. 1, е) [8]. Следовательно, кальбиндин, как маркер, может использоваться для выявления премоторных интернейронов. При этом нельзя забывать, что субпопуляция кальбиндин-позитивных клеток значительно шире – в нее входят, помимо перечисленных, интринзитные интернейроны всех пластинок СМ, включая и некоторые мотонейроны (рис. 2, а). Интересно, что «родство» мотонейронов и премоторных интернейронов прослеживается и по наличию белка нейрофиламентов (200 кДа), который, кроме мотонейронов (рис. 2, б–в) выявляется в телах крупных интернейронов пластинок III, IV, V и VII (рис. 2, г–д) и не выявляется в нейропиле ПОДР СМ (рис. 2, г) [44].

Полученные на интактных животных данные оказались эффективными для выяснения влияния 30-суточного космического полета на интернейроны СМ мышей линии C57/BL6. Оказалось, что условия космического полета существенно воздействуют прежде всего на интернейроны области медиального края дорсального рога СМ, пластинки V, VII, X и клетки Реншоу, т.е. на те интернейроны, которые относят к премоторным. Таким образом, появляется возможность идентифицировать премоторные интернейроны, входящие в моторный микромодуль.

Есть надежда, что привлечение современных высокоинформативных методов гистохимии и иммуногистохимии окажется перспективным для поиска общности структурно-функциональной организации нервной системы через объединение нейронов в группы, именуемые как кластеры, колонки, модули, нейронные ансамбли, локальные цепи, макро- и микронейронные сети.

