

НЕРВНАЯ ТКАНЬ. НЕЙРОАНАТОМИЯ

Нервная система человека содержит не менее триллиона нервных (10^{12}), около 10^{13} глиальных клеток и не меньшее количество ($>10^{13}$) синапсов. Число клеточных типов неизвестно (не менее 100). Это множество образует сложную пространственную структуру — единую сеть с многочисленными связями на уровне как отдельной клетки, так и клеточных ансамблей — головной и спинной мозг (ЦНС), нервы и их периферические контакты, органы чувств. Нервная система регулирует и координирует физиологические процессы на уровне органов, их систем и организма в целом, хранит информацию (память), перерабатывает и интегрирует следы памяти и сигналы из внешней и внутренней среды, управляет мышечными и железистыми клетками, обеспечивает координацию движений и т.д. и т.п. Применительно к этому гигантскому множеству понятия *нервная ткань* и *нервная система* практически равнозначны.

НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Гистологические элементы нервной ткани и органов чувств — **нейроны и глиоциты**.

НЕЙРОН

Нейроны (термин предложил *Вильгельм фон Вальдейер*) — главные клеточные типы нервной ткани. Эти возбудимые клетки осуществляют передачу электрических сигналов (между собой при помощи **нейромедиаторов** в синапсах) и обеспечивают способность мозга к переработке информации. Существенная часть каждого нейрона — **цитоскелет**. **Перикарион** (тело) и отходящие от него отростки (**аксон** и ветвящиеся **дендриты**) — стандартные части нейронов.

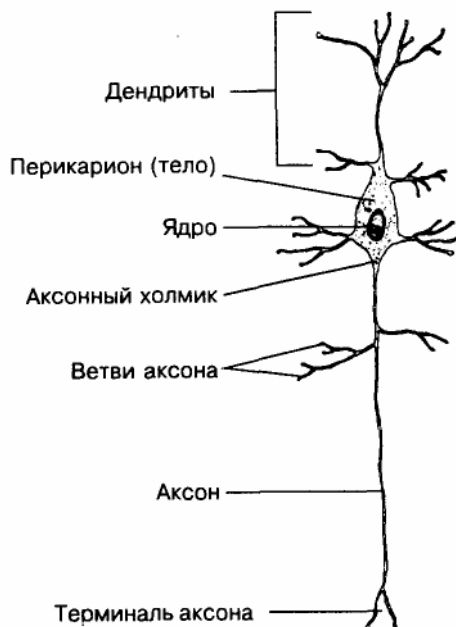


Рис. Мультиполярный нейрон. Тело клетки (перикарион) содержит ядро. От перикариона отходят отростки. Один из них — аксон, все другие — дендриты

Перикарион содержит ядро, комплекс *Гольджи*, гранулярную эндоплазматическую сеть, митохондрии, лизосомы, элементы цитоскелета.

Отростки, отходящие от перикариона, — аксон и дендриты. Отростки нейрона участвуют в образовании синапсов. **Аксон** (нейрит) — длинный отросток, как правило, не

ветвящийся по его протяжению, но образующий концевые разветвления, содержащие синаптические пузырьки; проводит пачки импульсов (спайки) от перикариона. **Объём аксона может достигать 99% суммарного объёма нейрона.** **Длина аксона может быть весьма значительной — десятки сантиметров.** **Дендриты — ветвящиеся отростки, заканчивающиеся вблизи от тела нейрона.** В плазмолемму встроены постсинаптические рецепторы, **дендриты проводят возбуждение к перикариону.** Проксимальные области дендритов — продолжение перикариона. Поэтому они содержат рибосомы, компоненты гранулярной и гладкой эндоплазматической сети, элементы комплекса *Гольджи*.

Цитоскелет.

1. Микротрубочки — наиболее крупные элементы цитоскелета, их диаметр 24 нм. С ними связывают внутриклеточный, в т.ч. аксонный, транспорт. От перикариона по отросткам перемещаются различные вещества (белки, нейромедиаторы и т.д.), органеллы (митохондрии, элементы цитоскелета, везикулы и т.д.). Микротрубочки в перикарионе и дендритах (в отличие от аксона) не имеют направленной ориентации.



Рис. Ориентация микротрубочек в отростках нейрона. Аксон отличается от дендритов полярной ориентацией микротрубочек. В нём микротрубочки своими (+)-концами направлены к терминали, а (-)-концами — к перикариону

2. Нейрофибриллы. При импрегнации солями серебра в нейронах можно обнаружить сплетения нитевидных структур, в аксонах расположенных параллельно друг другу. Нейрофибриллы — типичный артефакт, образующийся при осаждении серебром белков цитоскелета.

3. Микрофиламенты

Синапсы (рис.) — специализированные межклеточные контакты, передающие сигналы от одного нейрона к другому при помощи нейромедиаторов. Химическая природа нейромедиатора, морфология синапсов и участвующие в формировании синапса части нейронов в различных отделах нервной системы значительно варьируют. В синапсе выделяют пресинаптическую и постсинаптическую части, разделённые синаптической щелью шириной 20-30 нм. Пресинаптические нейроны синтезируют, хранят и секретируют нейромедиаторы. При изменении мембранного потенциала в терминалях нейромедиатор выделяется в синаптическую щель (экзоцитоз) и связывается со своими рецепторами в постсинаптической мембране, вызывая изменение мембранного потенциала постсинаптического нейрона.

