

Нервная ткань

После изучения темы необходимо пройти тестирование по ссылке -

https://docs.google.com/forms/d/e/1FAIpQLScrRA-Aigx8zv2_iJUPg_NPfOvzHD0JeCY4HNj2UTcJw3cN2Q/viewform

Нервная ткань является высокоспециализированной и дифференцированной тканью. В процессе эволюции она приобрела системный характер – нет границы между нервной системой и нервной тканью.

Общая морфофункциональная характеристика нервной ткани

Функции нервной ткани:

- 1) восприятие раздражения,
- 2) генерация и проведение нервного импульса,
- 3) передача нервного импульса на рабочие клетки,
- 4) секреторная (экзо- и эндокринная),
- 5) барьерная,
- 6) адапционно-трофическая,
- 7) регуляция функций органов и тканей,
- 8) регуляция гомеостаза.

Гистогенез нервной ткани

Развитие нервной ткани связано с эктодермой, благодаря чему она обладает способностью отвечать на действие внешних раздражителей.

На ранних стадиях эмбриогенеза (18-21-й дни) эктодерма под индуцирующим влиянием хордомезодермального комплекса разделяется на кожную и невральную части. Последняя представлена *нервной пластинкой* и ее детерминация происходит во время второй фазы гастрюляции.

В процессе нейруляции (обособления нейрального зачатка) выделяется три компонента: *нервная трубка*, *нервный гребень* и *нейральные плакоты*.

Нервная пластинка сначала приобретает форму желоба. Края желоба несколько приподняты и образуют *нервные валики*. На 22-й день развития эмбриона *нервный желобок* замыкается в *нервную трубку* и обособляется от эктодермы.

Производные нервной трубки:

- 1) нейроны и глия органов центральной нервной системы (ЦНС),

2) некоторые структуры периферической нервной системы.

При замыкании желоба в трубку в области нервных валиков между трубкой и кожной эктодермой с обеих сторон выделяются клетки, формирующие *нервный гребень* (синоним: *ганглиозная пластинка*). Клетки нервного гребня мигрируют в латеральном и медиальном направлении в виде рассеивающихся потоков.

Производные нервного гребня:

- 1) нейроны и глия спинальных и вегетативных ганглиев, а также некоторых черепномозговых нервов,
- 2) леммоциты,
- 3) клетки мозгового вещества надпочечников,
- 4) клетки диффузной эндокринной системы,
- 5) клетки паутинной и мягкой мозговой оболочек,
- 6) пигментные клетки (меланоциты,
- 7) эктомезенхима (в краниальной части).



Рис. 58. Дифференционный состав нервной ткани

В краниальной же части зародыша по краям от нервной трубки образуются утолщенные участки эктодермы – *нейральные плакоды* (от греч. *plax* – *пластинка*), которые не участвуют в формировании нервной трубки и нервного гребня.

Производные нейральных плакод – клетки органов чувств: слуха, равновесия, вкуса (рецепторные, поддерживающие и выстилающие каналцы) и зрения (эпителий хрусталика).

Обобщая вышесказанное, отметим, что только в нервной трубке и нервном гребне образуются *СНЭК* (*стволовые нейроэктодермальные*

клетки), которые дифференцируются в двух направлениях: 1) нейробласты – нейроны, 2) глиобласты – макроглиоциты.

Из мезенхимы развиваются клетки гематогенного дифферона – микроглиоциты (глиальные макрофаги).

Таким образом, нервная ткань состоит из клеток: нейроцитов и глиоцитов (макро- и микроглиоцитов). Межклеточного вещества в общегистологическом понимании здесь нет. В микроколичествах имеется лишь межклеточная жидкость.



В эмбриональном периоде 40-85% нейроцитов в различных участках нервной системы погибает механизмом апоптоза. Предполагается, что погибают те нейроны, которые не установили связи с клетками иннервируемого ими органа (органа-мишени) и, как следствие, не получают от них необходимых трофических веществ.

Гибель нейроцитов может происходить и при избыточной иннервации органов-мишеней, что устраняет и неправильно сформировавшиеся связи.

Нейроны (нейроциты)

Нейроны (нейроциты) являются основными клетками нервной ткани и связаны между собой синаптическими межклеточными контактами. Они относятся к особому виду высоко дифференцированных возбудимых клеток. Нейрон способен трансформировать энергию раздражителя в электрический импульс – *потенциал действия* и передавать его по своим отросткам на расстояние. Общее количество нейронов в нервной системе человека составляет 10^{11} - 10^{12} . К рождению они утрачивают способность к делению, и в течение постнатальной жизни их количество постепенно снижается вследствие апоптоза.



Гибель нейроцитов значительно ускоряется в старости. А при таких заболеваниях, как болезнь Альцгеймера, паркинсонизм и др., скорость апоптоза нейронов резко увеличивается, что приводит к резкому снижению их количества в определенных участках ЦНС.

Нейроны содержат:

- 1) тело (перикарион),
- 2) отростки,
- 3) нервные окончания.

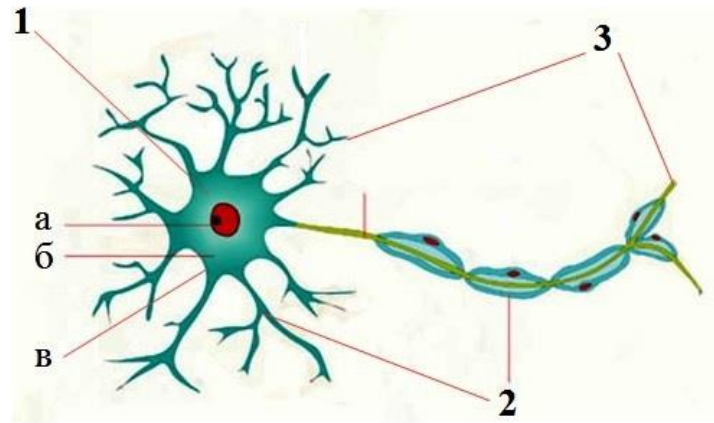
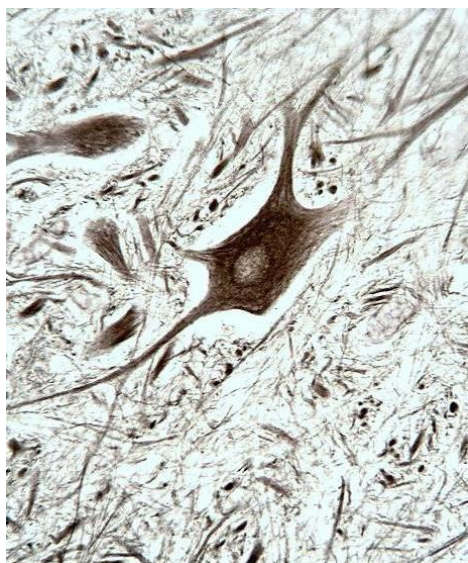


Рис. 59. Строение нейрона: 1 - перикарион, а- ядро, б - нейроплазма, в - нейроцитолемма, 2 - отростки, 3 - нервные окончания

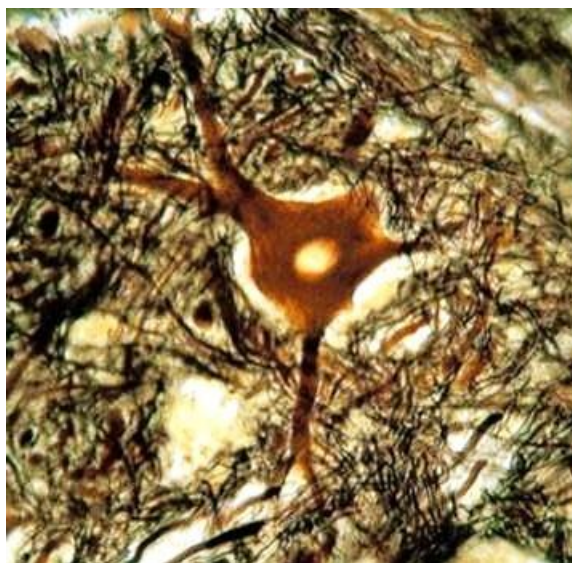
Особенности терминологии!



