



Министерство науки и высшего образования
Российской Федерации
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САРАТОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ Н. Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО»



Т. В. Перевозникова, Г. В. Шляхтин

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ:

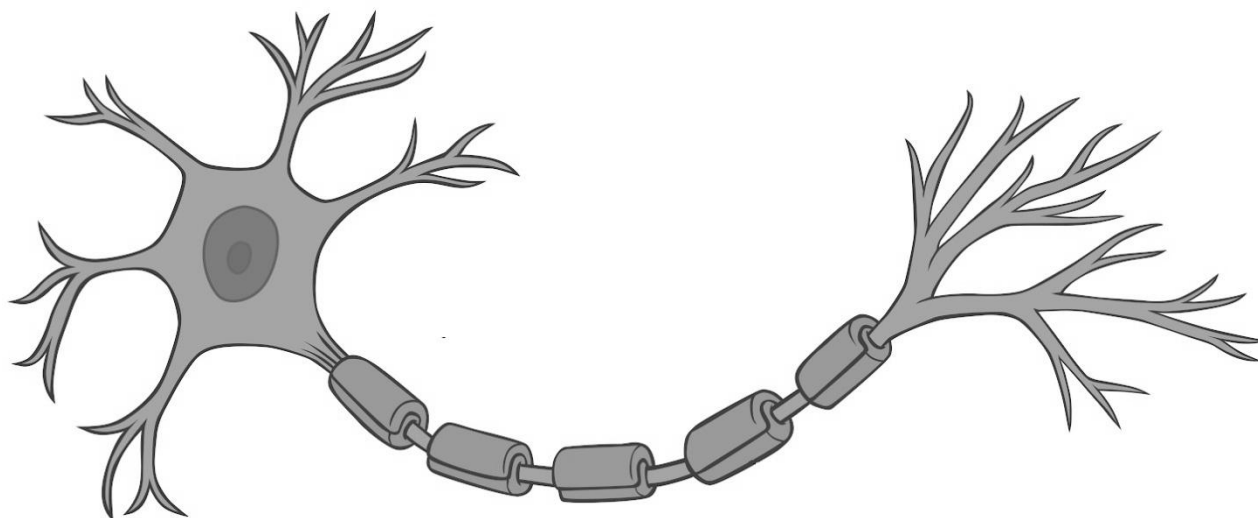
ГИСТОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ, ЭМБРИОГЕНЕЗ, ЭВОЛЮЦИЯ

(МЕЖПРЕДМЕТНЫЕ АСПЕКТЫ)

I часть.

**Строение, функционирование
и эмбриональное развитие нервной ткани**

**Учебно-методическое пособие для студентов
биологических факультетов**



Саратов, 2021

УДК [591.18+611.81/.83]: 575.854/575.857

ББК 28.91я73

Ш 70

Перевозникова Т. В., Шляхтин Г. В.

Ш70 Функциональная организация нервной системы: гистология, анатомия, эмбриогенез, эволюция (межпредметные аспекты). I часть. Строение, функционирование и эмбриональное развитие нервной ткани. Учебно-методическое пособие для студентов биологических факультетов. - Саратов : ООО Амирит, 2021. – 97 с. : ил.

ISBN 978-5-00140-928-1

В предлагаемом учебно-методическом пособии представлены материалы по строению и функционированию нервной ткани, строению и эмбриональному развитию нервной системы. В эволюционном аспекте рассматриваются анатомо-морфологические особенности нервной системы у разных групп животных: начиная от самой простой - до наиболее высокоорганизованной у человека. Особое внимание уделяется филогенезу головного мозга у позвоночных. Подробно анализируются строение и функции спинного и головного мозга у человека.

В пособии принят интегрированный, межпредметный подход, который позволяет рассмотреть организацию нервной системы с точки зрения разных наук - гистологии, анатомии, физиологии, эволюционного учения, эмбриологии, сравнительной зоологии. По каждой теме разработан учебно-методический аппарат, направленный на организацию самостоятельной работы студентов, расширение и закрепление полученных знаний. Текст сопровождается большим количеством рисунков и схем, в том числе оригинальных.