Нейромедиаторы. Большинство нейромедиаторов — аминокислоты и их производные. Одни нейроны модифицируют аминокислоты с образованием аминов (норадреналин, серотонин, ацетилхолин), другие — нейромедиаторов пептидной природы

(эндорфины, энкефалины). Лишь небольшое количество нейромедиаторов образовано не аминокислотами. Нейроны могут синтезировать более одного нейромедиатора.

Пресинаптическая часть — специализированная часть терминали отростка нейрона, где расположены синаптические пузырьки и митохондрии. Пресинаптическая мембрана (плазмолемма) содержит потенциалзависимые Ca^{2+} -каналы. При деполяризации мембраны каналы открываются и ионы Ca^{2+} входят в терминаль, запуская в активных зонах экзоцитоз нейромедиатора.

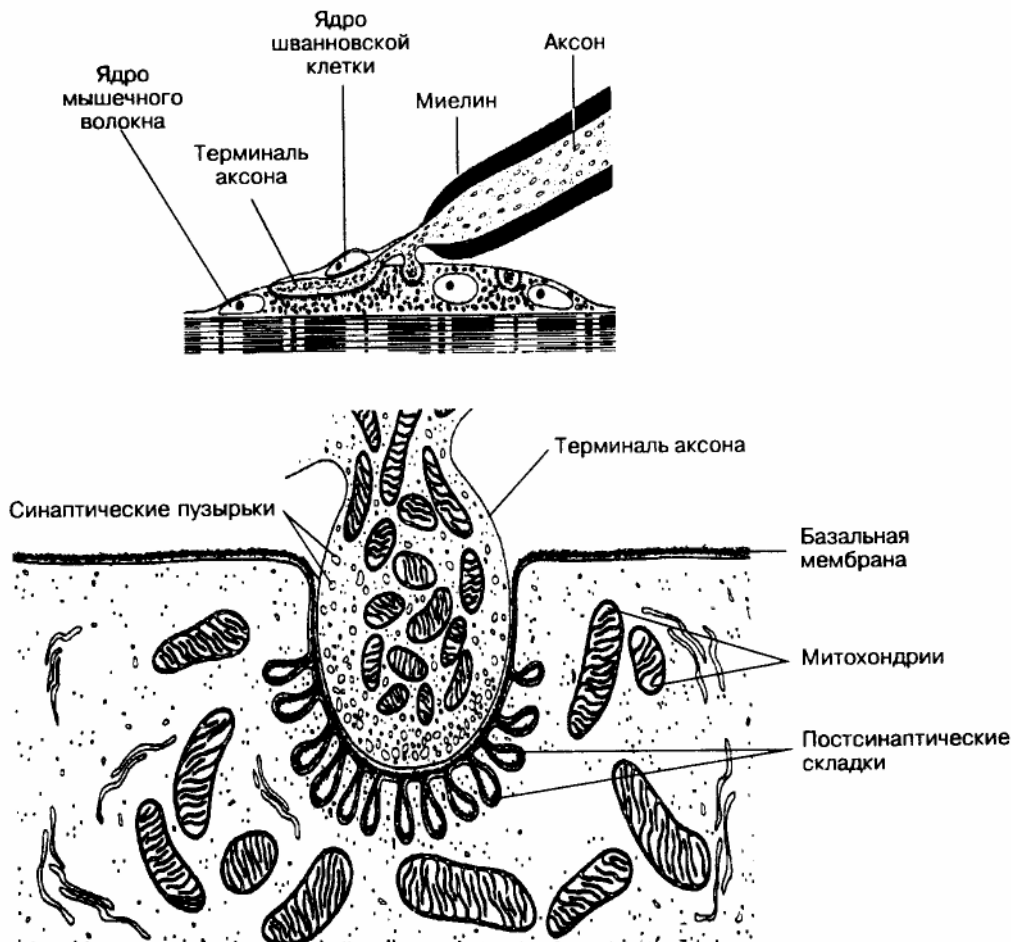


Рис. Нервно-мышечный синапс. Пресинаптическая часть образована терминалью аксона мотонейрона и содержит скопление синаптических пузырьков вблизи пресинаптической мембраны, а также митохондрии. Постсинаптические складки увеличивают площадь поверхности постсинаптической мембраны. В синаптической щели находится синаптическая базальная мембрана (продолжение базальной мембраны мышечного волокна), она заходит в Постсинаптические складки. В синаптической щели также находятся молекулы ацетилхолинэстеразы. Этот фермент расщепляет ацетилхолин и устраняет эффект деполяризующего сигнала на мышечное волокно

Постсинаптическая часть. Постсинаптическая мембрана содержит рецепторы нейромедиатора, ионные каналы.

Синаптическая передача — сложный каскад событий. Синаптическая передача возможна при реализации ряда последовательных процессов: синтеза нейромедиатора, его накопления и хранения в синаптических пузырьках вблизи пресинаптической мембраны, высвобождения нейромедиатора из нервной терминали, кратковременного взаимодействия нейромедиатора с рецептором, встроенным в постсинаптическую мембрану, разрушения нейромедиатора или захвата его нервной терминалью.