- нейроплазма* – цитоплазма нейрона
- нейроплазмолемма* – плазмолемма нейрона
- нейротрубочки* – микротрубочки нейрона
- нейрофиламенты* – микрофиламенты нейрона



а



б

Рис. 60. Мультиполярный нейронит спинного мозга собаки.
Импрегнация азотнокислым серебром. Объектив 40.

Тело нейрона содержит крупное, округлое ядро и окружающую его цитоплазму, за исключением входящей в состав отростков. На нейроплазмолемме находятся многочисленные нервные окончания (синапсы), обеспечивающие передачу как возбуждающих, так и тормозящих сигналов от других нейронов. Плазмолемма нейронов обладает способностью к проведению нервного импульса (распространению деполяризации) вследствие локального тока ионов натрия в цитоплазму и

калия из нее через мембранные ионные каналы. Поддержание необходимых градиентов ионов обеспечивают натрий-калиевые насосы в плазмолемме.



В нейронах лиц женского пола около ядрышка часто выявляется тельце Барра – крупная глыбка хроматина, содержащая конденсированную X-хромосому.

Нейроплазма богата органеллами – многочисленные крупные митохондрии, комплекс Гольджи, гранулярная и агранулярная ЭПС, лизосомы.

Во всех нейронах присутствует клеточный центр, главная функция которого – сборка микротрубочек.

В цитоплазме нейронов имеются и специализированные структуры:

1) *Хроматофильная субстанция* (синонимы: тигроидное вещество, тигроид, вещество Ниссля). Представляет собой комплекс гРЭПС, полисом и глыбок гликогена. Локализуется в перикарионе и дендритах. Основное назначение – синтез белка (за сутки обновляется около 1/3 белка клетки) и энергетическая. При патологических состояниях наблюдается растворение тигроидного вещества – *тигролиз*.

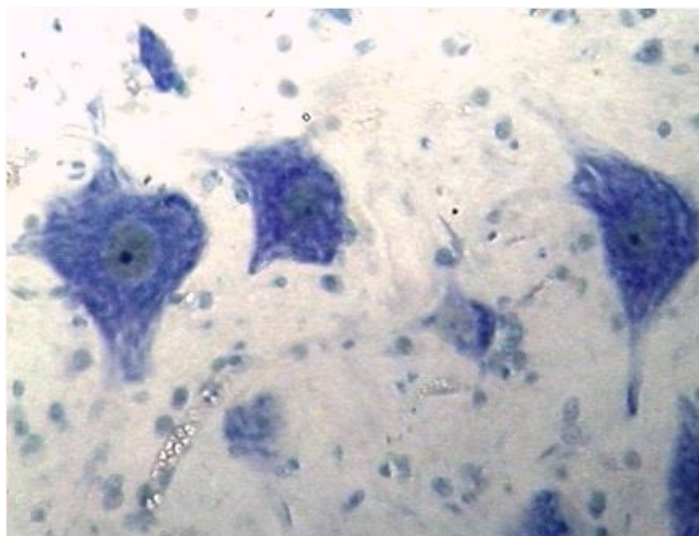


Рис. 61. **Хроматофильная субстанция** в мультиполярных нейронах спинного мозга.
Окраска: метиленовый синий по Ниссля, объектив 40.

2) *Нейрофибриллы* – располагаются хаотично в перикарионе и упорядоченно в отростках. Образованы они микротрубочками и микрофиламентами. Участвуют в поддержании формы нейрона, росте отростков, а также в аксональном и дендритном транспорте.

Разнообразны в нейроплазме включения:

- гликоген,
- липиды,

- *липофусцин* (пигмент старения, или изнашивания) – гранулы с продуктами распада митохондрий,

- *меланин* – бурый пигмент (в нейронах черной субстанции и голубого пятна).

Отростки нейронов бывают двух видов: *дендриты* и *аксоны* (он в клетке всегда один). Основная функция отростков – проведение нервного импульса. Кроме того, они осуществляют транспортировку (дендритный и аксональный транспорт) медиаторов, нейрогормонов, электролитов, трофических мономеров и т.д.

Дендриты проводят импульс к телу нейрона. У большинства нейроцитов дендриты многочисленны, имеют относительно небольшую длину и сильно ветвятся. В них многочисленны нейротрубочки и нейрофиламенты, обеспечивающие дендритный транспорт, который осуществляется из тела клетки вдоль дендритов со скоростью около 3 мм/ч.

Аксон (нейрит) проводит импульс от тела клетки. Он более длинный (от 1 мм до 1,5 м), отходит от утолщенного участка перикариона, не содержащего хроматофильной субстанции – аксонного холмика, в котором генерируются нервные импульсы. Аксон по своему ходу может давать ответвления (коллатерали), обычно отходящие от него под прямым углом. Заканчивается аксон нервными окончаниями на других нейронах или клетках рабочих органов.

Аксональный (аксонный) транспорт (ток) – перемещение по аксону органелл и различных веществ. Он разделяется на два типа:

1) *антероградный* – прямой: из тела нейрона по аксону; может быть *медленным* (скорость 1-5 мм в сутки, переносит ферменты и элементы цитоскелета) и *быстрым* (100-500 мм в сутки, осуществляет перенос различных веществ, митохондрий, синаптических пузырьков, цистерн грЭПС);

2) *ретроградный* – обратный: из аксона в тело нейрона; способствует удалению веществ из терминалей, возвращению синаптических пузырьков, митохондрий.



Проникшие в нейрон нейротропные вирусы (бешенства, герпеса, полиомиелита) могут распространяться по нейронным цепям за счет аксонального транспорта.

Классификации нейронов

Классификация нейронов осуществляется по морфологическим, функциональным и биохимическим признакам.

Морфологическая классификация нейронов

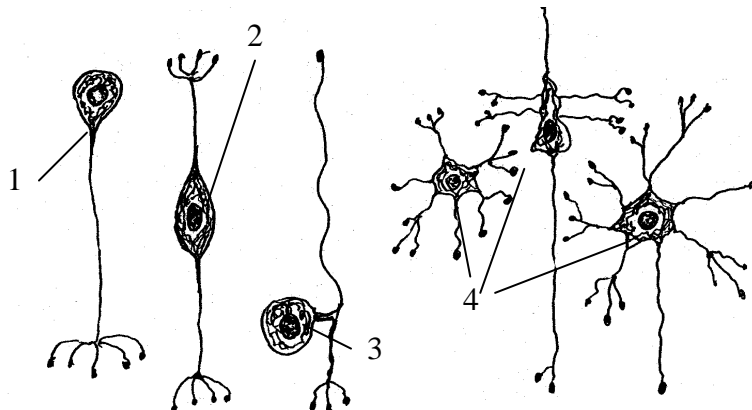


Рис. 62. **Нервная ткань.** Типы нейронов (нейроцитов) согласно морфологической классификации: 1 – униполярный; 2 – биполярный; 3 – псевдоуниполярный; 4 – мультиполярные нейроны.

Она основана на количестве отростков и подразделяет нейроны на следующие типы:

1. *Униполярные* нейроны имеют один отросток – аксон. У человека эти нейроны встречаются только в эмбриогенезе.

2. *Биполярные* нейроны имеют два отростка – аксон и дендрит, которые отходят от противоположных полюсов клетки. Эти нейроны находятся в сетчатке глаза, спиральном и вестибулярном ганглиях.

3. *Псевдоуниполярные* нейроны имеют аксон и дендрит, которые отходят от одного полюса клетки, а затем расходятся. Эти нейроны имеются в спинальных ганглиях.

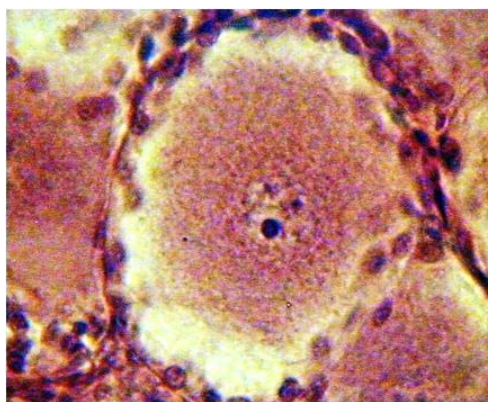


Рис. 63. **Псевдоуниполярный нейроцит** спинномозгового ганглия. Окраска: гематоксилин-эозин, объектив 40.

