

НЕЙРОВАЗАЛЬНЫЕ ОТНОШЕНИЯ В ЭНТЕРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ ЧЕЛОВЕКА
Марков И.И., Низаметдинова Д.Р.

Медицинский университет РЕАВИЗ, Самара, Россия, e-mail: markovii2601@yandex.ru

Для цитирования:

Марков И.И., Низаметдинова Д.Р. Нейровазальные отношения в энтеральной нервной системе человека. Морфологические ведомости. 2025;33(4):993. [https://doi.org/10.20340/mv-mn.2025.33\(4\).993](https://doi.org/10.20340/mv-mn.2025.33(4).993)

Резюме. Литература, посвященная вопросам нейровазальных отношений в энтеральной нервной системе млекопитающих и, тем более, человека немногочисленна. Но и в ней существуют две крайние точки зрения. Первая – нервные ганглии ограничены от окружающих тканей барьером, подобным гематоэнцефалическому, вторая – в ганглиях нет кровеносных сосудов. Но и в первом, и во втором случаях необходимо решить главный вопрос – вопрос об источниках питания всех нервных структур энтеральной нервной системы. Цель исследования – доказать существование в энтеральной нервной системе человека различных морфологических вариантов нейровазальных отношений. Изучены аутопсийные фрагменты тонкой и толстой кишки новорожденных ($n = 9$) и людей I зрелого возраста ($n = 12$) классическими гистологическими и импрегнационными методами. Полученные данные свидетельствуют о модульном принципе кровоснабжения ганглиев и межузловых тяжей энтеральной нервной системы человека. Эти параметры являются оптимальными как для нейроцитов головного мозга, так и нейроцитов. Они создают благоприятные условия для дифференцировки и длительного устойчивого выживания чрезвычайной гетерогенной и избыточной популяции нейроцитов. На всех этапах дифференцировки: стадии нейробласта, стадии роста нейроцита и стадии созревания нейроцита, они обеспечены соответствующим морфологическим вариантом нейровазальных отношений: интерстициальным, нейролимфатическим, нейролимфогематическим и нейрогематическим.

Ключевые слова: хронический парапроктит, параректальный свищ, иссечение параректального свища, лигатурный метод, абдоминальная хирургия.

Статья поступила в редакцию 15 ноября 2025

Статья принята к публикации 15 декабря 2025

NEUROVASCULAR RELATIONSHIPS IN THE HUMAN ENTERIC NERVOUS SYSTEM
Markov II, Nizametdinova DR

Medical University Reaviz, Samara, Russia, e-mail: markovii2601@yandex.ru

For the citation:

Markov II, Nizametdinova DR. Neurovascular relations in the human enteral nervous system. Morfologicheskie Vedomosti – Morphological newsletter. 2025;33(4):993. [https://doi.org/10.20340/mv-mn.2025.33\(4\).993](https://doi.org/10.20340/mv-mn.2025.33(4).993)

Summary. The literature devoted to the issues of neurovascular relations in the enteral system of mammals and, especially, of humans is not numerous. But in it there are two extreme points of view. The first – nerve ganglia are limited from surrounding tissues by a barrier, similar to hematoencephalic, the second – there are no blood vessels in the ganglia. But in – the first and the second cases it is necessary to solve the main question – the question of the sources of all the nerve structures of the enteral nervous system. The aim of the study is to prove the existence of various morphological variants of neurovascular relationships in the human enteral nervous system. Autopsy fragments of the small and large intestines of newborns ($n = 9$) and people of I mature age ($n = 12$) were studied by classical histological and impregnation methods. The data obtained testify to the modular principle of blood supply to the ganglia and interganglial cords of the human enteral nervous system. These parameters are optimal for both brain neurocytes and neurocytes. They create favorable conditions for differentiation and long-term sustainable survival of an extremely heterogeneous and excessive population of neurocytes. At all stages of differentiation: neuroblast stages, neurocyte growth stages, and neurocyte maturation stages, they are provided with the appropriate morphological variant of neurovascular relationships: interstitial, neurolymphatic, neurolymphogemetic, and neurohematological.

Keywords: nerve ganglia, blood and lymphatic microvessels, neurovascular relations.

Article received 15 November 2025

Article accepted 15 December 2025

Введение. Источники кровоснабжения энтеральной нервной системы изучены недостаточно полно, они дают информацию лишь об ее ангиоархитектонике и нейрокапиллярных отношениях [1-3]. При этом, отдельные кровеносные капилляры определяются в периневральных пространствах вегетативных нервных сплетений [2]. Они рассматриваются как интраганглионарные капилляры, подобные капиллярам головного мозга, способные формировать гистогематический барьер, идентичный гематоэнцефалическому барьеру [3]. И в то же время, данные о периневральных пространствах нервных сплетений кишечника представлены и в работах по морфологии лимфатической системы [4-6]. Они, далеко не всегда, но все же заполняются цветной массой Герота при интерстициальном ее введении в стенку кишечника. Подобное представление о существовании гистогематического барьера в энтеральных ганглиях развивают и другие авторы [7-10]. Так, авторы [7] проанализировали полученные результаты с позиции теории о гистогематических барьерах и пришли к заключению о существовании в вегетативных ганглиях гистогематического и межтканевого барьера. Их назначение – создание изолированной постоянной внутренней среды для нервных структур, а функцию барьера выполняют эндоневральные микрососуды и периневральный эндотелий. Однако, считается, что структуры этих барьераов не только недостаточно изучены [9], но и признаются не всеми исследователями [10]. Наиболее категоричен в этом [11], считающий, что в ганглиях энтеральной нервной системы нет ни соединительной ткани, ни кровеносных сосудов.

Таким образом, в литературе, посвященный микросудистому руслу энтеральной нервной системы накопилось много спорных и нерешенных вопросов, требующих проведения детальных исследований для их решения. Более того, особые затруднения возникают при сопоставлении результатов, полученных морфологическими методами с результатами физиологических исследований. Часто они находятся в полном противоречии друг с другом. Причина тому – многочисленные

артефакты как из-за несовершенства методов исследования, так и из-за чрезвычайной сложности структурной организации микросудистого русла стенки кишечника.

Эта ситуация усложняется еще и наличием в ней энтеральной нервной системы и дополнительных структур, обеспечивающих ее гомеостаз.

Цель исследования: доказать существование в энтеральной нервной системе человека различных морфологических вариантов нейровазальных отношений.