Пособие предназначено для студентов биологических факультетов. Представленные материалы могут быть использованы при организации отдельных тематических занятий по гистологии, анатомии человека, биологии индивидуального развития. Их можно включать в специальные курсы по нейробиологии и анатомии и эволюции нервной системы на психологических факультетах, а также в медицинских, педагогических и зооветеринарных университетах. Пособие состоит из трех частей.

Рекомендуют к печати:

Кафедра морфологии и экологии животных
Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского

Рецензент

Кандидат биологических наук,
доцент кафедры физиологии человека и животных
Екатерина Юрьевна Лыкова

УДК [591.48+611.81/.83]: 575.3/.7(075.8)

ББК 28.91я73

Работа издана в авторской редакции

ISBN 978-5-00140-928-1

© Перевозникова Т. В.

© Шляхтин Г. В.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемое учебно-методическое пособие подготовлено на кафедре морфологии и экологии животных биологического факультета Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского. Его материалы составлены на основе издания, подготовленного в 1984 году доктором биологических наук, профессором и заведующим кафедрой Геннадием Викторовичем Шляхтиным «Анатомия и эволюция нервной системы». В настоящее время в библиотеке Саратовского государственного университета сохранилось очень небольшое количество экземпляров первого издания. Поэтому для учебных целей необходимость переиздания пособия по нервной системе на основе новых данных об ее организации давно стала актуальной.

Студенты биологических факультетов классических университетов изучают организацию нервной системы животных в разных курсах, таких как зоология, гистология, анатомия человека, физиология, биология индивидуального развития, эволюционное учение, учение о высшей нервной деятельности. На психологических факультетах, как правило, читается отдельный курс «Анатомия и эволюция нервной системы», который является одной из сложных и основополагающих дисциплин, изучаемых студентами-психологами. Учитывая актуальность знаний о нервной системе, получаемых студентами в разных курсах, в предлагаемом учебно-методическом пособии принят интегрированный, междисциплинарный подход, который позволяет рассматривать организацию нервной системы с точки зрения разных наук: гистологии, анатомии, физиологии, эволюции, эмбриологии, сравнительной зоологии. Такое построение предлагаемого пособия определяется той ролью, которую играют знания о нервной системе в формировании у студентов правильного понимания эволюции животного мира, инстинктов и сложного поведения животных, всей системы сознательного, разумного поведения человека, его мышления, памяти и творческой работы. Комплексный междисциплинарный подход, объединяющий гистологическое и анатомическое строение нервной системы в функциональном и эволюционном аспекте, создает необходимые предпосылки для успешного освоения указанных дисциплин в вузе, а также последующих курсов по высшей нервной деятельности, антропологии, зоопсихологии и эволюционному учению. Этот же подход, объединяя знания из разных дисциплин, способствует формированию единого естественнонаучного представления о строении и функционировании нервной системы у разных групп животных и человека.

Основную задачу при написании пособия мы видели в необходимости продемонстрировать постепенное эволюционное усложнение нервной системы у разных групп беспозвоночных и хордовых животных. Особое внимание уделено организации нервной ткани, макроскопическому строению головного мозга человека, цитоархитектоническим особенностям коры полушарий конечного мозга и локализации в них функций. Описывается функциональная организация и гистогенез нервной ткани, строение и работа нейронов и нейроглии.

Большое внимание в пособии уделено иллюстративной части: использованы рисунки из различных руководств по неврологии, а также оригиналь-

ные, выполненные на кафедре морфологии и экологии животных при изучении нервной системы отдельных видов животных. Все материалы, представленные в работе, используются для организации учебного процесса на биологическом факультете СГУ им. Н. Г. Чернышевского, в курсах «Гистология», «Биология человека», «Зоология» и «Биология индивидуального развития».