4. *Мультиполярные* (многоотростчатые) нейроны, имеют один аксон и несколько дендритов. Это самая распространенная форма нейронов. Описано

около 80 вариантов этих клеток – звездчатые, веретенообразные, пирамидные, грушевидные, корзинчатые и др. В зависимости от длины отростков они подразделяются на:

- а) *длинноаксонные* (аксон длиннее дендритов),
- б) *равноотростчатые* (аксон и дендриты равной длины).

Функциональная классификация нейронов

По выполняемой функции нейроны разделяют на четыре типа:

1. *Афферентные (чувствительные)* – генерируют импульсные биопотенциалы в ответ на раздражение, имеют относительно длинный дендрит с рецептором.

2. *Ассоциативные (вставочные, интернейроны)* – передают импульсы между нейронами, самые многочисленные (около 99,9% всех нейронов).

3. *Эфферентные (двигательные)* – передают нервные импульсы на рабочие клетки.

4. *Нейроэндокринные (секреторные)* – секретируют нейрогормоны, имеют длинный аксон с окончанием в стенке гемокapилляра или стенке полости мозга.

Биохимическая классификация нейронов

Основана на химических особенностях нейромедиаторов, которые используются нейронами для синаптической передачи нервных импульсов. Выделено много различных групп, отметим основные из них:

1. *Холинергические* (медиатор – ацетилхолин)
2. *Адренергические* (медиатор – норадреналин)
3. *Серотонинергические* (медиатор – серотонин)
4. *Дофаминергические* (медиатор – дофамин)
5. *Пептидергические* (медиаторы – низкомолекулярные пептиды: энкефалины, эндорфины, субстанция Р, вазоактивный интестинальный пептид, бомбезин и др.)

В некоторых нейронах терминали могут содержать одновременно два типа нейромедиаторов.



Патогенез некоторых нервно-психических заболеваний связан с нарушением выработки некоторых медиаторов в отдельных структурах мозга. Например, содержание дофамина снижается при паркинсонизме и повышается при шизофрении. Для депрессивных состояний характерно снижение уровней серотонина и норадреналина, а для маниакальных, наоборот, их повышение.

Нейроглия

Нейроглия представляет собой гетерогенную группу клеточных элементов нервной ткани, которая обеспечивает деятельность нейронов. Количество глиальных клеток (глиоцитов) в мозге человека в 5-10 раз превышает число нейроцитов.



Происхождение термина нейроглия (от греч. neuron – нерв и glia – клей) объясняется первоначальным представлением о наличии некоего вещества, которое заполняет пространства между нейронами и нервными волокнами и связывает их воедино подобно клею.

Функции нейроглии:

1. *Создание, контроль и поддержание оптимальной среды для жизнедеятельности нейрона*
2. *Регуляция эмбрионального и постэмбрионального нейрогенеза*
3. *Сопряженный метаболизм с нейронами*
4. *Защита и барьерное обеспечение нейрона*
5. *Участие в репаративной регенерации вещества мозга*



Глиоциты взрослого человека, в отличие от нейроцитов, способны к делению. В поврежденных участках мозга они размножаются, заполняя дефекты и образуя глиальные рубцы (глиоз). Опухоли из клеток глии (глиомы) составляют до 50% внутримозговых новообразований.

Классификация нейроглии

1. Макроглия:
 - 1) эпендимная глия,
 - 2) астроцитарная глия
 - 3) олигодендроциты
2. Микроглия

Морфофункциональная характеристика нейроглии

1. Макроглия

Эпендимная глия

Эпендимная глия, или эпендима (от греч. *ependyma* – верхняя одежда, выстилка) образована эпендимоглиоцитами.

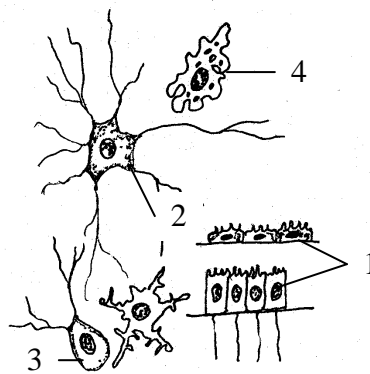


Рис. 64. Типы глиоцитов нервной ткани: 1 – эпендимоглиоциты; 2 – астроциты; 3 – олигодендроглиоциты; 4 – микроглиоциты.

Локализация:

Выстилают:

- полости головного и спинного мозга
- межоболочечные пространства мозга
- периневральные влагалища нервов
- сосудистые сплетения мозга

Входят в состав:

- гемато-ликворного барьера
- ликворо-нейрального барьера (с высокой проницаемостью)
- наружной пограничной глиальной мембраны (НПГМ) мозга

Гемато-ликворный барьер состоит из следующих структурных элементов:

- 1) цитоплазма фенестрированных эндотелиоцитов,
- 2) базальная мембрана эндотелия,
- 3) рыхлая волокнистая соединительная ткань,
- 4) базальная мембрана эпендимоглиоцитов,
- 5) слой эпендимоглиоцитов (хороидных эпендимных клеток).

Через гемато-ликворный барьер происходит ультрафильтрация крови с образованием СМЖ (около 500 мл в сутки).

Ликворо-нейральный барьер отделяет нейроны от спинномозговой жидкости (СМЖ), или ликвора, и образован 1) эпендимоглиоцитами, 2) отростками астроцитов, 3) пограничной глиальной мембраной.

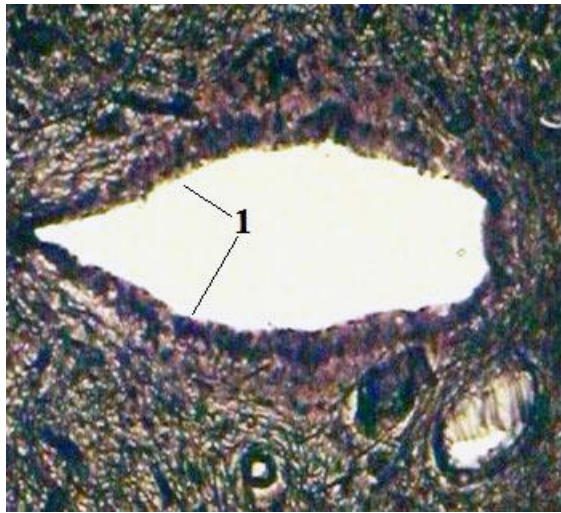


Рис. 65. Эпендимная глия спинного мозга. Импрегнация азотнокислым серебром, объектив 40. 1- эпендимоглиоциты.

Структурные особенности эпендимоглиоцитов:

- Форма высоко- или низкопризматическая
- Образуют клеточные пласты
- Лежат на базальной мембране
- На апикальных полюсах имеются микрореснички
- На базальных полюсах формируют межклеточные контакты типа полудесмосом
- От базальных полюсов через базальную мембрану в вещество мозга отходят одиночные отростки («базальные струны»)
- Развиты ЭПС, комплекс Гольджи, много митохондрий

Функции:

1. *Покровно-разграничительная* – отграничивает содержимое субарахноидального пространства, желудочков головного мозга, спинномозгового канала от элементов нервной ткани.
2. *Ликвородинамическая* – ультрафильтрация компонентов СМЖ.
3. *Барьерная* – участие в образовании гемато-ликворного и ликворо-нейрального барьеров.
4. *Опорная* – отростки эпендимоглиоцитов участвуют в формировании каркаса ЦНС



Спинномозговая жидкость циркулирует в спинномозговом канале, субарахноидальном пространстве и желудочках головного мозга. Ее общий объем составляет у взрослого человека около 140 мл. Каждые 4-7 часов она полностью обновляется. По своему составу отличается от сыворотки крови сниженным содержанием белка и повышенными концентрациями калия, натрия и хлора. Может содержать отдельные лимфоциты (не более 5 клеток в 1 мл).

Разновидностями эпендимоглиоцитов являются *танициты* и *хороидные эпендимоциты*.

Танициты – специализированные эпендимоглиоциты, располагающиеся в стенке III желудочка, инфундибулярном кармане и срединном возвышении. Они имеют плоскую или кубическую форму. На апикальной поверхности находятся микроворсинки и отдельные реснички, от базальной части отходит длинный отросток, который заканчивается пластинчатым расширением на гемокапилляре. Танициты обеспечивают связь между СМЖ в просвете желудочков мозга и кровью, транспортируя по своему отростку вещества из СМЖ в просвет сосудов.