Классификация. Нейроны отличаются по размерам и форме перикариона, числу отростков, их синаптическим связям, характеру ветвления дендритов,

электрофизиологическим характеристикам, химии нейромедиаторов, позиции в функциональных сетях и множеству других характеристик. По этой причине классификации нейронов многочисленны.

1. Количество отростков

а. **Аполяры** — отростков нет (нейробласты).

б. **Униполяры** — единственный отросток (формально одноотростчатые нервными клетками можно считать псевдоуниполярные нейроны спинномозговых узлов). **Псевдоуниполяры** на самом деле имеют два отростка (центральный и периферический), отходящие от короткого выроста перикариона.

в. **Биполяры** имеют аксон и ветвящийся дендрит (например, обонятельные рецепторные нервными клетки).

г. **Мультиполяры**. Число отростков более двух (один аксон, остальные — дендриты).

Классический пример — мотонейроны передних рогов спинного мозга.

2. **Химия нейромедиатора**. Критерий классификации — синтез, накопление в синаптических пузырьках и экскреция в синаптическую щель конкретного **нейромедиатора**. При этом к имени нейромедиатора добавляют *ергический*. Иногда в качестве критерия применяют тип мембранного рецептора, регистрирующего наличие нейромедиатора (в этом случае добавляют *цептивный*).

а. **Холинергические**. Нейромедиатор — ацетилхолин (например, двигательные нейроны передних рогов спинного мозга, иннервирующие скелетные мышечные волокна; парасимпатические нейроны блуждающего нерва, иннервирующие сердце, ЖКТ и железы желудка).

б. **Адренергические**. Нейромедиатор — норадреналин (например, постганглионарные нейроны симпатического отдела вегетативной нервной системы, иннервирующие сердце, ЖКТ сосудов и внутренних органов).

в. **Дофаминергические** (например, некоторые нервными клетки базальных ядер мозга).

4. **Форма перикариона** (например, пирамидные и звездчатые нейроны коры большого мозга).

5. **Длина аксона** (например, короткоаксонные и длинноаксонные нервными клетки коры больших полушарий). В зависимости от длины аксона различают клетки *Гольджи* I и II типа. Клетки *Гольджи* I типа имеют **длинные аксоны** (например, аксоны пирамидных нейронов коры больших полушарий достигают длины **50-70 см**). Клетки *Гольджи* II типа имеют короткие аксоны. В сером веществе спинного мозга короткие безмиелиновые аксоны клеток *Гольджи* II типа могут не выходить за пределы сегмента, проходить в спайках или соединять соседние сегменты. Другим примером клеток *Гольджи* II типа могут служить вставочные нейроны зернистого слоя коры мозжечка. Вставочные нейроны сетчатки вообще не имеют аксонов.

6. **Позиция в нейронной цепочке** (в т.ч. в дуге рефлекса) позволяет выделять **чувствительные** (воспринимающие сигнал из внешней или внутренней среды), **двигательные** (иннервирующие сократительные и секреторные элементы) и находящиеся между ними **вставочные** (ассоциативные в нейронных сетях) нервными клетки.

7. **Направление возбуждения к центру** — **афферентные** нервными клетки (в т.ч. чувствительные нейроны разных модальностей, восходящих путей), **к периферии** — **эфферентные** нейроны двигательных путей и трактов (например, пирамидной и экстрапирамидной систем).

8. **Модальность** — характер воспринимаемого и передаваемого сигнала (например, механорецепторные, зрительные, обонятельные нейроны и т.д.).

9. **Отдел нервной системы**. Целесообразно выделять нервными клетки вегетативного отдела нервной системы. Нейроны соматического отдела — чувствительные и двигательные, не относящиеся к вегетативным.

10. **Бодиана т.н. универсальная классификация** частей нейрона предложена для сопоставления частей нейрона (перикарион, дендриты, аксон), направления возбуждения и характера электрогенеза в частях нервной клетки (рис.).

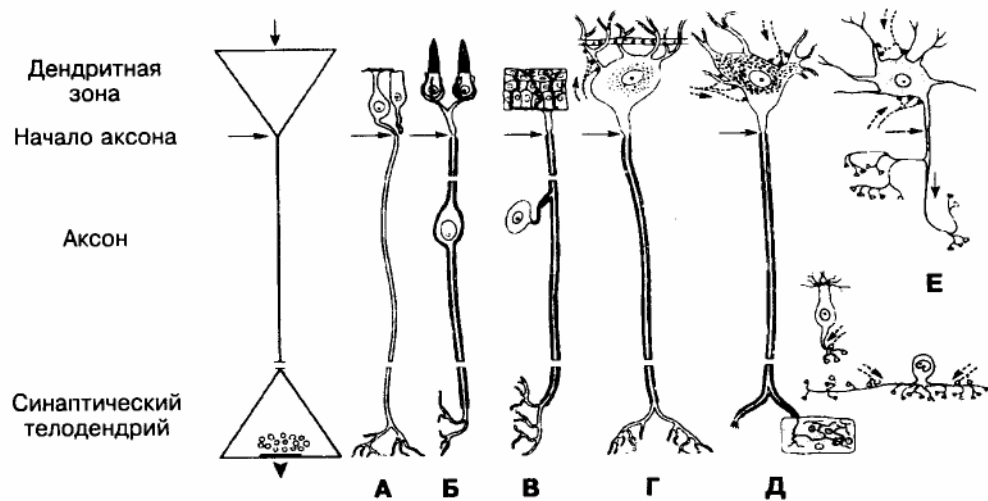


Рис. Универсальная классификация частей различных типов нейронов. Дендритная зона — возбуждающий или тормозящий вход. Аксон — проводящая возбуждение (спайки) часть нейрона, его концевые разветвления (*выход*) участвуют в образовании синапсов с химической или электрической передачей; А-Г — афферентные (чувствительные) нейроны; Д — мотонейрон; Е — вставочные (ассоциативные) нейроны