Материалы и методы исследования. Объект исследования – аутопсийные фрагменты тонкой и толстой кишки новорожденных ($n = 9$) и людей I зрелого возраста ($n = 12$). Материал получен из патологоанатомических отделений лечебных учреждений г. Самары в соответствии с Законодательством РФ.

Фрагменты кишечника после предварительной подготовки подвергались гидропрепарированию под стереомикроскопом и разделялись на слизистую и мышечную оболочки и подслизистую основу. Каждая из выделенных оболочек фиксировалась в 10% нейтральном аметанольном формалине в отдельных флаконах. Гистологическая обработка для классических методов окраски осуществлялась по стандартным прописям [12, 13]. Готовились парафиновые блоки, из них получали срезы толщиной 5 – 7 мкм, которые после окраски, просветления, проведения через спирты заключались в канадский бальзам.

Для одновременного выявления нервных и сосудистых элементов энтеральной нервной системы человека был модифицирован универсальный метод импрегнации аргирофильных структур [14]. Фиксация расслоенных фрагментов стенки кишки (слизистой и мышечной оболочки и подслизистой оболочки) проводится без смены раствора в течение 1,5 месяцев. Увеличение сродства серебра к сосудистой стенке кровеносных и лимфатических микросудов, к нейроцитам и их отросткам, и к сателлитной глии осуществляется предварительным осаждением на них гидрооксида магния, кальция и бария. В первоначальной прописи метода – это достигается перфузией через брюшную аорту –

воротную вену их слабых растворов. В модифицированной прописи небольшие фрагменты оболочек стенки кишечника в 0,2% погружаются в растворы гидроокисей бария, кальция, магния на строго определенное время.

Концентрация первого раствора серебра и его экспозиция на препарате определяется опытным путем в каждом конкретном случае. На ранних сроках импрегнации более высокое средство к серебру проявляется у стенки кровеносных и лимфатических микрососудов, а на поздних сроках – у структурных элементов нервной ткани. После стандартных манипуляций (проведения через батарею спиртов и просветления в ксиололе) препараты толщиной до 40,0 – 80,0 мкм и площадью до 15 см² (3,0 x 5,0 см) заключаются в канадский бальзам по методу Я. Кларка.

Результаты и обсуждение. Дефинитивная энтеральная система включает в себя пять вегетативных нервных сплетений: 1) субсерозное (Шабадаша); 2) межмышечное внутреннее (Ауэбаха); 3) мышечное глубокое (Кахаля); 4) внутреннее кишечное (Генле); 5) подслизистое (Мейснера) [3, 15]. Все сплетения состоят из ганглиев, связанных между собой межузловыми нервными трактами. Межмышечное нервное сплетение находится между мышечными слоями мышечной оболочки и определяется во всех изученных отделах кишечника. В его составе выделены, кроме главного сплетения (Ауэбаха), еще и глубокое мышечное сплетение (Кахаля) и внутреннее кишечное (Генле). Эти сплетения образованы меньшими по размерам ганглиями и тонкими межганглионарными трактами. Подслизистое сплетение расположено на подслизистой основе и в его глубине как в тонкой, так и в толстой кишке. Его ганглии значительно меньше по размерам ганглиев основного межмышечного сплетения.

Подслизистое сосудистое сплетение также лежит в подслизистой основе и тонкой, и в толстой кишке, но значительно глубже, чем сплетение нервное. Кроме того, все ганглии подслизистого нервного сплетения непосредственно связаны с внутриорганными стволами блуждающих нервов.

Поверхностное же подслизистое нервное сплетение располагается в самом наружном слое подслизистой основы, в непосредственной близости к циркулярному слою мышечной оболочки. Оно образовано небольшими по размеру ганглиями, связанными между собой тонкими межузловыми трактами. Размеры ганглиев основного межмышечного и основного подслизистого нервных сплетений значительно отличаются: средняя площадь ганглия межмышечного сплетения в 1,75 раза превышает среднюю площадь ганглия подслизистого сплетения. Ганглии этих сплетений отличаются и по форме: ганглии межмышечного сплетения имеют удлиненную и округлую форму, а в подслизистом сплетении доминируют ганглии треугольной формы. Плотность ганглиев межмышечного и подслизистого сплетений в тонкой и в толстой кишке различны: количество ганглиев межмышечного сплетения в тонкой кишке в 2,0 раза ($p < 0,001$) больше, чем в толстой кишке.

Энтеральная нервная система (ЭНС) развивается из клеток вагального и сакрального участков нервного гребня [17], нейробласти которых затем мигрируют вдоль блуждающих нервов и колонизируют кишечную стенку. При этом, дифференцирующиеся нейробласти формируют ганглии межмышечного сплетения, а остальные нейробласти мигрируют дальше [18]. Терминальные отделы толстой кишки колонизируются нейробластами из сакрального участка нервного гребня. Весь процесс колонизации нейробластами кишечника эмбриона человека продолжается 10 недель. Миграция нейробластов начинается на 4-ой неделе развития, а уже на 8 – 9 неделе формируется межмышечное сплетение тонкой кишки, а на 12 – 14 неделе – организация ЭНС достигает дефинитивного строения [19]. Подслизистое нервное сплетение является производным межмышечного сплетения и формируется после миграции нейробластов из него в подслизистую основу кишечника.

У новорожденных значительная часть ганглиев (до 79%) находится в просвете лимфатических микрососудов, и трофики нейроцитов осуществляется за счет лимфы с более низким содержанием белка,

чем в плазме крови. Это соответствует филогенетически более раннему диффузному способу трофики нервных структур, характерному для рептилий и земноводных.

Для этих ганглиев характерны: диффузный тип питания, отсутствие кровеносных сосудов, нейропиля и соединительно-тканной капсулы. Большая часть нейробластов имеет крупное, эксцентрично расположенное ядро, у них нет отростков и глиоцитов. На этой стадии дифференцировки они находятся в просвете лимфатических микрососудов (рис. 1). Аналогичным образом осуществляется трофика нейроцитов желудочного ганглия речного

рака *Astacus astacus*, находящегося в просвете крупного кровеносного сосуда [20]. Посредством соединительно-тканых тяжей ганглий фиксируется к стенке сосуда и омывается циркулирующей гемолимфой. У черепах же интрамуральные нервные ганглии и хромаффинные элементы находятся уже в просвете крупных лимфатических коллекторов, и их трофика осуществляется только лимфой [21]. И только меньшая часть ганглиев (21%) новорожденных, формирующих основные сплетения ЭНС: межмышечное и подслизистое, уже имеют дополнительный источник трофики – кровеносные микрососуды (рис. 2).