Хороидные эпендимоглиоциты (от греч. *choroidea* – ткань, содержащая сосуды) – клетки, располагающиеся в области сосудистых сплетений – места образования 70-90% СМЖ. Сплетения образованы ветвящимися выпячиваниями мягкой мозговой оболочки, которые вдаются в просвет III, IV и части боковых желудочков. В этих участках мягкая мозговая оболочка покрыта хороидными эпендимоглиоцитами. Апикальная поверхность клеток покрыта многочисленными микроворсинками, а базальные образуют выпячивания (ножки), которые переплетаются друг с другом. Под слоем хороидных эпендимоглиоцитов, лежащих на базальной мембране, располагается рыхлая соединительная ткань с сетью гемокапилляров, обладающих высокой проницаемостью. Указанные эпендимоглиоциты входят в состав гемато-ликворного барьера (см. выше).

Астроцитарная глия

Астроцитарная глия, или астроглия (от греч. *astra* – звезда, *glia* – клей) представлена астроцитами.

Разновидности:

1) *плазматические (протоплазматические)* – имеют многочисленные разветвленные короткие отростки, располагаются преимущественно в сером веществе ЦНС;

2) *волокнистые* – характеризуются длинными тонкими слабо ветвящимися отростками, локализуются, в основном, в белом веществе ЦНС.

Локализация:

Расположены диффузно:

- в белом веществе мозга (волокнистые астроциты)
- в сером веществе мозга (плазматические астроциты)

Входят в состав:

- гемато-нейрального барьера

- НППМ мозга (ветвления отростков)

Структурные особенности:

- Самые крупные из глиальных клеток
- Форма звездчатая, многоотростчатая
- Развит цитоскелет, много митохондрий
- В цитоплазме многочисленные гранулы гликогена
- На концах отростков имеются пластинчатые расширения («ножки»), которые, соединяясь друг с другом, в виде мембран окружают нейроны и сосуды
- Щелевидные межклеточные контакты между отростками

Функции:

1. *Опорно-каркасная* – астроциты формируют опорный каркас ЦНС, в котором располагаются другие клетки и волокна.

2. *Барьерно-разграничительная* – за счет образования периваскулярных пограничных мембран уплощенными концевыми участками отростков, которые охватывают капилляры снаружи и формируют основу гемато-энцефалического барьера (ГЭБ); совместно с другими элементами глии участвуют в образовании 1) *поверхностной пограничной глиальной мембраны* мозга, которая расположена под мягкой мозговой оболочкой, и 2) *пограничной глиальной мембраны* под слоем эпендимы, входящей в состав ликворо-нейрального барьера.

Гемато-энцефалический барьер состоит из следующих структурных элементов:

1) эндотелий гемокapилляров (с непрерывной выстилкой), эндотелиоциты связаны мощными плотными соединениями, препятствуют переносу одних веществ и содержат специфические транспортные системы для других; могут метаболически изменять вещества, превращая их в соединения, неспособные проникнуть в мозг;

2) базальная мембрана эндотелия;

3) периваскулярная пограничная глиальная мембрана из отростков астроцитов.

3. *Защитная* – астроциты участвуют в защитных реакциях при повреждении нервной ткани благодаря выраженной фагоцитарной активности и способности захватывать, подвергать процессингу и представлять антигены, а также вырабатывать цитокины; в ходе воспалительных реакций в ЦНС астроциты, разрастаясь, образуют глиальный рубец на месте поврежденной ткани.

4. *Метаболическая* – направлена на поддержание необходимого уровня ионов калия и медиаторов в микроокружении нейронов.

Олигодендроглия

Олигодендроглия (от греч. *oligo* – мало, *dendron* – дерево и *glia* – клей, т.е. глия с малым количеством отростков) представляет собой группу

разнообразных мелких клеток – олигодендроглиоцитов с короткими немногочисленными отростками.

Разновидности:

1. Олигодендроглиоциты ЦНС
2. Мантийные клетки (клетки – сателлиты)
3. Леммоциты (шванновские клетки)

Локализация:

- вокруг нейронов в составе мозга (олигодендроглиоциты ЦНС)
- вокруг нейронов ганглиев (мантийные клетки)
- в оболочках нервных волокон ПНС (леммоциты)

Структурные особенности:

- Форма угловатая малоотростчатая
- Ядро темное
- Хорошо развит синтетический аппарат
- Много митохондрий и гранул гликогена
- Цитолемма способна к образованию инвагинаций

Функции:

1. *Защитная* – олигодендроглиоциты, окружая тела и отростки нейроцитов, обеспечивают их защиту.
2. *Сенсорная* – участие олигодендроглиоцитов, входящих в состав нервных рецепторов, в восприятии раздражителей.
3. *Барьерная* – более характерна для леммоцитов.
4. *Регуляция метаболизма нейронов* – в частности, за счет накопления гликогена.
5. *Участие в процессах регенерации нервных волокон* (см. ниже).

2. Микроглия

Микроглия представляет собой совокупность микроглиоцитов – клеток, имеющих мезенхимное происхождение. Микроглиоциты развиваются из моноцитов и относятся к макрофагально-моноцитарной системе.

Разновидности микроглиоцитов (являются взаимопереходящими):

1. Ветвистые (покоящиеся, неактивные)
2. Амебовидные (подвижные, активные)

Ветвистые микроглиоциты

Локализация:

- В сером и белом веществе мозга вдоль гемокapилляров
- Крепятся отростками к базальным мембранам капилляров

Структурные особенности:

- Форма продольно-угловатая
- Короткие, ветвистые отростки
- Ядра продолговатые, гипохромные
- Органелл и включений мало

Функции: функционально малоактивны

Амебовидные микроглиоциты

Локализация:

- В зонах нейрогистоорганогенеза развивающегося мозга
- В белом и сером веществе зрелого мозга в участках воспаления, деструкции и регенерации

Структурные особенности:

- Форма округлая с псевдоподиями
- Ядро округлое, гипохромное
- Много лизосом, рибосом и митохондрий
- Развита гранулярная ЭПС, комплекс Гольджи, цитоскелет
- Много эндо- и экзоцитозных пузырьков, пищеварительных вакуолей

Функции:

1. *Защитная* – за счет макро- и микрофагоцитоза, а также способности выполнять функцию дендритных антигенпредставляющих клеток (АПК)
2. *Секреторная* – секреция биологически активных веществ (цитокинов, кейлонов, факторов репарации и др.)



Микроглиоциты имеют большое значение в развитии поражений нервной системы при СПИДе. Им отводится роль «троянского коня», разносящего ВИЧ по ЦНС (совместно с моноцитами и макрофагами). С повышенной активностью микроглиоцитов, выделяющих большое количество цитокинов и свободных радикалов, связана усиленная гибель нейроцитов при СПИДе в результате апоптоза, который индуцируется в нейронах из-за нарушения баланса цитокинов.

Нервные волокна

Нервные волокна представляют собой отростки нейронов, покрытые глиальной оболочкой.

В зависимости от строения выделяют два вида нервных волокон:

- 1) *безмиелиновые*,
- 2) *миелиновые*.

В составе обоих типов нервных волокон выделяют следующие структурные элементы:

- 1) осевой цилиндр (отросток нейрона, расположенный центрально),

2) глиальная оболочка из олигодендроглиоцитов (в ПНС они называются леммоцитами, шванновскими клетками).

Безмиелиновые нервные волокна

У взрослого человека безмиелиновые нервные волокна находятся в основном в составе вегетативной нервной системы. Скорость проведения нервного импульса по ним сравнительно низкая – 1-2 м/сек.

Этапы образования безмиелинового нервного волокна:

1) погружение осевого цилиндра в леммоциты, расположенных в виде тяжей;

2) формирование *мезаксона* – дупликация плазмолеммы леммоцита, которая образуется при прогибании клеточной оболочки;

3) образование безмиелинового нервного волокна *кабельного типа* – формируется при погружении в один леммоцит нескольких осевых цилиндров (название объясняется сходством с электрическим кабелем).

Снаружи волокно покрыто базальной мембраной.



Рис. 66. **Безмиелиновые нервные волокна** (расщепленный препарат седалищного нерва). Окраска: гематоксилин-эозин, объектив 40.