НЕЙРОГЛИЯ

Термин «нейроглия» ввёл немецкий патолог *Рудольф Вирхов* для описания связующих элементов между нейронами. Эти клетки составляют почти половину объёма мозга. Среди глиальных клеток мозга выделяют эпёндимную глию, макроглию и микроглию (рис.), из клеток эпёндимной глии — танициты (радиальная глия) и эпителиоидную эпёндимную глию. Макроглия состоит из астроцитов и олигодендроцитов. В периферической нервной системе присутствуют шванновские клетки и группа окружающих нейроны вспомогательных клеток в ганглиях. Образующие миелин клетки — шванновские и олигодендроциты.

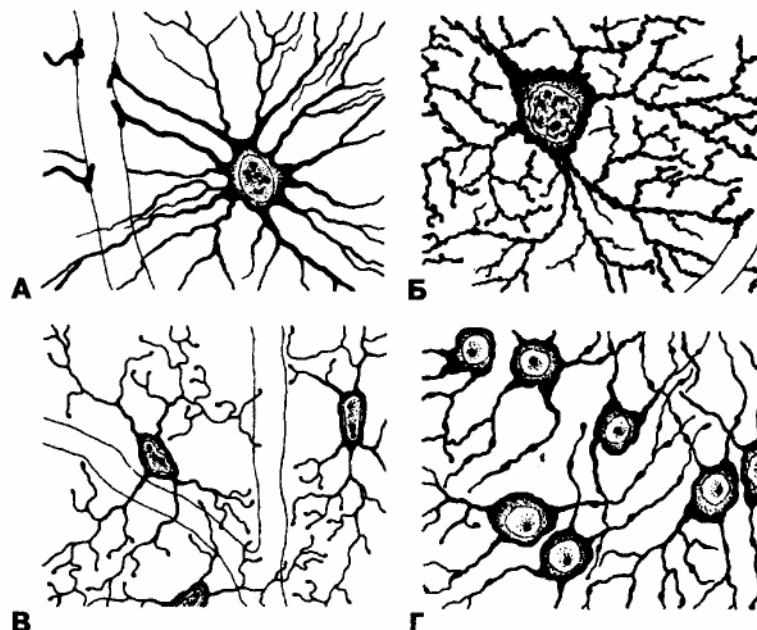


Рис. Глиальные клетки: А — волокнистый астроцит; Б — протоплазматический астроцит; В — микроглия; Г — олигодендроглиocyты

Астроциты — *звёздчатые* клетки, их отростки отходят от тела клетки в разных направлениях, оплетают нейроны, сосуды, клетки (эпендимы) желудочков мозга, образуя расширения в виде концевой ножки. **Типы:**

а. Волокнистые астроциты с длинными, слабо или совсем не ветвящимися отростками; присутствуют в белом веществе мозга.

б. Протоплазматические астроциты с многочисленными короткими и ветвящимися отростками; находятся в сером веществе.

Функции астроглии многочисленны: в гистогенезе — **проводящие пути** для миграции недифференцированных нейронов в коре мозжечка и для вставания аксонов в зрительный нерв; **транспорт метаболитов** из капилляров мозга в нервную ткань; участие в патологических процессах — пролиферация и **замещение погибших нейронов**.

Миелинообразующие клетки — *шванновские* и олигодендроглиocyты.

1. Олигодендро(глио)циты. Как правило, более мелкие клетки, чем астроциты, но в *эп* миелинообразующих клетках ЦНС высока плотность органелл.

а. Серое вещество мозга. Здесь олигодендроглиocyты находятся в непосредственном контакте с перикарионами и отростками нейронов.

б. Белое вещество. Здесь олигодендроглиocyты расположены рядами между нервными волокнами. Именно миелин придает белому веществу характерный цвет, отличавши-его от серого вещества.

2. Шванновские клетки входят в состав миелиновых и безмиелиновых периферических нервных волокон, синтезируют белки P₀, P₁, P₂, образуют миелин и рассматриваются как аналоги олигодендроглиocyтов. *Шванновские* клетки образуют щелевые контакты.

Миелин — компактная структура из мембран, спирально закрученных вокруг аксонов. 70% массы миелина составляют липиды. Важные компоненты — белки миелина: P₀, P₁, основной белок миелина, протеолипидный и другие.

НЕРВНЫЕ ВОЛОКНА

В зависимости от того, формируют ли *шванновские* клетки вокруг осевого цилиндра миелин, выделяют безмиелиновые и миелинизированные нервные волокна. Скорость проведения возбуждения существенно зависит от диаметра и миелинизации нервного волокна (табл.).