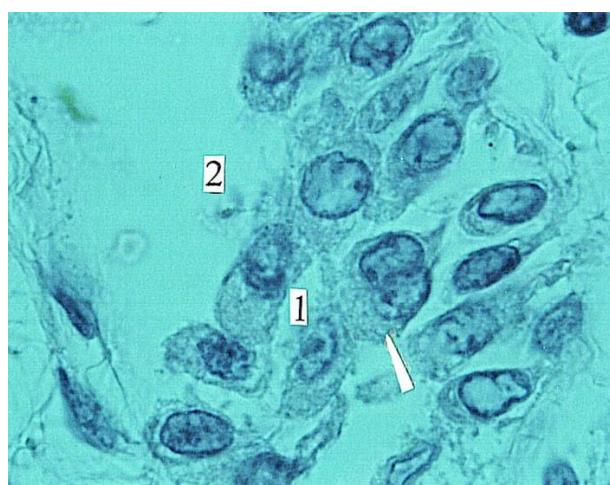


Рис. 1. Ганглий (1) межмышечного нервного сплетения тонкой кишки новорожденного. 2) лимфатический микрососуд. ↑) дикарион. Окраска параразанилином и толуидиновым синим. Ув. 900.

Небольшое количество зрелых нейроцитов при огромном количестве нейробластов в ЭНС новорожденных, вероятно, является морфологической основой развития у них младенческих колик. В 90 – 95% случаев они имеют функциональный характер и даже рассматриваются как «условно» физиологическое состояние, как период адаптации желудочно-кишечного тракта ребенка грудного возраста [22, 23]. Причина в том, что «созревание нервной системы кишечника продолжается до 12 – 18-месячного возраста ребенка» [22, с. 162]. Нарушения же ее формирования ведут к развитию у новорожденных клинической картины некротического энтероколита, морфологической основой которого

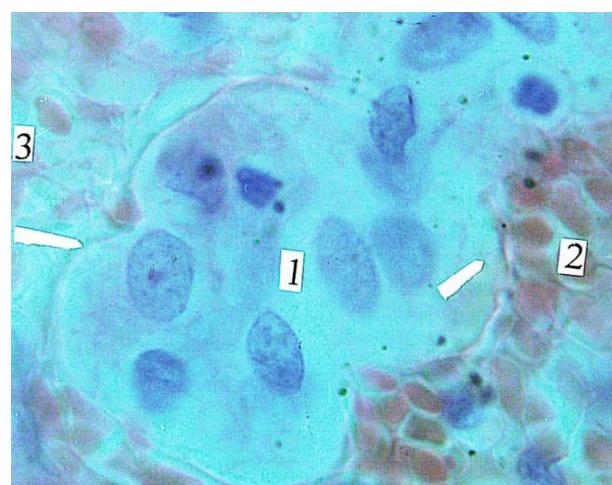


Рис. 2. Ганглий (1) межмышечного сплетения тонкой кишки (3) новорожденного. 2) венула; ↑) стенка лимфатического микрососуда. Окраска азур II-эозином. Ув. 900.

является аганглиоз или нейрональная интестинальная дисплазия [24 – 27]. Выделено два типа интестинальной дисплазии: типа А – аплазия и гипоплазия межмышечного нервного сплетения [24] и тип В – гиперплазия межмышечного нервного сплетения и нарушение развития подслизистого нервного сплетения [24, 25, 27]. Клинические проявления этой патологии варьируют от легких запоров до некротического энтероколита.

Морфологическая основа нейрональной интестинальной дисплазии типа А, – аплазии и гипоплазии межмышечного сплетения, не вызывает сомнений. Но, данные о морфологической основе дисплазии типа В, очевидно, нуждаются в тщательной

проверке. Во-первых, нельзя признать «гигантскими» ганглии подслизистого нервного сплетения, содержащие более восьми нейроцитов. При этом, авторы [24, 26] не оправданно считают нормальными ганглии с двумя – четырьмя нейроцитами. Во-вторых, в этих «гигантских» ганглиях дифференцированные нейроциты могут полностью отсутствовать. Тогда идентифицированные авторами [24, 26] нервные клетки – это нейробласти, еще не участвующие в иннервации кишечника. Исходя из этого, клиническая симптоматика при интестициальной дисплазии действительно может нормализоваться [27, 28]. Однако, только тогда, когда нейробласти «гигантских»

ганглиев пройдут все стадии дифференцировки, получат статус «зрелых» нейроцитов и станут выполнять свою функцию. В-третьих, в нарушение закономерностей естественной миграции пронейробластов: в начале миграция в межмышечное, а только затем – в подслизистое нервное сплетение, – «гигантские» ганглии почему-то формируются в подслизистом, а не в межмышечном сплетении [25].

ЭНС людей I зрелого возраста формируют ганглии двух типов: плоскостные, с диффузным расположением нейробластов и нейроцитов, и локальные, с их компактной упаковкой (рис. 3, 4).

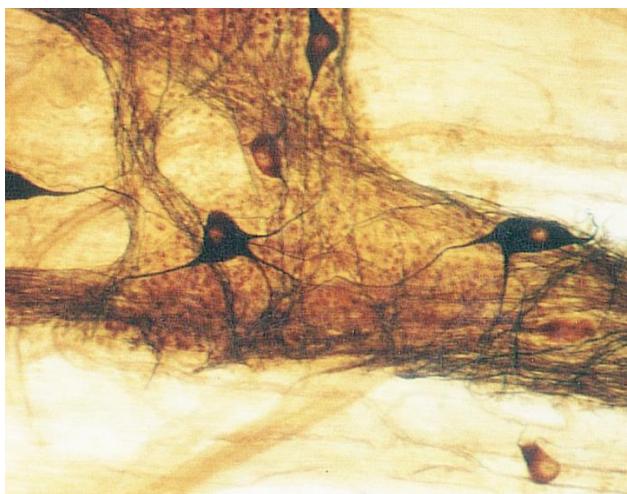


Рис. 3. Плоскостной ганглий с диффузным расположением нейроцитов. Подслизистое нервное сплетение толстой кишки мужчины I зрелого возраста. Универсальный метод импрегнации. Ув. 400.