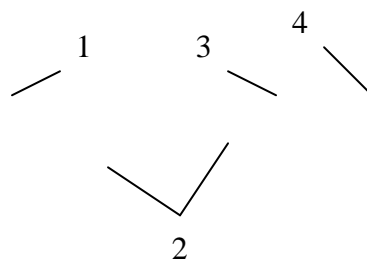
Структурные компоненты волокна:

1. Нейролемма:

- наружная плазмолемма леммоцита
- слой цитоплазмы леммоцита
- ядро и органеллы леммоцита
- мезаксон(ы)

2. Внутренняя плазмолемма леммоцита

3. Осевой цилиндр



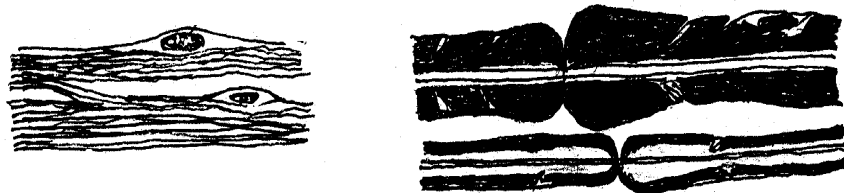


Рис. 67. **Нервные волокна:** А – безмиелиновые, Б – миелиновые. 1 – глиоцит (леммоцит); 2 – осевые цилиндры (отростки нейронов); 3 – миелиновая оболочка; 4 – узловой перехват Ранвье.

Миелиновые нервные волокна

Миелиновые нервные волокна располагаются в ЦНС и ПНС. Скорость проведения нервного импульса по ним значительно выше – 5-120 м/сек. По сравнению с безмиелиновыми они более толстые (диаметр 1-20 мкм).

Этапы образования миелинового нервного волокна:

1. Инвагинация одного осевого цилиндра в леммоцит
2. Формирование одного *мезаксона*
3. Закручивание мезаксона вокруг осевого цилиндра
4. Структуризация компактного миелина
5. Образование миелиновой оболочки

Структурные компоненты миелинового волокна

1. Нейролемма:
 - наружная плазмолемма леммоцита
 - слой цитоплазмы леммоцита
 - ядро и органеллы леммоцита
 - наружный мезаксон
2. Компактный миелин:
 - сотни спрессованных витков мезаксона
 - узловые перехваты (Ранвье)
 - насечки миелина (Шмидта - Лантермана)
3. Внутренний мезаксон
4. Внутренняя плазмолемма леммоцита
5. Осевой цилиндр



Рис. 68. **Миелиновые нервные волокна** (расщепленный препарат седалищного нерва лягушки). Окраска осмиевой кислотой. Объектив 40.

Миелин – сложный белково-липидный комплекс, в котором 80% плотного остатка приходится на долю липидов.

Миелиновая оболочка не сплошная, она имеет узловые перехваты Ранвье, соответствующие границам соседних леммоцитов. Эти перехваты обеспечивают *сальтаторную* передачу нервного импульса (скачками от одного узлового перехвата к другому).

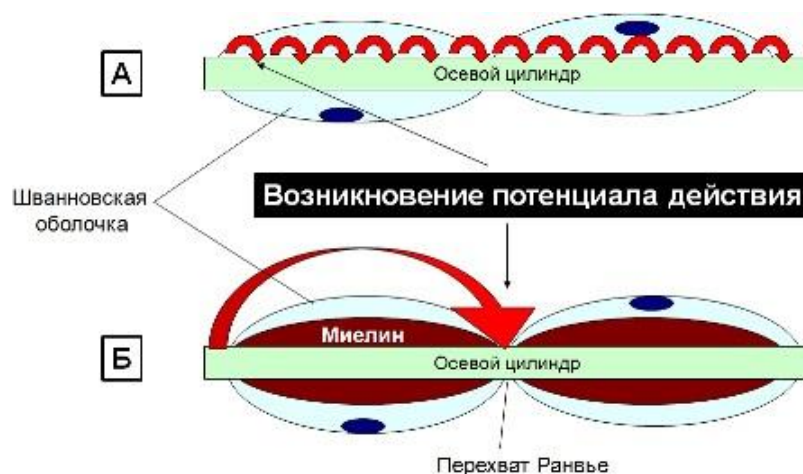


Рис. 69. **Проведение нервного импульса**: А – по безмиелиновому нервному волокну, Б – по миелиновому нервному волокну.

Деполяризация в области одного узлового перехвата сопровождается ее быстрым пассивным распространением по нервному отростку к следующему перехвату, что объясняется минимальной утечкой тока в перехвате благодаря высоким изолирующим свойствам миелина. В области следующего перехвата импульс вызывает включение имеющихся ионных каналов и возникает новый участок локальной деполяризации и т.д.



Нарушение образования миелина лежит в основе некоторых тяжелых заболеваний нервной системы. Разрушение миелина (демиелинизация) может происходить при его аутоиммунном поражении Т-лимфоцитами и макрофагами. Такой процесс протекает при рассеянном склерозе – тяжелом заболевании (вероятно, вирусной природы), приводящем к нарушению различных функций, развитию паралича, потере чувствительности.

Насечка миелина (Шмидта - Лантермана) - представляет собой участок миелинового слоя, где завитки мезаксона лежат неплотно друг к другу, образуя спиральный туннель, идущий снаружи внутрь и заполненный цитоплазмой леммоцита, т.е. место расслоения миелина. Насечки часто обнаруживаются в периферических нервных волокнах и почти полностью отсутствуют в волокнах ЦНС. Полагают, что насечки увеличивают гибкость нервных волокон и способствуют транспорту веществ.

Нервные окончания

Нервные окончания – специализированные структуры в концевых отделах нервных волокон.

Подразделяются на три группы:

- 1) *рецепторные (чувствительные, афферторы),*
- 2) *межнейронные (синапсы),*
- 3) *эфферентные (эффекторы).*

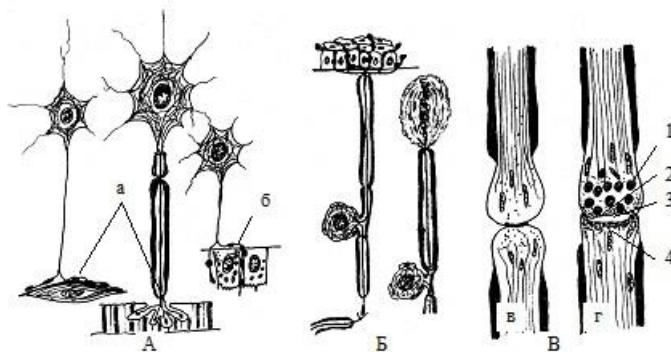


Рис. 70. **Нервные окончания.** А – эфферентные (а – моторные, б – секреторные), Б – афферентные (рецепторные или чувствительные), В – синаптические (в – электрический, г – химический); 1 – синаптические пузырьки; 2 – пресинаптическая мембрана; 3 – синаптическая щель; 4 – постсинаптическая мембрана.

Рецепторные (чувствительные) нервные окончания

Рецепторные нервные окончания – это окончания дендритов чувствительных (афферентных) нейронов. Они преобразуют энергию раздражителя в нервный импульс.

В зависимости от направления воспринимающего сигнала рецепторы подразделяются на:

- 1) *экстерорецепторы* – воспринимают сигнал из внешней среды,
- 2) *интерорецепторы* – сигнал поступает из внутренней среды,
- 3) *проприорецепторы* – расположены в мышцах, связках, суставных сумках, коже, свидетельствуют об их работе.

Функциональная классификация чувствительных нервных окончаний

В зависимости от природы раздражителя различают следующие виды чувствительных нервных окончаний:

- 1) механорецепторы,
- 2) хеморецепторы (в т.ч. болевые – ноцицепторы),
- 3) терморецепторы.

В органах чувств имеются специализированные рецепторные клетки, воспринимающие соответствующие раздражения.

Морфологическая классификация чувствительных нервных окончаний

По особенностям строения различают:

- 1) свободные чувствительные нервные окончания,
- 2) несвободные чувствительные нервные окончания, которые подразделяются на
 - а) инкапсулированные,
 - б) неинкапсулированные.

Свободные чувствительные нервные окончания состоят только из конечных ветвлений осевого цилиндра между эпителиоцитами покровных эпителиев, в надкостнице, суставных поверхностях. Проникая в эпителий, нервные волокна утрачивают миелиновую оболочку, базальная мембрана их леммоцитов сливается с эпителиальной. Обеспечивают восприятие температурных, механических и болевых раздражителей.