Литература

- Берсенев В.А. Шейные спинномозговые узлы (структура, патофизиология, синдромология). М.: Медицина, 1980. 208 с.
- Бурдей Г.Д. Спинальный мозг. Изд-во Саратов. ун-та, 1984. 236 с.
- Гилерович Е.Г., Мошонкина Т.Р., Федорова Е.А. [и др.]. Морфофункциональная характеристика поясничного утолщения спинного мозга крысы // *Морфология*. 2007. Т. 3, № 5. С. 33–37.
- Жукова Г.П., Брагина Т.А. Морфология центральных образований вегетативной нервной системы // *Физиология вегетативной нервной системы*. Л.: Наука, 1981. С. 66–104.
- Мотавкин П.А., Черток В.М. Иннервация мозга // *Тихоокеанский медицинский журнал*. 2008. № 3. С. 11–23.
- Оленев С.Н. Конструкция мозга. Л.: Медицина, 1987. 208 с.
- Пивченко П.Г. Структурная организация серого вещества спинного мозга человека и млекопитающих: автореф. дис. ... д-ра мед. наук. Харьков, 1993. 38 с.
- Порсева В.В. Кальбиндин иммунореактивные интернейроны промежуточной области и вентрального рога серого вещества спинного мозга белой крысы // *Морфология*. 2014. Т. 146, № 6. С. 21–26.
- Порсева В.В., Шилкин В.В., Стрелков А.А. [и др.]. Субпопуляция кальбиндин-иммунореактивных интернейронов дорсального рога спинного мозга мышей // *Цитология*. 2014. Т. 56, № 8. С. 612–618.
- Яценко А.Д., Лютикова Т.М. Анализ морфо-цитохимических показателей мотонейронов латеральных ядер спинного мозга мышей и крыс // *Морфологические ведомости*. 2012. № 4. С. 64–68.
- Almarestani L., Waters S.M., Krause J.E. [et al.]. Morphological characterization of spinal cord dorsal horn lamina I neurons projecting to the parabrachial nucleus in the rat // *J. Comp. Neurol.* 2007. Vol. 504. P. 287–297.
- Anderson H.K. The nature of the lesions which hinder the development of nerve-cells and their processes // *J. Physiol.* 1902. Vol. 28. P. 499–513.
- Barber R.P., Vaughn J.E., Roberts E. The cytoarchitecture of GABAergic neurons in rat spinal cord // *Brain Res.* 1982. Vol. 238. P. 305–328.
- Barber R. P., Phelps P. E., Houser C. R. [et al.]. The morphology and distribution of neurons containing choline acetyltransferase in the adult rat spinal cord: an immunocytochemical study // *J. Comp. Neurol.* 1984. Vol. 229. P. 329–346.
- Bhardwaj R., Nagar M., Prakash R. Histomorphometry of nucleus proprius in rat lumbar dorsal spinal horn // *Anat. Soc.* 2001. Vol. 50. P. 140–144.
- Calka J., M. Zalecki, K. Wasowicz [et al.]. A comparison of the distribution and morphology of ChAT-, VAcHT-immunoreactive and AChE-positive neurons in the thoracolumbar and sacral spinal cord of the pig // *Veterinari Medicina*. 2008. Vol. 53. P. 434–444.
- Clarke H.A., Dekaban G.A., Weaver L.C. Identification of lamina V and VII interneurons presynaptic to adrenal sympathetic preganglionic neurons in rats using a recombinant herpes simplex virus type 1 // *J. Neurosci.* 1998. Vol. 85, No. 3. P. 863–872.
- Deuchars S.A., Milligan C.J., Stornetta R.L. [et al.]. GABAergic neurons in the central region of the spinal cord: a novel substrate for sympathetic inhibition // *Neurosci.* 2005. Vol. 25, No. 5. P. 1063–1070.
- Dum R.P., Strick P.L. Spinal cord terminations of the medial wall motor areas in macaque monkeys // *J. Neurosci.* 1996. Vol. 16. P. 6513–6525.
- Eustachiewicz R., Flieger S., Boratyński Z. [et al.]. Structure and topography of nucleus dorsalis in the spinal cord of horses // *Pol. Arch. Weter.* 1980. Vol. 21, No. 4. P. 499–506.
- Freire M.A.M., Tourinho S.C., Guimarães J.S. [et al.]. Histochemical characterization, distribution and morphometric analysis of NADPH diaphorase neurons in the spinal cord of the agouti // *Front. Neuroanat.* 2008. Vol. 2. P. 2–9.
- Grant G., Koerber H.R. Spinal cord cytoarchitecture // *The Rat Nervous System / Paxinos G. (eds)*. 2004. Vol. 3. P. 121–128.
- Grudt T.J., Perl E.R. Correlations between neuronal morphology and electrophysiological features in the rodent superficial dorsal horn // *Journal of Physiology*. 2002. Vol. 540. P. 189–207.
- Jankowska E., Bannatyne B. A., Stecina K. [et al.]. Commissural interneurons with input from group I and II muscle afferents in feline lumbar segments: neurotransmitters, projections and target cells // *J. Physiol.* 2009. Vol. 587, No. 2. P. 401–418.
- Kato G., Furue H., Katafuchi T. [et al.]. Electrophysiological mapping of the nociceptive inputs to the substantia gelatinosa in rat horizontal spinal cord slices // *J. Physiol.* 2004. Vol. 560. P. 303–315.
- Kojima M., Takeuchi Y., Goto M. [et al.]. Immunohistochemical study on the distribution of serotonin fibers in the spinal cord of the dog // *Cell and Tissue Research*. 1982. Vol. 226. P. 477–491.