Таблица. Классификация нервных волокон по диаметру и скорости проведения

Тип	Диаметр (мкм)	Скорость проведения (м/сек)	Структуры
Соматические и висцеральные эфференты			
А α-Мотонейроны	12-20	70-120	Экстрафузальные мышечные волокна
γ-Мотонейроны	2-8	10-50	Интрафузальные мышечные волокна
В	<3	3-15	Преганглионарные аксоны к нейронам вегетативных ганглиев
С	0,2-1,2	0,7-2,3	<u>Постганглионарные аксоны для ГМК и желёз</u>
Кожные афференты			

A_α	12-20	70-120	Рецепторы суставов
A_β	6-12	30-70	Тельца <i>Почини</i> и осязательные рецепторы
A_δ	2-6	4-30	Осязательные, температурные и болевые рецепторы
C	<2	0,5-2	Болевые, температурные, некоторые механорецепторы
Висцеральные эфференты			
A	2-12	4-70	Рецепторы внутренних органов
C	<2	0,2-2	Рецепторы внутренних органов
Мышечные афференты			
I_α	12-20	70-120	Аннулоspirальные окончания мышечных веретён
I_β	12-20	70-120	Сухожильные органы <i>Гольджи</i>
II	6-12	30-70	Вторичные окончания мышечных веретён
III	2-6	4-30	Окончания, ответственные за болевое давление
IV	<2	0,5-2	Болевые рецепторы

А. Безмиелиновые нервные волокна состоят из осевых цилиндров, окружённых *шванновскими* клетками. При погружении осевого цилиндра в *шванновскую* клетку её клеточная мембрана смыкается и образует **мезаксон** (рис. 8-8) — сдвоенные мембраны *шванновской* клетки. Каждая *шванновская* клетка подобным образом окружает несколько осевых цилиндров.

Б. Миелиновое нервное волокно состоит из осевого цилиндра, вокруг которого *шванновские* клетки образуют миелин за счёт удлинения и концентрического наслаивания мембран мезаксона. Каждая *шванновская* клетка миелинизирует небольшой сегмент аксона. Миелин прерывается через регулярные промежутки — перехваты *Ранвье*, иногда называемые узлами. Фактически это границы между двумя соседними *шванновскими* клетками. В миелине периферических нервов присутствуют небольшие просветления — насечки *Шмидта-Лантермана*. Снаружи от миелина располагаются тонкий слой цитоплазмы *шваннов-ской* клетки и её ядро.