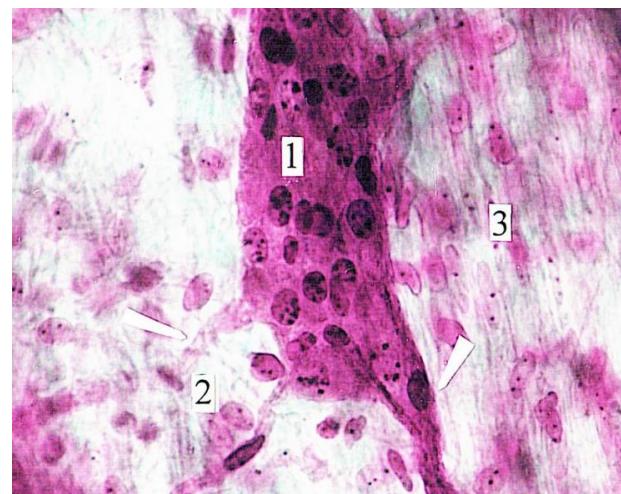


Рис. 4. Локальные нервный ганглий (1) с компактным расположением нейробластов в мышечной оболочке тонкой кишки. Мужчина I зрелого возраста. 2↑) отростки нейробластов. Универсальный метод импрегнации. Ув. 400.

Основа структурной организации микрососудистого русла плоскостных ганглиев – модульный принцип с тремя различными вариантами ее специализации: ганглионарным, межганглионарным и стволовым. В ганглиях функционирует экстрапаренхимальное микрососудистое русло с модулем сетевого типа с короткими, но широкими артериолами и венулами (рис. 5). Морфометрические параметры микросудов модуля: артериол (диаметр – 14,0 – 17,0 мкм), прекапиллярных артериол (диаметр – 7,0 – 10,0 мкм), капилляров (диаметр – 5,5 – 6,1 мкм), посткапиллярных венул (15,0 – 18,0 мкм) и венул (диаметр 20,0 – 24,0

мкм) свидетельствуют о его низком сосудистом сопротивлении. Значительно более низким, чем сопротивление сосудистых конструкций других морфологических структур кишечника [29]. Эта особенность модуля обеспечивает эффективный кровоток в ганглии в различные периоды его функциональной активности. При этом, нейроциты в ганглиях не имеют непосредственного контакта с обменными микросудами, поскольку удалены от них на расстояние не менее 15,0 – 20,0 мкм.

Локальная регуляция кровотока в микросудах модуля обеспечивается гладкомышечными и эндотелиальными

сфинктерами и внекапиллярными путями кровотока, относящимися к пре- и посткапиллярных полушенутов. Локализация их в микрососудистом русле плоскостных ганглиев позволяет считать, что их гемодинамическая роль не столь велика, как это принято считать. Однако, обладая минимальным сосудистым сопротивлением, полушенуты функционируют независимо от колебаний перфузионного давления, и тем самым способствуют стабилизации трансортанного кровотока [30].

Микрососудистые модули межузловых нервных трактов построены по магистральному типу. В этом случае артериола, венула, посткапиллярные венулы и капилляры следуют параллельно, имея значительную протяженность, но очень мало по-перечных связей. В таких модулях взаимодействуют экстра- и интраневральные микрососуды. Интраневральные капилляры есть в межузловых трактах диаметром от 30,0 до 150,0 мкм. Просвет их заполнен эритроцитами, а это свидетельствует о высоком капиллярном гематокrite (рис. 6). Стволовые микрососудистые модули образованы артериолами диаметром 25,0 – 35,0 мкм, вступающими под углом в периневральные пространства интраорганных нервов. Кроме подобных сосудисто-нервных взаимоотношений, существуют, очевидно, и другие, в которых взаимодействуют нервные стволы и лимфатические микрососуды. Так, и в межмышечном, и в подслизистом нервных сплетениях нервные стволы постоянно идентифицируются в лимфатических микрососудах (рис. 7). О том, что периневральные пространства межмышечного нервного сплетения связаны с лимфатическим руслом стенки кишечника значительно ранее указывали [4, 5]. Лимфатические сосуды, как продолжение периневральных пространств, заполнялись массой Герота, позже и значительно труднее, чем периневральные пространства [5]. Очевидно, что связи периневральных пространств с лимфатическим руслом существует не только в кишечнике. Это, вероятно, общая закономерность, поскольку они обнаружены также и в надкостнице [31], и в симпатических ганглиях [32].

Особое значение в гемоциркуляции в плоскостных ганглиях имеют артерио-

венулярные анастомозы (АВА). Скорость кровотока в них и в капиллярах резко отличается. Так, через капилляр диаметром 10,0 мкм 1,0 мм³ крови проходит в течение 6 часов. Такой же объем крови проходит через АВА диаметром 100,0 мкм всего лишь за 2,0 сек. Эти расчеты сделаны на основе формулы Пуазейля и важны, в первую очередь, для сравнения [33]. В последнее время, кроме установленных еще в 1961 году восьми функциональных назначений АВА [34], открыты их четыре новых роли: 1) в оксигенации portalной крови [35]; 2) в запуске восходящей дилатации магистральных артерий [36]; 3) в циркуляции нейтрофильных гранулоцитов [37]; 4) в увеличении сосудистой проницаемости [38].

И все-таки, несмотря на органную специфичность ЭНС, ее внекапиллярные пути кровотока и, прежде всего, АВА – типичные классические варианты АВА (рис. 8). Это – морфологически и функционально специализированные конструкции брадитрофных тканей, выполняющие гидродинамические, реологические и другие, изложенные выше, функции. Именно они и обеспечивают, несмотря на функциональные и экстремальные колебания общего перфузионного давления, стабильный кровоток в нервных ганглиях, межузловых трактах и нервных стволах. Кроме того, в сосудистых конструкциях межузловых трактов и нервных стволов обнаружены также и противоточные газовые обменники. Их функцию выполняют параллельно идущие в составе этих конструкций артериолы и венулы, находящиеся друг от друга на расстоянии не более 12,0 – 18,0 мкм. Такие теснейшие взаимоотношения между двумя противоположными потоками крови позволяют значительно повышать содержание кислорода в венозной крови. Чем интенсивнее кровоток, тем медленнее происходит обмен газов, тем менее эффективна работа газового шунта. Но, при замедлении артериального кровотока в условиях редуцированного кровотока, кровь насыщается углекислотой, поступающей из венозной крови. В связи с этим, противоточный обменник начинает функционировать как противоточный умножитель – развивается гиперкапния, следствием которой является максимальная

дилатация микрососудистого русла межузловых трактов и нервных стволов. Более того, микрососуды перестают реагировать на различные вазоактивные вещества [39].