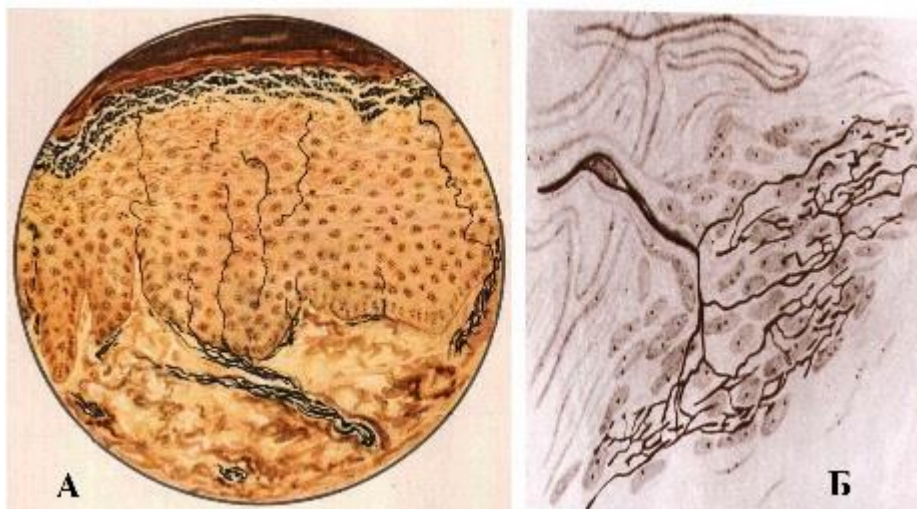


Рис. 71. Свободные чувствительные нервные окончания:
А – в эпителии кожи, Б – в соединительной ткани (Алмазов И.В., Сутулов Л.С., 1978).

Несвободные чувствительные нервные окончания содержат в своем составе все элементы нервного волокна, т.е. осевой цилиндр и клетки глии. Среди них различают *инкапсулированные* (покрытые соединительнотканной

капсулой) и *неинкапсулированные* (капсула из соединительной ткани отсутствует) окончания.

Несвободные неинкапсулированные нервные окончания образованы ветвлениями дендритов, которые окружены леммоцитами.

Локализация:

- соединительная ткань кожи (дерма),
- собственная пластинка слизистых оболочек.

Примером несвободных неинкапсулированных нервных окончаний являются тельца Меркеля. Образованы клетками Меркеля и оплетающими их ветвлениями осевого цилиндра. Осуществляют восприятие легких механических прикосновений к коже.



Клетка Меркеля – светлые, округлые или эллипсовидные клетки. Располагаются в базальном слое эпидермиса, частично встречаются в хорошо иннервируемых и васкуляризуемых участках дермы. Имеет нейральное происхождение. Осуществляет рецепторную функцию, реагируя на механические деформации (вторично-чувствующий анализатор). Вырабатывает биологически активные вещества: бомбезин, вазоинтестинальный пептид (ВИП) и др. Тело клетки лежит в базальном слое эпидермиса. Отростки с помощью десмосом связаны с эпителиальными клетками базального и шиповатого слоёв.

Несвободные инкапсулированные чувствительные нервные окончания, несмотря на разнообразие, имеют общий план строения:

- 1) ветвления дендритов, составляющих основу окончания,
- 2) леммоциты, окружающие ветвления дендритов,
- 3) соединительнотканная капсула, покрывающая окончание снаружи.

Примеры несвободных нервных окончаний:

- **Осязательные тельца Мейснера**

Локализация: преимущественно в сосочковом слое дермы

Строение: характерны небольшие размеры (50-120 мкм) и эллипсоидная форма; плоские эпителиальные клетки, расположенные перпендикулярно длинной оси тельца, образуют внутреннюю колбу. Между глиоцитами располагаются ветвления дендритов. Снаружи внутренней колбы имеется тонкая соединительнотканная капсула, переходящая в периневрий.

Функции: осуществляют глубокую тактильность.

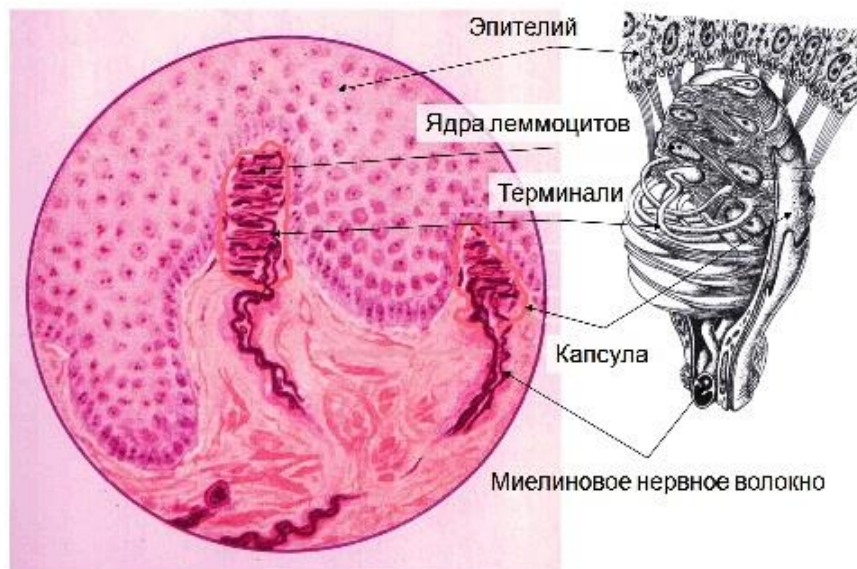


Рис. 72. Тельце Мейснера (Алмазов И.В., Сутулов Л.С., 1978).

- **Тельца Руффини**

Локализация:

- соединительнотканная часть кожи,
- капсулы суставов.

Строение: веретеновидная форма, длина до 1-2 мм; внутренняя колба образована глиальными клетками, между которыми располагаются ветвления дендритов с расширениями на концах. Снаружи внутренней колбы находится хорошо выраженная соединительнотканная капсула, образованная коллагеновыми волокнами.

Функции: восприятие давления, некоторые авторы считают, что тельца Руффини могут также воспринимать тепло.

- **Колбы Краузе**

Локализация:

- сосочковый слой дермы,
- собственная пластинка слизистой оболочки полости рта, надгортанника,
- конъюнктив глаза.

Строение: небольшие размеры (40-150 мкм). Внутренняя колба образована уплощенными глиоцитами, между которыми разветвления дендритов образуют сплетение в виде клубочка. Капсула является продолжением периневрия.

Функции: являются механорецепторами, не исключается возможность восприятия холода.



Рис. 73. А- колба Краузе, Б - тельце Руффини (Алмазов И.В., Сутулов Л.С., 1978).

- **Пластинчатые тельца (тельца Фатер-Пачини)**

Локализация: соединительная ткань кожи и внутренних органов.

Строение: округлая форма, диаметр 1-5 мм. Внутренняя колба (луковица) образована уплощенными леммоцитами, вокруг которых находятся разветвления дендритов. Наружная колба представляет собой соединительнотканную капсулу, которая состоит из фибробластов и коллагеновых волокон. Волокна образуют от 10 до 60 concentric plates, between which is liquid.

Функции: воспринимают давление и вибрацию. При изменении формы пластины под влиянием раздражителя давление передается на нервное окончание, что вызывает деполяризацию его мембраны.

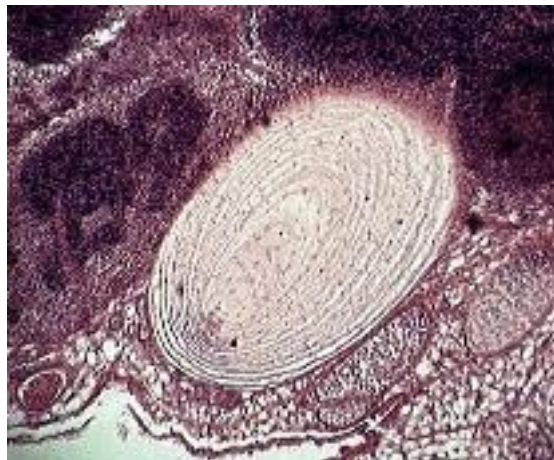


Рис. 74. Пластинчатое тельце (тельце Фатер-Пачини) лимфатического узла кошки. Окраска: гематоксилин-эозин; объектив 40.