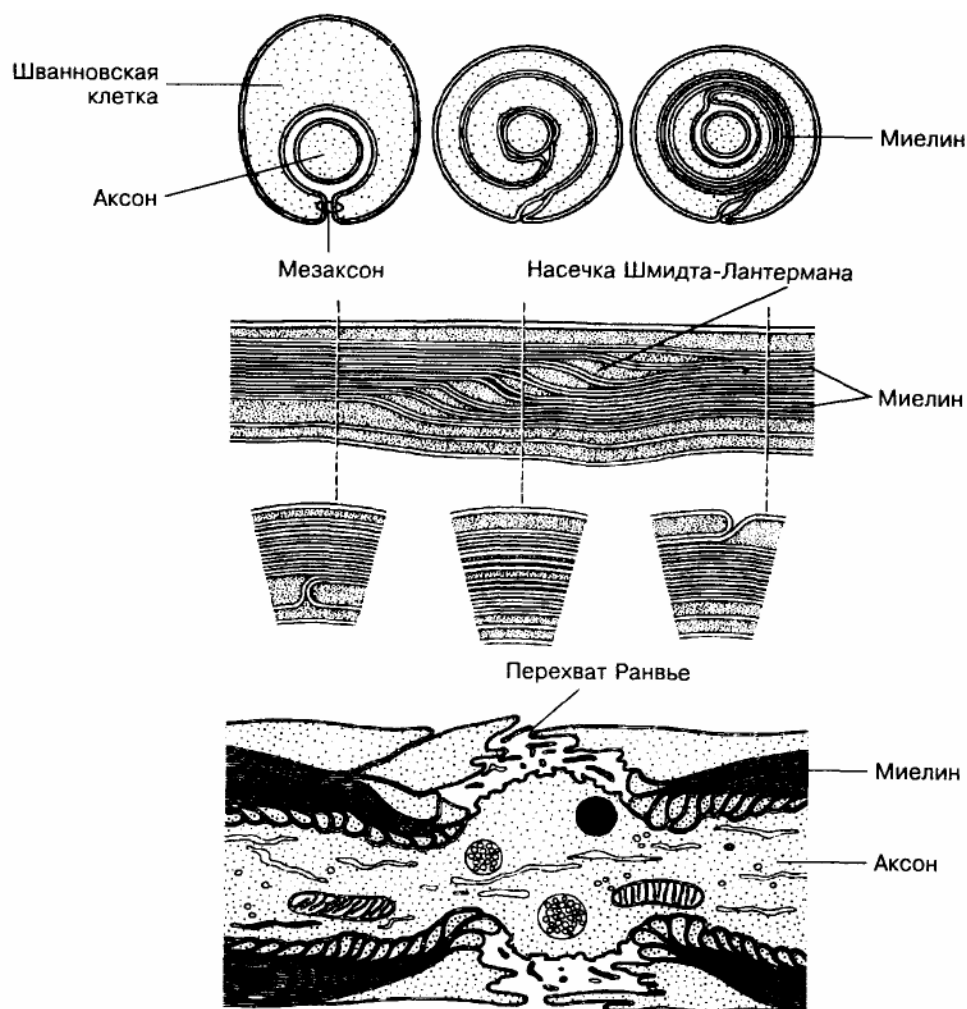


Рис. Развитие миелинового волокна. В верхней части рисунка показаны ранние стадии образования миелина. По мере удлинения мезаксона происходит спиральное наслаивание мембраны *шванновской* клетки. При этом её цитоплазма смещается на периферию. Насечка *Шмидта-Лантермана* — узкая полоса, в пределах которой мембраны миелина расходятся, и между ними расположены небольшие островки цитоплазмы *шванновской* клетки. В нижней части рисунка дана схема продольного среза миелинового волокна в области перехвата *Ранвье* — границы между соседними *шванновскими* клетками, где они соединяются при помощи переплетающихся коротких отростков. В перехвате аксолема осевого цилиндра не покрыта миелиновой оболочкой

Перехваты *Ранвье*. На границе между соседними *шванновскими* клетками цитоплазматической мембраны аксона (аксолема) не прикрыт миелином. Здесь *шванновские* клетки образуют многочисленные переплетающиеся отростки. Аксолема перехватов *Ранвье* содержит множество потенциалзависимых Ca^{2+} -каналов, необходимых для поддержания импульсной активности. Эти каналы практически отсутствуют в прикрытых миелином сегментах аксона. Преимущественную локализацию Ca^{2+} -канала в перехватах *Ранвье* контролируют связанные с каналами молекулы анкирина G. **Скачкообразное проведение нервных импульсов** в миелиновых волокнах, когда сигнал *перескакивает* от одного перехвата к другому, как раз и обеспечивают Ca^{2+} -каналы перехвата *Ранвье*. По этой же причине в миелиновых волокнах (в отличие от не имеющих перехвата безмиелиновых волокон) скорость проведения выше.

Насечки *Шмидта-Лантермана* — участки расслоения миелина, образовавшиеся в процессе миелинизации; в них присутствует цитоплазма *шванновских* клеток. Функция на сегодня неясна.

НЕРВ

Периферические нервы состоят из миелиновых и безмиелиновых волокон, сгруппированных в пучки.

Оболочки нерва (рис. 8-28).

1. Эндоневрий — рыхлая соединительная ткань между отдельными нервными волокнами.

2. Периневрий. Выделяют наружную часть — плотную соединительную ткань, окружающую каждый пучок нервных волокон, и внутреннюю часть — несколько концентрических слоев плоских периневральных клеток, снаружи и изнутри покрытых исключительно толстой базальной мембраной, содержащей коллаген типа IV, ламинин, нидогефибронектин.

Периневральный барьер, необходимый для поддержания гомеостаза в эндоневрии, образует внутренняя часть периневрия — эпителиоподобный пласт периневральных клеток, соединённых при помощи плотных контактов. Барьер контролирует транспорт молекул через периневрий к нервным волокнам, предотвращает доступ в эндоневрии инфекционных агентов, защищает нервные волокна от повреждения при растяжении нерва.

3. Эпиневрий — волокнистая соединительная ткань, объединяющая все пучки в составе нерва.

Дегенерация и регенерация (рис.). При повреждении нерва **центральный отрезок** (связанный с перикарионами) и **периферический отрезок** (дистальнее места повреждения) претерпевают разные изменения. Дегенерация нервных волокон происходит на небольшом протяжении центрального и на всём протяжении периферического отрезка — *уоллеровская дегенерация*.

Функции перикариона после травмы нерва существенно угнетены (в частности, происходит распыление вещества *Ниссля* [тигролиз], что отражает прекращение синтеза белка, следовательно — аксонного транспорта).

Уоллеровская дегенерация проявляется в виде разрушения осевых цилиндров, их фрагментации, распада миелина. Фрагменты осевых цилиндров и миелина захватывают макрофаги и частично *шванновские* клетки, формирующие *бюнгнеровские* ленты. **Бюнгнеровские ленты** — цепочка *шванновских* клеток, служащая направляющими путями для регенерирующих аксонов (точнее — аксонов из центрального отрезка нервного волокна).