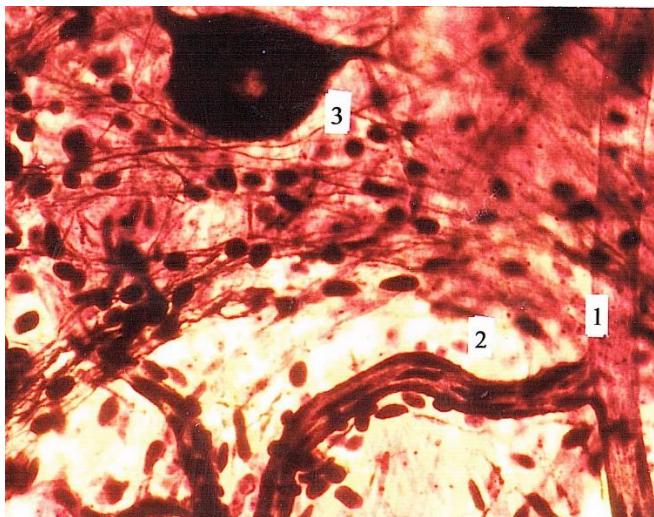


Рис. 5. Кровеносные микрососуды (1, 2) плоскостного ганглия (3) межмышечного нервного сплетения тонкой кишки. Женщина I зрелого возраста.

Универсальный метод импрегнации. Ув. 900.

По всей вероятности, этим объясняется достаточно высокая устойчивость ЭНС к острой и хронической ишемии [40, 41].

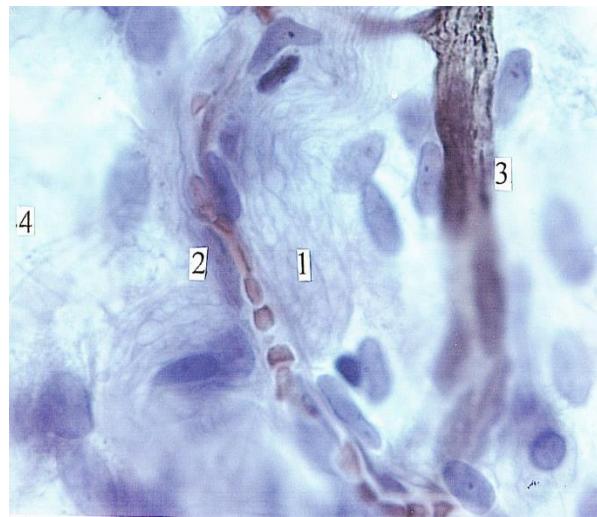


Рис. 6. Микрососудистое русло межузлового тракта (1) подслизистого нервного сплетения (4) тонкой кишки мужчины I зрелого возраста. 2) капилляр; 3) посткапиллярная венула.

Импрегнация по Ранвье. Докраска гематоксилином и эозином. Ув. 600.

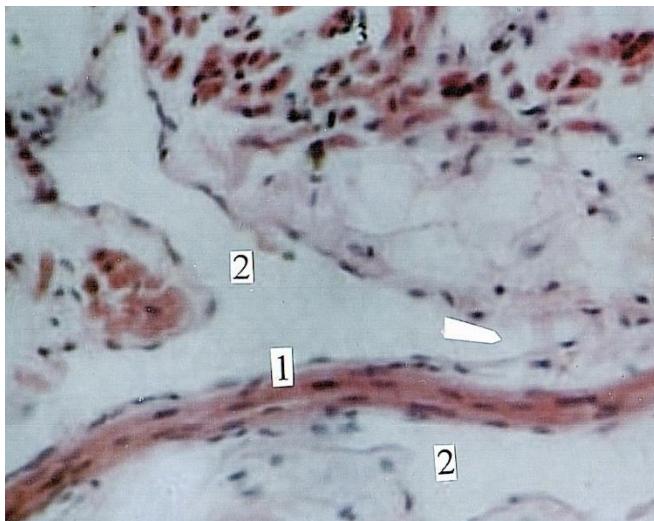


Рис. 7. Нервный ствол (1) в лимфатическом микрососуде (2) мышечной оболочки (3) стенки тонкой кишки. Мужчина I зрелого возраста.

Окраска железных гематоксилином. Ув. 200.

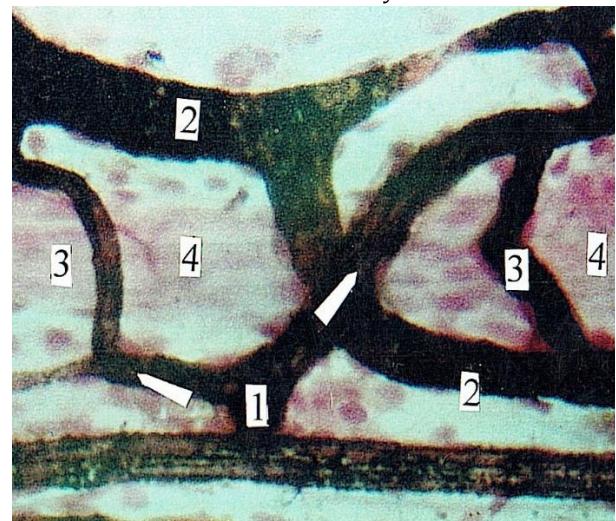


Рис. 8. Артериоло-венулярный анастомоз (3↑) в подслизистом нервном сплетении толстой кишки. Женщина I зрелого возраста. 1) артериола; 2) венула; 4) нервный ствол.

Импрегнация по Ранвье. Докраска гематоксилином. Ув. 200.

Локальные ганглии с компактным расположением нейробластов обнаружены в мышечной оболочке, в собственной пластинке слизистой оболочки и в

подслизистой основе кишечника людей I зрелого возраста. Их площадь в 2 – 3 раза меньше площади плоскостных ганглиев, и в них нет ни нейропиля, ни

глиоцитов. Число нейробластов варьирует в них от 12 до 56. Это крупные клетки с большим, интенсивно импрегнированным ядром овальной формы, содержащим многочисленные (от 5 до 10) крупные глыбки хроматина. У них светлая нейроплазма, лишенная нейрофибрилл, но граница между ней и ядром – четкая. Нейробласты упакованы настолько компактно, что между ними формируются плотные контакты и щелевые контакты с последующим образованием дикарионов. Другая особенность локальных ганглиев – это источники их питания (рис. 9). В отличии от плоскостных ганглиев с диффузным расположением нейроцитов и собственным микрососудистым руслом, локальные ганглии или отдельные нейробласты и нейроциты находятся в просвете лимфатических микрососудов или в интерстиции. То есть, их источники питания – лимфа или интерстициальная жидкость.