27. Lanerolle de N.C., Lamotte C.C. The human spinal cord: substance P and methionine-enkephalin immunoreactivity // *J. Neurosci.* 1982. Vol. 2. P. 1369–1386.
28. Light A. R., Willcockson H. H. Spinal laminae I–II neurons in rat recorded in vivo in whole cell, tight seal configuration: Properties and opioid responses // *J. Neurophysiol.* 1999. Vol. 82. P. 3316–3326.
29. Lima D., Coimbra A. The neuronal population of the marginal zone (lamina I) of the rat spinal cord. A study based on reconstructions of serially sectioned cells // *Anat. Embryol.* 1983. Vol. 167. P. 273–288.
30. Liu T.T., Bannatyne B.A., Maxwell D.J. Organization and neurochemical properties of intersegmental interneurons in the lumbar enlargement of the adult rat // *Neuroscience.* 2010. Vol. 171. P. 461–484.
31. Lu Y., Perl E.R. Modular organization of excitatory circuits between neurons of the spinal superficial dorsal horn (laminae I and II) // *J. Neuroscience.* 2005. Vol. 25. P. 3900–3907.
32. Lu Y., Perl E.R. Selective action of noradrenaline and serotonin on neurones of the spinal superficial dorsal horn in the rat // *J. Physiol.* 2007. Vol. 582. P. 127–136.
33. Mann M.D. Clarke's column and the dorsal spinocerebellar tract: a review // *Brain Behavior and Evolution.* 1973. Vol. 7, No. 1. P. 34–83.
34. Miles G.B., Hartley R., Todd A.J. [et al.]. Spinal cholinergic interneurons regulate the excitability of motoneurons during locomotion // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2007. Vol. 104. P. 2448–2453.
35. Molander C., Xu Q., Grant G. The cytoarchitectonic organization of the spinal cord in the rat. I. The lower thoracic and lumbosacral cord // *J. Comp. Neurology.* 1984. Vol. 230. P.133–141.
36. Molander C., Xu Q., Rivero-Melian C., Grant G. Cytoarchitectonic organization of the spinal cord in the rat: II. The cervical and upper thoracic cord // *J. Comp. Neurology.* 1989. Vol. 289. P. 375–385.
37. Nadelhaft W.C., Degroa C.M. Location and morphology of parasympathetic preganglionic neurons in the sacral spinal cord of the cat revealed by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase // *Journal of Comparative Neurology.* 1980. Vol. 193. P. 265–281.
38. Nogradi A., Vrbova G. Anatomy and physiology of the spinal cord // *Transplantation of Neural Tissue into the Spinal Cord.* 2006. Vol. 2. P. 1–23.
39. Papka R.E., Hafemeister J., Puder B.A. [et al.]. Estrogen receptor- α and neural circuits to the spinal cord during pregnancy // *J. Neurosci. Res.* 2002. Vol. 70, No. 6. P. 808–816.
40. Pawlowski S.A., Gaillard S., Ghorayeb I. [et al.]. A novel population of cholinergic neurons in the macaque spinal dorsal horn of potential clinical relevance for pain therapy // *J. Neurosci.* 2013. Vol. 33, No. 9. P. 3727–3737.
41. Petras J. M., Cummings J. F. Autonomic neurons in the spinal cord of the rhesus monkey: a correlation of the findings of cytoarchitectonics and sympathectomy with fiber degeneration following dorsal rhizotomy // *Journal of Comparative Neurology.* 1972. Vol. 146, No. 2. P. 189–218.
42. Pinto V., Derkach V., Safronov B. Monosynaptic convergence of C- and A δ -afferent fibres from different segmental dorsal roots on to single substantia gelatinosa neurones in the rat spinal cord // *J. Physiol.* 2008. Vol. 586, No. 17. P. 4165–4177.
43. Polgár E., Al-Khater K. M., Shehab S. [et al.]. Large projection neurons in lamina I of the rat spinal cord that lack the neurokinin 1 receptor are densely innervated by VGLUT2 containing axons and possess GluR4 containing AMPA receptors // *J. Neurosci.* 2008. Vol. 28. P. 13150–13160.
44. Porseva V.V. Topography and morphometric characteristics of NF200+ neurons in the gray matter of the spinal cord after capsaicin deafferentation // *Neurosci. Behav. Physiol.* 2014. Vol. 44, No. 8. P. 919–923.
45. Ralston H.J. The fine architecture of laminae IV, V and VI of the macaque spinal cord // *Comp. Neurol.* 1982. Vol. 21. P. 125–134.
46. Rexed B. The cytoarchitectonic organization of the spinal cord in the cat // *J. Comp. Neurol.* 1952. Vol. 95. P. 415–495.
47. Ribeiro-da-Silva A. Substantia gelatinosa of the spinal cord // *The Rat Nervous System / Paxinos G. (Eds).* 3rd edition. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004. P. 129–148.
48. Ruscheweyh R., Wilder-Smith O., Drdla R. [et al.]. Long-term potentiation in spinal nociceptive pathways as a novel target for pain therapy // *Molecular Pain March.* 2011. Vol. 7, No. 1. P. 1–37.
49. Scheibel M.E., Scheibel A.B. Organization of spinal motoneuron dendrites in bundles // *Exp. Neurol.* 1968. Vol. 28. P. 106–117.
50. Schoenen J., Faull R.L.M. Spinal cord: cyto- and chemoarchitecture // *The Human Nervous System.* 2004. Vol. 2. P. 190–232.
51. Sidman R.L., Angevine J.B., Taber Pierce E. and Jr. Atlas of the Mouse Brain and Spinal Cord. Cambridge: Harvard University Press, 1971. 264 p.
52. Steiner T.J., Turner L.M. Cytoarchitecture of the rat spinal cord // *J. Physiol.* 1972. Vol. 222. P. 123–125.
53. Stepien A.E., Tripodi M., Arber S. Monosynaptic rabies virus reveals premotor network organization and synaptic specificity of cholinergic partition cells // *Neuron.* 2010. Vol. 68. P. 456–472.
54. Takazawa T., MacDermott A.B. Synaptic pathways and inhibitory gates in the spinal cord dorsal horn // *Acad. Sci.* 2010. Vol. 18. P. 153–158.
55. Tang X., Neckel N.D., Schramm L.P. Locations and morphologies of sympathetically correlated neurons in the T10 spinal segment of the rat // *Brain Res.* 2003. Vol. 976. P. 185–193.
56. Todd A.J. Anatomy of primary afferents and projection neurones in the rat spinal dorsal horn with particular emphasis on substance P and the neurokinin 1 receptor // *Exper. Physiol.* 2002. Vol. 2. P. 245–249.
57. Todd A.J. Neuronal circuitry for pain processing in the dorsal horn // *Nature Reviews.* 2010. Vol. 11. P. 823–836.
58. Uta D. TRPA1 expressing primary afferents synapse with a morphologically identified subclass of substantia gelatinosa neurons in the adult rat spinal cord // *Eur. J. Neurosci.* 2010. Vol. 31. P. 1960–1973.
59. Wild J.M., Krützfeldt N.O., Altschuler D.L. Trigeminal and spinal dorsal horn (dis)continuity and avian evolution // *Brain Behav. Evol.* 2010. Vol. 76, No. 1. P. 11–19.
60. Yasaka, T. Kato G., Furue H. [et al.]. Cell-type-specific excitatory and inhibitory circuits involving primary afferents in the substantia gelatinosa of the rat spinal dorsal horn in vitro // *J. Physiol.* 2007. Vol. 581. P. 603–618.