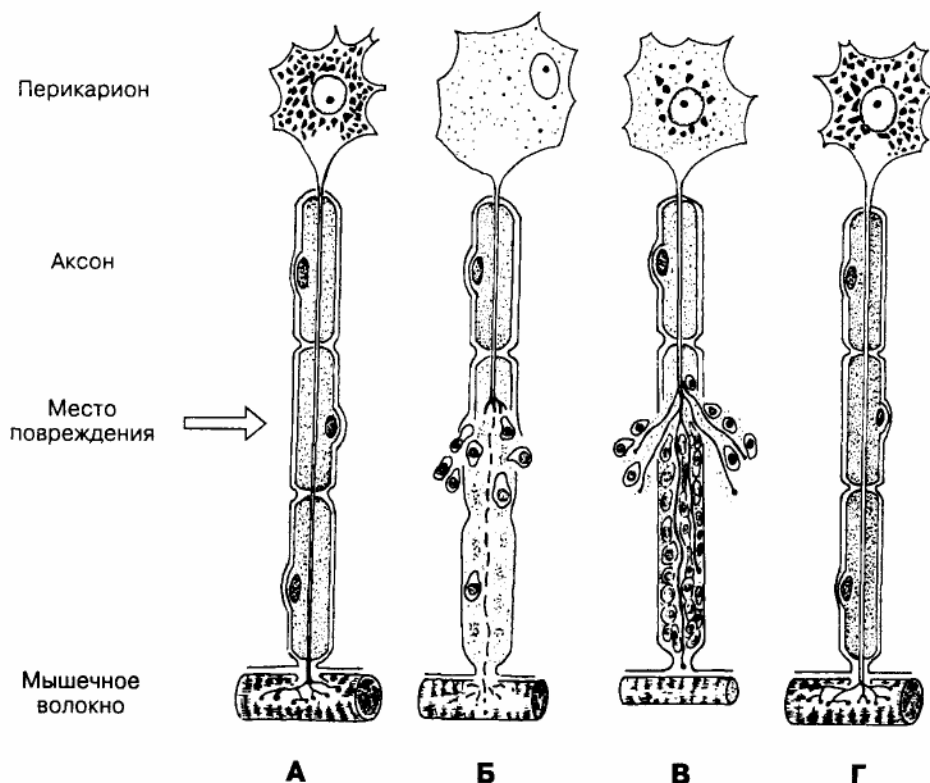


Рис. Регенерация нервного волокна. А — волокно до повреждения; Б — в периферическом отрезке аксон дегенерирует, клетки в месте повреждения пролиферируют; В — регенерация аксона в центральном отрезке, прорастание веточек аксона в периферический отрезок; Г — полная регенерация нервного волокна и восстановление связей

НЕРВНЫЕ ОКОНЧАНИЯ

Окончания аксонов периферических нервов подразделяют на чувствительные (афферентные) и двигательные (эфферентные).

1. Чувствительные нервные окончания. Внешние раздражители, а также сигналы о состоянии внутренней среды и двигательной системы организма регистрируют чувствительные нервные окончания — сенсорные рецепторы.

Классификация. По *Лаврентьеву*, различают свободные и несвободные воспринимающие приборы.

а. Свободные нервные окончания — терминальные ветвления периферического отростка чувствительного нейрона.

б. Несвободные нервные окончания, помимо терминальных ветвлений периферического отростка чувствительного нейрона, содержат специальные клетки. Практически все окончания этого типа — механорецепторы.

в. Инкапсулированные механорецепторы (инкапсулированные тельца) — несвободные окончания, имеющие оформленную соединительнотканную капсулу. Свободные окончания расположены в прослойках соединительной ткани внутренних органов, а также в соединительнотканной основе кожи, где они сосредоточены преимущественно в сосочках. Свободные нервные окончания эпидермиса расположены в базальном и шиповатом его слоях. В областях кожи с высокой тактильной чувствительностью (например, пальцы рук) терминали достигают зернистого слоя.