Между ганглиями и окружающими их мышечными и соединительно-тканными структурами всегда определяется тонкая соединительнотканная прослойка. Однако, полностью сформированные капсулы у локальных ганглиев, все-таки, отсутствуют. При этом каждый из них находится на определенной стадии дифференцировки. Так, нейробласты одних ганглиев не принимают участия в иннервации кишечника: для выполнения этой функции у них нет морфологических «инструментов» – ни

фибриллярного аппарата, ни нейритов, ни дендритов. Известно, что морфологические структуры, подобные локальным ганглиям, есть и в головном мозге. В них нейроциты также компактно сгруппированы и плотно прилегают друг к другу. Это – зубчатая извилина гиппокампа, поля CA1, CA2 и гранулярный слой коры мозжечка [42, 43, 44]. И в первом, и во втором случае: т.е. в локальных ганглиях и в указанных структурах головного мозга отсутствует выраженная глиальная защита. А это значит, что в них нет препятствий для формирования межнейронных синцитиальных связей, а, в последующем, и для образования дикарионов [43, 44]. При этом, если в первом случае трофика нейробластов и нейроцитов осуществляется лимфой, то во втором случае – ликвором [45, 46].

Отдельные локальные ганглии обладают нейритами, сформированными униполярными нейробластами. И они вступают в окружающие ганглии ткани. Их число незначительное: от 1 до 9. При этом, они значительно отличаются от нейритов плоскостных нервных сплетений: они слабо импрегнированы, имеют широкий равномерный диаметр и содержат одно безмиelinовое волокно (рис. 10). Более того, они объединяют близко расположенные локальные ганглии, выполняя для них роль синцитиальных комиссур.

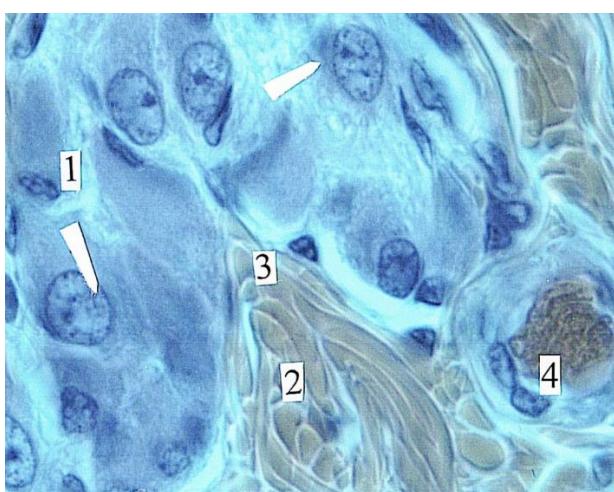


Рис. 9. Локальный ганглий с компактной упаковкой нейроцитов (1↑) в мышечной оболочке (2) толстой кишки. Мужчина I зрелого возраста. 3) оболочка ганглия; 4) венула. Окраска гематоксилином и эозином. Ув. 400.



Рис. 10. Локальный ганглий (3) с компактной упаковкой нейроцитов (1) в собственной пластинке слизистой оболочки толстой кишки. Женщина I зрелого возраста.

Соотношение числа нейробластов к числу отходящих от локальных ганглиев нейритов находится в пределах 15:1. Так, 9 нейритов идентифицировано у ганглия, содержащего 53 нейробласта. У ганглиев даже с одинаковым количеством нейробластов всегда определяется разное количество отростков, но эти вариации чрезвычайно малы – не более 2 – 3 отростков. Это означает, что даже у людей I зреющего возраста лишь незначительная часть нейробластов имеет нейриты. Они находятся на определенной стадии специфической дифференцировки и только приобретают статус дефинитивных униполярных нейроцитов. Для них характерна типичная локализация – на периферии ганглиев. В глубине же ганглиев у нейробластов нейриты отсутствуют, и они продолжают сохранять между собой плотные контакты, образуя единый синцитиальный кластер. Поскольку нейропептиды синтезируются и в головном мозге, и в ЭНС, то не исключено, что их продуцентами в ЭНС являются нейробласты и нейроциты локальных ганглиев. Так, установлено наличие субстанции и энкефалинов в нейроцитах ганглионарных сплетений ЭНС [47], доказано, что большие запасы тиролиберина и нейротензина сосредоточены в желудочно-кишечном тракте [48, 49]. Но необходимо отметить, что синтезируемые головным мозгом нейропептиды секрециируются не в кровь, а в ликвор [50 – 53]. Исходя из этого положения, очевидно, что и расположенные в просвете лимфатических микрососудов локальные ганглии ЭНС, также синтезирующие нейропептиды, тоже секрециируют их не в кровь, а в лимфу.

Заключение. Быстрое накопление новых данных о морфологии и физиологии нейроцитов привело не только к пересмотру многих общепринятых постулатов, но и к признанию известных, но скептически воспринимаемых фактов [54]. Так, доказано, что представления о чрезвычайной

уязвимости нейроцитов оказались значительно преувеличены [55, 56, 57]. Высокая резистентность нейроцитов к ишемии была подтверждена в экспериментах, и она значительно повышалась в условиях гипотермии. В итоге, результаты экспериментов дали основание авторам [58, 59, 60] констатировать о «невероятном продлении жизни нейронов» гиппокампа морских свинок при их ишемии или полной апоксии, но в условиях гипотермии.

Но информации о парадоксальной реакции нейроцитов на высокое парциальное напряжение кислорода была известна значительно раньше [61, 62, 63].

В норме и головной мозг, и ЭНС потребляют меньше кислорода, чем почки (7,0 см³ / 100 г / мин) и сердце (10,0 см³ / 100 г / мин). ЭНС – 3,6 см³ / 100 г / мин, головной мозг – 3,2 см³ / 100 г / мин [64, 65]. Более того, и головной мозг, и ЭНС образуют значительно меньше тепла, чем почки (34,5 кал / 100 г / мин) и сердце (48,0 кал / 100 г / мин). ЭНС – 17,4 кал / 100 г / мин, а головной мозг – 15,4 кал / 100 г / мин [64, 65]. И головной мозг, и ЭНС постоянно находятся в жидкой среде: головной мозг перфузируется ликвором с чрезвычайно низким содержанием белка (0,028%), ЭНС – интерстициальной жидкостью и лимфой с содержанием белка не более 2,61% [65].