- **Нервно-мышечные веретена**

Локализация: скелетная мускулатура.

Строение: длина до 7 мм, располагается параллельно ходу мышечных волокон, которые называются *экстрафузальными* (от лат. extra – вне и fuso – веретено, т.е. расположенными за пределами веретена). Соединительнотканная капсула является продолжением периневрия. Внутри веретена располагаются поперечно-полосатые *интрафузальные* волокна двух типов:

1) волокна с ядерной сумкой – имеют расширенную центральную часть, в которой содержится скопление ядер;

2) волокна с ядерной цепочкой – ядра расположены в виде цепочки в центральной части волокна.

Функции: рецепторы растяжения скелетных мышечных волокон.



Рис. 75. Нервно-мышечное веретено.

• **Нервно-сухожильные веретена**

Локализация: места соединения волокон скелетных мышц с коллагеновыми волокнами сухожилий.

Строение: веретенovidная форма, длина 0,5-1 мм. Снаружи находится капсула, которая является продолжением периневрия. Внутри располагается группа сухожильных пучков, сплетенных ветвлениями дендритов.

Функции: рецепторы растяжения. Возбуждение рецепторов возникает при растяжении сухожилия во время сокращения мышцы.

Межнейронные нервные окончания (синапсы)

Синапсы представляют собой разновидность межклеточных контактов, обеспечивающие функциональную связь между нейронами.

В зависимости от **механизма передачи** импульса различают следующие виды межнейронных нервных окончаний:

1) *химические* – наиболее распространенные, проводят импульс только в одном направлении,

2) *электрические* – для них характерно двустороннее проведение импульса,

3) *смешанные*.

По **локализации** различают синапсы

1) *аксо-соматические*,

2) *аксо-дендритические*,

3) *аксо-аксональные*.

Электрические синапсы – являются немногочисленными, встречаются только в ЦНС.

Функциональные особенности:

- двустороннее проведение импульса при помощи передачи электрохимического потенциала между полюсами,
- относительная быстрота проведения,
- неистощаемость (неутомляемость),
- не требуется восстановительного периода,
- синхронизируют работу нейронов.

Структурные компоненты:

1. Пресинаптический полюс:

- многочисленные митохондрии,
- отдельные нейрофибриллы,
- пресинаптическая мембрана

2. Синаптическая щель:

- пространство между полюсами (ширина 2 нм),
- коннексоны (коммуникационные каналы ионного транспорта)

3. Постсинаптический полюс:

- постсинаптическая мембрана,
- митохондрии,
- отдельные нейрофибриллы

Химические синапсы – являются самыми распространенными.

Функциональные особенности:

- одностороннее проведение импульса от пре- к постсинаптическому полюсу с помощью медиатора,
- относительная медленность проведения («синаптическая задержка»),
- быстрая истощаемость (утомляемость),
- требуется восстановительный период.

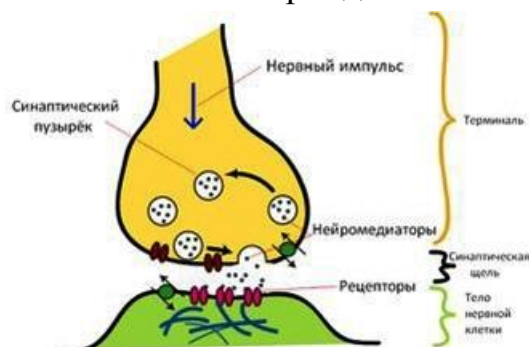


Рис. 76. Схема строения химического синапса.

Структурные компоненты:

1. Пресинаптический полюс:

- синаптические пузырьки с медиатором (*ацетилхолин, норадреналин, серотонин и др.*) в состоянии экзоцитоза,
- многочисленные митохондрии,
- отдельные нейрофибриллы,
- пресинаптическая мембрана

Нейромедиаторы – это специализированные биологически активные соединения (*ацетилхолин, норадреналин, серотонин, нейропептиды и др.*), которые синтезируются в теле нейрона и транспортируются по его отросткам к нервным окончаниям. Транспортировка медиаторов осуществляется в мембранных синаптических пузырьках, которые компонуется в комплексе Гольджи нейрона и скапливаются под мембраной пресинаптического полюса.

2. Синаптическая щель:

- пространство между полюсами 20-30 нм,
- интрасинаптические закоривающие филаменты

3. Постсинаптический полюс:

- постсинаптическая мембрана с циторекцепторами к медиаторам,
- митохондрии,
- отдельные нейрофибриллы

Механизм передачи нервного импульса

Под действием нервного импульса мембраны синаптических пузырьков в присутствии ионов кальция сливаются с пресинаптической мембраной. Их содержимое выделяется путем экзоцитоза в синаптическую щель. Медиатор, действуя на циторекцепторы постсинаптической мембраны, вызывает или ее деполяризацию, и, как следствие, образование потенциала действия и нервного импульса в постсинаптическом полюсе, или ее гиперполяризацию, приводя к эффекту торможения.

Возбуждение постсинаптического полюса вызывают, например, ацетилхолин и глутамат, а торможение – глицин, ГАМК.

После прекращения взаимодействия медиатора с циторекцепторами постсинаптической мембраны основная его часть захватывается механизмом эндоцитоза пресинаптической частью. Меньшая его часть захватывается окружающими глиальными клетками. Некоторые медиаторы, например, ацетилхолин, инактивируются ферментами. Мембраны синаптических пузырьков, встроенные в пресинаптическую мембрану, в последующем включаются в эндоцитозные пузырьки и используются для формирования новых синаптических пузырьков.

Эфферентные нервные окончания (эффекторы)

Эфферентными нервными окончаниями заканчиваются аксоны эфферентных нейронов. В зависимости от вида иннервируемого органа эффекторы подразделяются на два типа – *соматического* и *вегетативного*.

1. Эффекторы соматического типа (двигательные - «моторные бляшки»)

Локализация:

- на скелетных мышечных волокнах
- на экстра- и интрафузальных мышечных волокнах нейро-мышечных веретен

Функции:

- Инициация произвольного сокращения мышечных волокон в составе скелетных мышц
- Регуляция метаболизма в мышечных волокнах

Строение

Пресинаптический (нейрональный) полюс

• Булавовидные расширения конечных ветвлений аксона эфферентного нейрона моторного ядра переднего рога спинного мозга

• Инвагинации булавовидных ветвлений аксона в сарколемму и в саркоплазму мышечного волокна

• В окружении ветвлений аксона - скопления леммоцитов

• В аксоплазме расширений аксона находятся:

- синаптические пузырьки с медиатором (*ацетилхолин*) в состояниях покоя, экзоцитоза и восстановления

- митохондрии

- концевые отделы миофибрилл

Синаптическая щель

• Расположена между складками сарколеммы и аксолеммой

• Ширина 50 – 100 нм

• Интрасинаптические заякоривающие филаменты

Постсинаптическая (мышечная) часть

• Складчатая сарколемма с мембранными циторцепторами к ацетилхолину

• В саркоплазме митохондрии, грЭПС, рибосомы, скопления ядер мышечного волокна

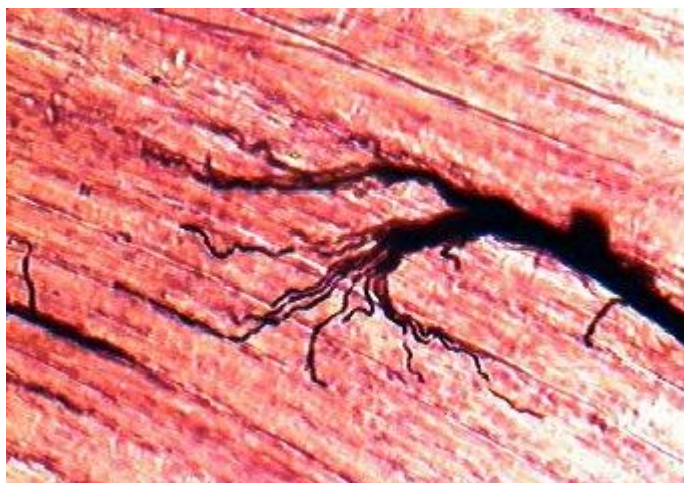


Рис. 77. Двигательные нервные окончания в поперечно-полосатых мышцах кролика. Импрегнация азотнокислым серебром с докраской гематоксилин-эозином. Объектив 40.