Материалы по нервной системе разделены на семь тематических блоков (тем), каждый из которых представляет собой кейс, который включает теоретический обзор и комплекс разнонаправленных заданий для организации самостоятельной работы студентов как в аудиторном, так и во внеаудиторном режиме обучения. Учебно-методический аппарат предлагаемого пособия направлен на закрепление материалов по нервной системе, изложенных в теоретическом обзоре. Студентам также предлагаются задания проблемного характера, требующие поиска дополнительной информации в разнообразных источниках. Проблемно-ориентированные типы заданий отвечают современным требованиям проблемного обучения, которое сейчас вводится в вузах, а также способствуют развитию функциональной грамотности, актуальной для развития исследовательских компетенций у студентов. Проблематизация заданий для самостоятельной работы очень важна для развития навыков анализа информации в разных источниках дополнительной информации, их критически анализировать. Представленные задания могут использоваться при организации внеаудиторной самостоятельной работы и контроля знаний у студентов-заочников. Методический аппарат пособия актуален и для реализации его материалов в условиях дистанционного обучения.

Данное пособие предназначено для студентов биологических факультетов. Его материалы могут быть использованы при проведении отдельных тематических занятий по таким дисциплинам, как гистология, анатомия человека, зоология, биология индивидуального развития, а также при организации специальных курсов и факультативов по нейробиологии в медицинских, педагогических и зооветеринарных вузах. Пособие может быть полезным для студентов психологических факультетов при изучении курса «Анатомия и эволюция нервной системы». Для студентов пелагического отделения и увлекающихся биологией старшеклассников пособие может быть интересно потому, что в нем прорабатывается теоретический материал, вопросы и задания, которые достаточно часто используются в построении контрольно-измерительных задач на олимпиадах по биологии различного уровня.

Структура пособия «Функциональная организация нервной системы: гистология, анатомия эмбриогенез, эволюция (межпредметные аспекты)» включает 7 тем, которые входят в состав трех частей:

I часть. Строение, функционирование и эмбриональное развитие нервной ткани.

II часть. Нервная система беспозвоночных и хордовых животных.

III часть. Нервная система человека.

В первой части пособия рассмотрены гистология, физиология, гистогенез и регенерация нервной ткани. В ней представлены тема 1 «Строение и

функционирование нервной ткани» и тема 2 «Эмбриональное развитие нервной ткани». В них анализируются нейронная теория и общий план организации нервной ткани; строение и классификация нейронов, синапсов и нервных окончаний. Приводятся сведения об электрическом и химическом способах передачи нервного импульса в нервной системе, подробно освещается строение и работа рефлекторных дуг разного типа. В состав 1 части пособия включен методический аппарат, направленный на организацию самостоятельной работы студентов по данным темам, в том числе проблемно-ориентированные задания и практические работы «Строение ключевых структур нервной ткани» и «Развитие нервной трубки в ходе нейруляции».

Во второй части пособия приведены тема 3 «Нервная система беспозвоночных животных» и тема 4 «Нервная система хордовых». В них рассматриваются основы системы царства Животные, анализируются важнейшие направления и закономерности эволюции нервной системы у многоклеточных; затрагивается вопрос о происхождении нервных клеток. При этом делается акцент на эволюционной связи нервной системы и системы движения. Приводятся функциональные отличия диффузного, узлового и трубчатого типов нервной системы у животных. На основе филогенетического подхода выделяются основные черты строения и прогрессивного усложнения нервной системы у кишечнополостных; плоских, круглых и кольчатых червей; моллюсков; членистоногих; иглокожих; ланцетника; круглоротых; рыб; амфибий; пресмыкающихся; птиц и млекопитающих. Анализируются особенности прогрессивного развития переднего мозга млекопитающих, и в качестве примера рассматривается строение головного мозга кошки. Методический аппарат во второй части пособия направлен на организацию самостоятельной работы студентов по разноплановым проблемно-ориентированным заданиям по вопросам эволюции нервной системы. В том числе приводится разработка практической работы «Сравнительная анатомия нервной системы хордовых».