Эти параметры являются оптимальными как для нейроцитов головного мозга, так и нейроцитов ЭНС. Они создают благоприятные условия для дифференцировки и длительного устойчивого выживания чрезвычайной гетерогенной и избыточной популяции нейроцитов. На всех этапах дифференцировки: стадии нейробласта, стадии роста нейроцита и стадии созревания нейроцита [66, 67], они обеспечены соответствующим морфологическим вариантом нейровазальных отношений: интерстициальным, нейролимфатическим, нейролимфогематическим и нейрогематическим.

Литература References

1. Ivanov IF i dr. O krovosnabzhenii intramural'nykh nervnykh spletenukh kishechnika. Uchenye zapiski Kazanskogo zooveterinarnogo instituta. 1937;91(11):34-40. In Russian
2. Mel'man EP i dr. Opyt matematicheskogo analiza kapillyarno-neyrokletchnykh otnosheniy v vegetativnykh uzlakh. Vestn. AMN SSSR. 1970;2:56-62. In Russian
3. Mel'man EP. Vzaimootnosheniya mezhdu osobernostyami stroeniya, gradientom vnutriorganicheskikh nervnykh elementov po dlini kishechnoy trubki i ee motornyy funktsiy. Arkh. Anat. 1974;8:53-63. In Russian
4. Borisov AV. Ob otnoshenii krovenosnykh i limfaticeskikh sosudov k nervnym elementam i perinevral'nym prostranstvam intramural'nykh vegetativnykh nervnykh spletenukh kishechnika cheloveka. Trudy Leningradskogo sanitarno-gigienicheskogo medinstituta. 1961;65:99-108. In Russian
5. Zhdanov DA. Obshchaya anatomiya i fiziologiya limfaticeskoy sistemy. . Medgiz. 1952. – S. 352. In Russian
6. Zhdanov DA. Ob otnoshenii perinevral'nykh prostranstv nervnykh spletenukh kishechnoy trubki k limfaticeskoy sisteme. V kn.: Materialy k anatomii limfaticeskoy sistemy vnutrennikh organov. M. L. 1953;112-115. In Russian
7. Vasina EN i dr. Printsipy struktorno-funktsional'noy organizatsii gemotsirkulyatornogo rusa intramural'nykh nervnykh spletenukh organov zheludochno-kishechnogo trakta. Arkh. anat. 1988;6:38-47. In Russian
8. Wood JD. Enteric Nervous System: Neuropathic Gastrointestinal Motility. Dig. Dis. Sci. 2016;61(7):1803-1816
9. Furness IB, Costa M. The enteric nervous system. Edinburg. 1987; – P. 290
10. Furness JB. The enteric nervous system and neurogastroenterology. Nat. Rev. Gastroenterol. Hepatol. 2012;6:286-294
11. Gabella I. Structure of the autonomic nervous system. London. 1986. – P. 214
12. Pirs E. Gistokhimiya. M. Inostrannaya literatura. 1962. – S. 479. In Russian
13. Lilli R. Patologistologicheskaya tekhnika i prakticheskaya gistokhimiya. M. Mir. 1969. – S. 645. In Russian
14. Markov II. i dr. Universal'nyy metod elektivnogo vyvayleniya argirofil'nykh struktur. Morfologicheskie vedomosti. 2016;1:116-119. In Russian
15. Itina LV. Retseptornaya funktsiya tonkoy kishki. Minsk. Nauka i tekhnika. 1972; – S. 204. In Russian
16. Mel'man EP. Funktsional'naya morfologiya innervatsii organov pishchevareniya. M. Meditsina. 1970. – S. 327. In Russian
17. Gershon M. The enteric nervous system. Ann. Rev. Neurosci. 1981;4:227-272
18. Furness IB. The enteric nervous system and neurogastroenterology / I.B. Furness. Nat. Rev. Gastroenterol. Hepatol. 2012;6:286-294
19. Spielmeyr W. Histopathologie des Hervensystems. Berlin. Verlag von Springer. 1922. – S. 498
20. Vladimirova OO i dr. Ul'trastruktturnaya organizatsiya zheludochnogo gangliya rechnogo raka. Arkh. anat. 1988;11:35-42. In Russian
21. Kolesnikova NA. Intramural'nye i khromaffinnye elementy limfaticeskogo protoka cherepakh. Arkh. anat. 1963;2:34-38. In Russian
22. Zakhарова IN i dr. Funktsional'nye narusheniya u zdorovykh detey rannego vozrasta. Meditsinskiy sovet. 2017;1:161-165. In Russian
23. Chubarova AI. Nekrotiziruyushchiy enterokolit novorozhdennykh. Eksperimental'naya i klinicheskaya gastroenterologiya. 2012;1:70-75. In Russian
24. Fadda B. Neuropile intestinale Dysplasie: eine Kritische Zehjahresanalyse klinischer und bioptischen Befunde. Ztsch. Kindechir. 1983;35:305-311. In Russian
25. Meiner-Ruge WA, Stoss F. How to improve histopathological result in the biopsy diagnosis of gut dysganglionsis. Pediatr. Surg. Int. 1995;10:454-458
26. Scharli AF. Neuronal intestinal dysplasia. Pediatr. Surg. Int. 1992;7:2-7
27. Privorotny VF. Mladcheneskie kishechnye koliki: problema i puti resheniya. Pediatriya. Zhurnal im. G.N. Serbskogo. 2012;4:98-105. In Russian
28. Kopke MA et al. Myenteric ganglionitis of intestinal biomyositis. Small. Animal. Pract. 1999;129(3):79-85
29. Dyskin EA. Anatomo-fiziologicheskie osobennosti ileoteksal'nogo otkaza kishechnika i ikh klinicheskoe znachenie. L. Medgiz. 1959; – S. 180. In Russian
30. William D. Anatomy blood vessels. Treasure Island. 2021; – P. 245
31. Koval'skiy PA. O strukture perinepravil'nykh vlagalishch nadkostnitsy i ikh svyazi s limfaticeskimi kapillyarami. Nauchnye zapiski Belotserkovskogo sel'khozinstituta. – 1952;3(1):4-6. In Russian
32. Rusn'yak I, Feldi M, Sabo D. Fiziologiya i patologiya limfaticeskoy sistemy. Budapest. Izd-vo AN Vengrii. 1957; – S. 879. In Russian
33. Kupriyanov VV, Karaganov YaL, Kozlov VI. Mikrotsirkulyatornoe ruso. M. Meditsina. 1975; – S. 216. In Russian
34. Langen de M. The peripheral circulation of blood, lymph and tissular fluid. Haarlem. 1961; – P. 275
35. Markov II. Rol' bol'shogo sal'nika v oksigenatsii portal'noy krovi. Biol. nauki. 1982;6:53-56. In Russian
36. Lyubaeva EV. Zapuskayut li arteriolo-venulyarnye anastomozy voskhodyashchuyu dilatatsiyu arteriy. Morfologicheskie vedomosti. 2017;4:40-42. In Russian
37. Markov II i dr. Rol' arteriolo-venulyarnykh anastomozov v tsirkulyatsii neytrofil'nykh granulotsitov. Morfologicheskie vedomosti. 2017;1:10-14. In Russian
38. Laughlin M et al. Peripheral circulation. Comp. Physiol. 2012;1:321-447
39. Dzhonson PK. Printsipy reguliatsii perifericheskogo krovoobrashcheniya. V kn.: Perifericheskoe krovoobrashchenie. Per. s angl. M. Meditsina. 1982;145-175. In Russian
40. Lapedat P. Infarkt kishechnika. Bukharest. Meditsinskoie izdatel'stvo. 1975; – S. 282. In Russian
41. Markov II. Morfologicheskie aspekty khronicheskoy ishemii zheludochno-kishechnogo trakta. Samarskiy filial izd-va Saratovskogo universiteta. 1991; – S. 168. In Russian
42. Konstantinova NB. Rol' sliyaniya kletok pri reparativnoy regeneratsii kory golovnogo mozga: funktsional'noe, morfologicheskoe i tsitokhimicheskoe issledovanie. Avtoref. dis... kand. biol. nauk. M. 2010; – S. 24. In Russian
43. Kubiev AA i dr. Vnutrikletchnaya regeneratsiya mozga: novyy vzglyad. Vestnik RAMN. 2012;8:21-25. In Russian
44. Sotnikov OS. Ob'edinennaya neyronno-retikulyarnaya teoriya. SPb. Nauka. 2019; – S. 239. In Russian
45. Nemechek S. Vvedenie v neyrobiologiyu. Praga. Avitsenum. 1978. – S. 413. In Russian
46. Fridman AP. Osnovy likvorologii. L. Medgiz. 1971. – S. 647. In Russian
47. Jessen KR et al. Peptide – containing neurons connect the to ganglionic plexus of enteric nervous system. Nature. 1980;283:391-393
48. Neyrogumoral'naya reguliatsiya pishchevarenii. Pod red. VKh Vasilenko, EN Kochinoy. M. Meditsina. 1983. – S. 288. In Russian
49. Bloom SR. Glucagon: a stress hormone. Postgraduate Med. I. 1973;49:607-612
50. Nakao K. et al. Immunoreactive B-endorphin adrenocorticotropin in human cerebrospinal fluid. I. Clin. Invest. 1980;66(6):1383-1390
51. Malashkhiya Yu.A. Immunnnyy bar'er mozga. M. Meditsina. 1986; – S. 160. In Russian
52. Morley IE. Extrahypothalamic thyrotropin releasing hormone (TRH) – its distribution and function. Life Sci. 1979;25:1539-1550
53. Snyder SH. Brain Peptides as Neurotransmitters. Scince. 1980;209:976-983
54. Vinogradova OS. Neyronauka kontsa vtorogo tysiacheletiya: smena paradigm. Zhurn. Vyssh. Nervn. Deyat. 2000;50:743-774. In Russian
55. Zhuravleva ZN. Ul'trastruktura krovenosnykh kapillyarov transplantatov nervnoy tkani, razvivayushchikhsya v peredney kamere glaza. Arkh. anat. 1985;1:34-39. In Russian