2. Эффекторы вегетативного типа

1. Двигательные

Локализация:

- на гладких миоцитах,
- на сократительных кардиомиоцитах,
- на миоэпителиоцитах

Функции:

- Инициация непроизвольного сокращения миоцитов и миоцитоподобных клеток в составе сосудов и внутренних органов

2. Секреторные

Локализация:

- на эндокриноцитах,
- на экзокриноцитах,
- на клетках ЮГА (юктагломерулярный аппарат, эндокринный аппарат почек),
- на секреторных кардиомиоцитах

Функция:

- Регуляция внутриклеточных секреторных и восстановительных процессов

3. Адаптационно-трофические

Локализация:

- на кардиомиоцитах ПСС
- на сенсоэпителиоцитах органов чувств
- на перицитах капилляров

Функция:

- Регуляция внутриклеточного метаболизма и регенерации

4. Аксозазальные и аксоэпендимальные синапсы секреторных нейронов

Локализация:

- в стенках гемокapилляров нейрогемальных органов,
- в стенках желудочков и каналов мозга,
- в оболочках мозга

Функция:

- Выведение нейрогормонов в кровь или лимфу

Особенности строения эффекторов вегетативного типа

- Концевые ветвления эфферентного нейрона образуют подошвообразные или булавовидные расширения
- В окружении терминалей отсутствуют леммоциты
- В аксоплазме терминалей находятся синаптические пузырьки с медиатором или нейрогормоном (секреторные нейроны)
- Терминали проникают через базальную мембрану и контактируют с цитолеммой иннервируемой клетки или образуют сплетения под базальной мембраной
- Между аксолеммой и цитолеммой имеется щель (100 нм), в которую выбрасывается медиатор
- На цитолемме иннервируемой клетки расположены циторесепторы к медиаторам

Регенерация нервной ткани

Регенерация нейронов

Механизмы

1. Эндорепродукция – постоянное внутриклеточное образование, обновление и восстановление структур перикарионов и отростков

2. Пролиферация нейронов заканчивается к рождению

Виды

1. Физиологическая

Протекает постоянно путем эндорепродукции в нейронах, оставшихся после возрастного апоптоза

2. Репаративная

- Дефект нервной ткани не восполняется новыми нейронами (на месте повреждения образуется глиальный рубец)
- В перикарионах неповрежденных нейронов (в окружении очага поражения) возможно усиление процесса эндорепродукции (внутриклеточной регенерации)

Регенерация макроглиоцитов

Механизмы

1. Эндорепродукция

2. Проллиферация – возможность митозов сохраняется всю жизнь

Виды

1. Физиологическая

- Путем эндорепродукции

2. Репаративная

• Активизация митозов → формирование глиального рубца в зоне дефекта нервной ткани

Регенерация нервных волокон

В периферической нервной системе перерезка нервного волокна вызывает различные реакции в теле нейрона, в участке волокна между телом нейрона и местом перерезки (проксимальный сегмент) и в отрезке, расположенном дистальнее от места травмы и не связанном с телом нейрона (дистальный сегмент). Изменения в теле нейрона выражаются в его набухании, тигролизе — растворении глыбок хроматофильной субстанции, и в перемещении ядра на периферию тела клетки. Дегенеративные изменения в центральном отрезке ограничиваются распадом миелинового слоя и осевого цилиндра вблизи травмы. В дистальном отрезке миелиновый слой и осевой цилиндр фрагментируются и продукты распада удаляются макрофагами.

Регенерация зависит от места травмы. Как в центральной, так и в периферической нервной системе погибшие нейроны не восстанавливаются. Полноценной регенерации нервных волокон в центральной нервной системе обычно не происходит, но нервные волокна в составе периферических нервов обычно хорошо регенерируют. При этом леммоциты периферического отрезка и ближайшего к области травмы участка центрального отрезка пролиферируют и выстраиваются компактными тяжами, образуя ленты (*ленты Бюнгнера*), параллельные ходу волокна. Осевые цилиндры центрального отрезка дают многочисленные коллатерали, которые растут со скоростью 3-4 мм в сутки вдоль тяжей леммоцитов, создавая, таким образом, избыточный рост нервных волокон. Ленты Бюнгнера в процессе регенерации выполняют направляющую и опорную функцию. Шванновские клетки образуют новую миелиновую оболочку. Коллатерали и терминали аксона восстанавливаются в течение нескольких месяцев. Выживают только те волокна, которые достигают соответствующих окончаний. Остальные дегенерируют.



Если существует препятствие для врастания аксонов центрального отрезка нерва в тяжи леммоцитов периферического отрезка (например, при наличии рубца), аксоны центрального отрезка растут беспорядочно и могут образовать клубок,

называемый *ампутационной невромой*. При ее раздражении возникает сильная боль, которая воспринимается как происходящая из первоначально иннервируемой области, например как боль в ампутированной конечности (это т.н. *фантомные боли*).

Поврежденные нервные волокна головного и спинного мозга не регенерируют. Возможно, регенерации нервных волокон в центральной нервной системе не происходит потому, что глиоциты без базальной мембраны лишены хемотаксических факторов, необходимых для проведения регенерирующих аксонов. Однако при малых травмах центральной нервной системы возможно частичное восстановление ее функций, обусловленное пластичностью нервной ткани.

Понятие о рефлексорных дугах

Рефлекторная дуга представляет собой цепь нейронов, которые обеспечивают реакции рабочих органов (органов-мишеней) в ответ на раздражение рецепторов.

В рефлекторных дугах нейроны, связанные друг с другом синапсами, образуют три звена:

- рецепторное (афферентное);
- эффекторное;
- и расположенное между ними ассоциативное (вставочное), которое в простейшем варианте дуги может отсутствовать.

На различные звенья дуги оказывают регуляторные воздействия связанные с ними нейроны вышележащих центров, вследствие чего рефлекторные дуги имеют сложное строение. Рефлекторные дуги в соматическом и автономном (вегетативном) отделах нервной системы обладают рядом особенностей (см. частную гистологию).

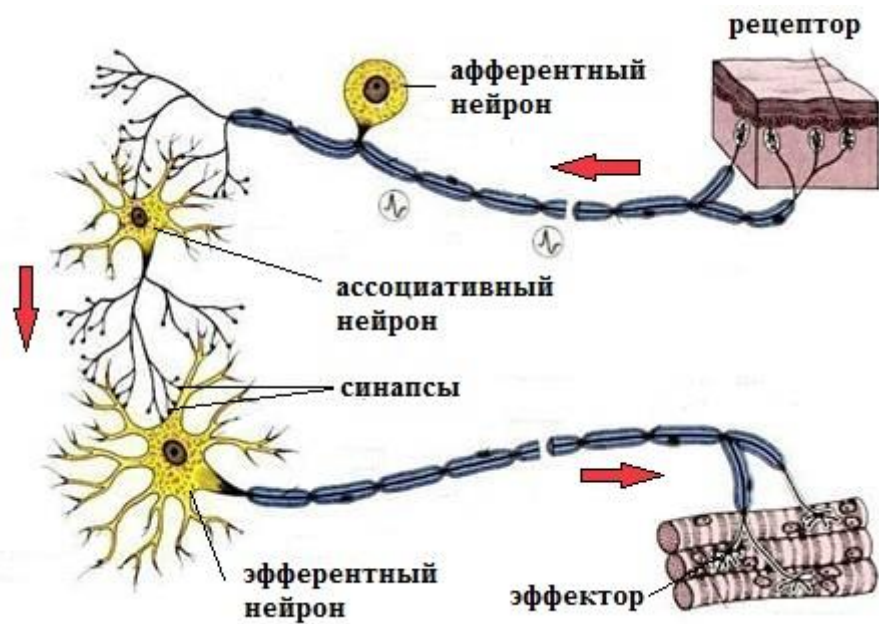


Рис. 78. Схема рефлекторной дуги



Рис. 79. Схема спинальных рефлекторных дуг.
 А – двухнейронная дуга, Б – трехнейронная дуга.

После изучения темы необходимо пройти тестирование по ссылке -

https://docs.google.com/forms/d/e/1FAIpQLScrRA-Aigx8zv2_iJUPg_NPfOvzHD0JeCY4HNj2UTcJw3cN2Q/viewform