В третьей части пособия рассматриваются тема 5 «Центральная нервная система человека. Спинной мозг»; тема 6 «Головной мозг человека» и тема 7 «Функциональная анатомия коры больших полушарий конечного мозга человека». В них приводится анатомо-функциональная характеристика нервной системы у человека. Описаны морфология и функции спинного мозга, а также строение и функции всех отделов головного мозга. Акцент делается на различиях белого и серого вещества в этих структурах ЦНС. Отдельно рассматривается функциональная анатомия коры больших полушарий конечного мозга человека, в том числе деление коры на палеокортекс, архикортекс и неокортекс, а также локализация функций в ней. Кроме разноплановых проблемно-ориентированных заданий и биологических задач, в методический аппарат пособия в третьей части включена практическая работа «Гистологическое строение коры больших полушарий конечного мозга человека». В третьей части пособия также приводятся список тем для самостоятельной работы студентов и написания рефератов, словарь-минимум латинских терминов по неврологии и список литературы.

ТЕМА 1. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ

1.1 Функции нервной системы

Нервная система многоклеточных животных и человека построена из нервной ткани. Одновременно с иммунной и эндокринной, нервная система является важнейшей системой регуляции функционирования организма. Она объединяет, интегрирует все органы и системы органов в единое целое, осуществляя связь организма с внешней средой. Академик, лауреат Нобелевской премии И. П. Павлов в своем труде «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных» пишет о нервной системе, что она «...на нашей планете есть невыразимо сложнейший и тончайший инструмент отношений, связи многочисленных частей организма между собой и организма как единой системы с бесконечным числом внешних влияний». В связи с этим, многочисленные функции нервной системы можно разделить на *три группы*:

1) *внутренние* – координация и интеграция деятельности всех органов в организме, а также формирование гомеостаза;

2) *внешние* – осуществление связи организма с внешней средой и обеспечение его приспособленности к условиям существования;

3) *высшие* – проявление эмоций, сознания, памяти, интеллекта, когнитивных способностей. Нервная система обладает способностью к формированию прогнозов и предвидению внешних событий, что является анатомической основой поведения и высшей нервной деятельности.

Нервная система возникла у ранних многоклеточных организмов как структура, объединяющая деятельность отдельных клеток, выполняющих разные функции. В процессе эволюции происходило поэтапное усложнение и дифференциация ее строения у различных групп животных – от беспозвоночных до человека. Одновременно с эволюцией нервной системы усложнялось поведение и формировались высшие формы сознательной деятельности.

У высокоорганизованных позвоночных животных анатомически выделяют *центральную нервную систему* (головной и спинной мозг) и *периферическую нервную систему* (черепные и спинномозговые нервы, периферические соматические и вегетативные ганглии, а также чувствительные и двигательные нервные окончания). Физиологическая классификация нервной системы на отделы основывается на особенностях иннервации органов и тканей: различают *соматическую*, или *анимальную*, нервную систему, которая регулирует произвольные движения; а также *вегетативную*, или *автономную*, нервную систему, регулирующую деятельность внутренних органов, сосудов и желез.

1.2 Общий план организации нервной ткани через призму нейронной теории

Нервная ткань, из которой построена нервная система животных, построена из структурно-функциональных единиц – *нейронов*, а также клеток *нейроглии*, выполняющих опорно-трофические, защитные и изоляционные функции по отношению к нервным клеткам. В состав нервной ткани так же включаются нейроэндокринные (нейросекреторные) клетки. Отличительной особенностью нервной ткани является отсутствие межклеточного вещества, которое вырабатывается самими клетками. Роль межклеточного вещества выполняют клетки *нейроглии*.