56. Tuba A. The early phase of vascularization in intraocular telencephalic transplants. I. *Neur. Transpl. Plasticity*. 1996;6(1):97-103
57. Busto R. Postischemic moderate hypothermia inhibits CA1 hippocampal ischemic neuronal injury. *Neurosci. Zett.* 1989;101(3):299-304
58. Tonimoto M. The protective effect hypothermia on hippocampal slices from quinea pig during deprivation of oxygen and glucose. *Brain. Res.* 1987;417(2):239-246
59. Okada Y. The protective effect of hypothermia on reversibility in the neuronal function of the hippocampal slices during long lasting anoxia. *Neurosci. Lett.* 1988;3:277-282
60. Yoneda K. Effect of anoxia and recovery the neurotransmission and level of high phosphate in thin hippocampal slices from the quinea pig. *Neurosci.* 1989;28(2):401-407
61. Lamberstein C.I. Oxygen toxicity. Effect in man of oxygen inhalation at 1 and 3,5 atmospheres upon blood gas transport, cerebral circulation and cerebral metabolism. I. *Appl. Physiol.* 1953;5:471-486
62. Haugard N. The toxic action of oxygen on metabolism and the role of trace metals. In.: *Oxygen in the animal organism*. Oxford. Pergamon Press. 1964; 495-505
63. Folkov B, Nil E. *Krovoobrashchenie*. Per. s angl. M. Meditsina. 1976; – S. 463. In Russian
64. Chelovek. *Mediko-biologicheskie dannye*. Per. s angl. M. Meditsina. 1977. – S. 496. In Russian
65. Flint R. *Biologiya v tsifrakh*. Per. s angl. M. Mir. 1992; – S. 304. In Russian
66. Korochkin LI. K tsitokhimии и tsitofiziologii vegetativnykh neyronov. *Arkh. anat.* 1966;5:101-111. In Russian
67. Sluka BA. *Informatsionnyy analiz neyrotsitov nekotorykh perifericheskikh gangliev i kriticheskie periody ikh differentsirovki*. *Arkh. anat.* 1983;2:16-22. In Russian

Авторы заявляют об отсутствии каких-либо конфликтов интересов при планировании, выполнении, финансировании и использовании результатов настоящего исследования

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Марков Игорь Иванович, профессор, доктор медицинских наук, советник ректора Медицинского университета «Реавиз», Самара, Россия;
e-mail: markovii2601@yandex.ru

Низаметдинова Динара Рустамовна, старший преподаватель кафедры морфологии и патологии Медицинского университета «Реавиз», Самара, Россия;
e-mail: dinaranizametdinova@mail.ru

The authors declare that they have no conflicts of interest in the planning, implementation, financing and use of the results of this study

INFORMATION ABOUT AUTHORS

Igor' I. Markov, Professor, Doctor of Medical Sciences, Advisor to the Rector of the Medical University «Reaviz», Samara, Russia;
e-mail: markovii2601@yandex.ru

Dinara R. Nizametdinova, Senior Lecturer, Department of Morphology and Pathology of the Medical University «Reaviz», Samara, Russia;
e-mail: dinaranizametdinova@mail.ru