Поступила в редакцию 26.10.2015.

Строение серого вещества спинного мозга: неопределенности и перспективы исследования

В.В. Порсева, В.В. Шилкин

Ярославский государственный медицинский университет (150000, г. Ярославль, ул. Революционная, 5)

Резюме. В статье с исторических позиций представлены данные от сегментарного до нейронного строения серого вещества спинного мозга у человека и животных. Приводятся разноречивые сведения о топографии ядер автономной нервной системы, чувствительных и двигательных ядер серого вещества спинного мозга, комиссуральных, проекционных и интринзитных (некомиссуральных, непроекционных) интернейронов. Подробно освещаются вопросы топографии пластинок Рекседа, критерии идентификации их по клеточному составу, ориентации отростков нервных клеток, нейрохимической характеристике нейропиля. Особое внимание уделено описанию разнообразия нейронов по форме, размерам, ориентации отростков, которые объединяются в ядра и пластинки, а также сходству нейронов, имеющих одинаковую функцию. В тоже время показано, что нейроны одинаковой формы и топографии могут выполнять различные функции. Формулируется необходимость морфологических исследований по идентификации групп нейронов, образующих функциональные кластеры, модули, макро- и микронейронные сети.

Ключевые слова: серое вещество спинного мозга, ядро, пластинка, нейрон.