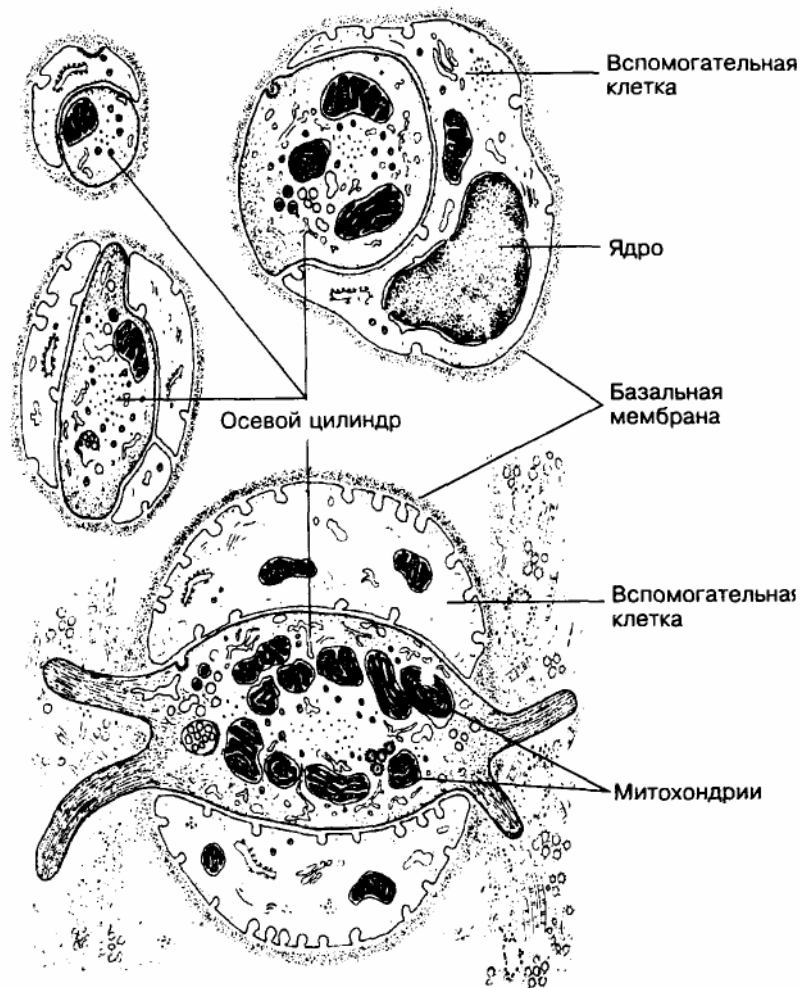


Рис. Свободные нервные окончания в соединительной ткани. Осевой цилиндр контактирует с вспомогательными клетками на значительном протяжении или полностью окружён ими. Свободное нервное окончание, изображённое в нижней части рисунка, имеет билатеральную организацию: центре расположена эллиптической формы нервная терминаль, покрытая вспомогательными клетками

Строение. Для рассматриваемого вида чувствительных нервных окончаний, локализованных в соединительной ткани, термин «свободное» условен, т.к. ветвления осевого цилиндра, как правило, окружены вспомогательными клетками (аналогичны *шванновским*). Варианты взаимодействия вспомогательных клеток с осевым цилиндром могут быть различны. Так, вспомогательная клетка может покрывать только часть поверхности осевого цилиндра. Остальная его часть отделена от окружающей соединительной ткани лишь базальной мембраной, обычно расположенной по всей поверхности свободного нервного окончания. Нервная терминаль может формировать пальцевидные выросты, проникающие в окружающую соединительную ткань между вспомогательными клетками.

Двигательные нервные окончания

Нервно-мышечный синапс (рис.). Двигательная нервная терминаль диаметром 1-1,5 мкм образует пресинаптическую область нервно-мышечного синапса, которая (в отличие от претерминальной части аксона) не содержит нейрофиламентов и микротрубочек. В пресинаптической области в большом количестве присутствуют синаптические пузырьки и митохондрии. Для постсинаптической области характерно наличие крупных митохондрий с хорошо развитыми кристами и большого количества рибосом (существенно больше, чем в других областях саркоплазмы).

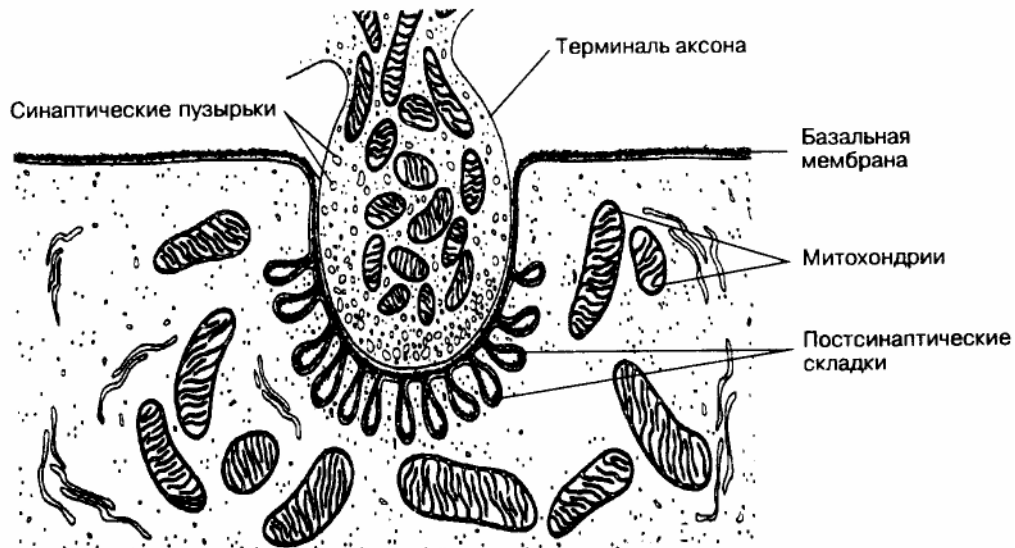
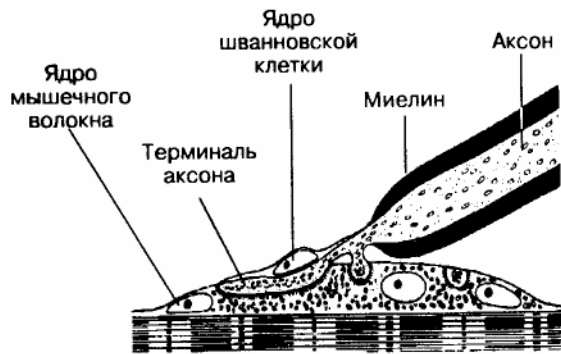


Рис. Нервно-мышечный синапс. Пресинаптическая часть образована терминалью аксона мотонейрона и содержит скопление синаптических пузырьков вблизи пресинаптической мембраны, а также митохондрии. Постсинаптические складки увеличивают площадь поверхности постсинаптической мембраны. В синаптической щели находится синаптическая базальная мембрана (продолжение базальной мембраны мышечного волокна), она заходит в Постсинаптические складки. В синаптической щели также находятся молекулы ацетилхолинэстеразы. Этот фермент расщепляет ацетилхолин и устраняет эффект деполяризующего сигнала на мышечное волокно