Термин «нейрон» был впервые предложен в 1881 г. немецким анатомом и гистологом Генрихом Вильгельмом Вальдейером. *Нейроны*, или *нервные клетки*, *нейроциты*, выполняют ряд общих, характерных для всех эукариотических клеток, функций: обмен веществ, синтез белков, мембранный и цитоплазматический транспорт, образование и расходование энергии, способность к рецепции. К *специфическим*, свойственным только для нейронов, функциям относят их способность воспринимать раздражение - информацию из внешней и внутренней среды, быстро ее перерабатывать (кодировать) и передавать в виде нервного импульса к другим клеткам. *Нервный импульс* – сигнал, волна возбуждения, распространяющаяся по мембране и проявляющаяся в электрических (потенциал действия), ионных, механических, термических, биохимических изменениях в нервных клетках. Благодаря нейронам нервная ткань относится к возбудимым тканям, которые в ответ на действие раздражителя (стимула) переходят из состояния покоя в состояние возбуждения. Таким образом, нейроны определяют два ключевых свойства нервной ткани - возбудимость и проводимость. *Возбудимость* – способность клеток воспринимать воздействие раздражителей из внешней и внутренней среды и отвечать на них реакцией возбуждения. *Проводимость* – способность клеток проводить возбуждение по плазматической мембране.

Расширение представлений о нейроне как о самостоятельной генетической, структурной, функциональной и метаболической единице возникло после работ испанского нейрогистолога, лауреата Нобелевской премии С. Рамона-и-Кахаля в 1891 г. На основе этих и последующих работ в XX веке в нейробиологии была сформирована *нейронная теория*, которая стала дополнять клеточную теорию и характеризовать нейроны как клетки с особыми функциями. Нейронная теория включает следующие положения:

1) Нейрон (*neuron*) является основной *структурной и функциональной единицей* нервной ткани, из которой построена нервная система животных. Для выполнения специальных функций нейроны имеют ряд структурно-функциональных частей: *тело нейрона*, *дендриты* и *аксон*. Нервная клетка обладает *функциональной полярностью*. Она способна пропускать импульс только в одном направлении: по дендриту – к телу клетки, где информация собирается и обрабатывается, и далее от тела клетки – по аксону – к другой клетке. Согласно нейронной теории, в проведении нервного

возбуждения основная роль принадлежит *невролемме* – клеточной оболочке нейрона.

Контакт между нейронами, а также между нейронами и другими клетками, осуществляется с помощью *синапсов* (от греч. *synapsis* - соединение) - специальных ультрамикроскопических межклеточных образований, в которых импульс переключается с одной клетки на другую.

В настоящее время мнение о том, что одиночная нервная клетка является самостоятельной структурно-функциональной единицей нервной системы, дополнилось *модульной (блочной) концепцией* строения нервной ткани. Оказалось, что нейроны, являясь самостоятельными клетками, не функционируют вне связи между собой и другими клетками, а образуют функциональные группы - элементарные *нейронные ансамбли*, или *локальные нейронные сети*, или *модули нейронов*. Так, в нервной системе человека содержится до 100 миллиардов нейронов (10^{11}), при этом один нейрон имеет от 1000 до 10000 синапсов. В связи с этим общее количество возможных синаптических связей всех нейронов в нервной системе составляет триллионы. Лишенный контактов с другими клетками нейрон погибает. Входящие в состав модуля нейроны формируют единый сигнал, передающийся в нервный центр или орган, обеспечивая тем самым интегральную функцию нервной системы. Модули отличаются количеством, пространственным расположением и морфологией входящих в них клеток. Например, в коре головного мозга млекопитающего элементарный нейронный модуль в среднем включает 110 нервных клеток.

В нервной системе нейроны образуют два вещества: *серое*, представляющее скопление тел нервных клеток, и *белое вещество*, состоящее из аксонов, покрытых миелиновой оболочкой. Из серого вещества построены *нервные центры*, в которых импульсы переключаются с одного нейрона на другой. Из белого вещества формируются *проводящие пути*, по которым осуществляется только проведение импульсов.

2) Нейрон является *биохимической и метаболической единицей* нервной ткани. Нервная клетка отличается от других соматических клеток более высоким уровнем метаболизма: интенсивностью дыхания, потребления глюкозы и кислорода, самой высокой скоростью синтеза жирных кислот. Нейроны способны к образованию веществ, которые не могут синтезироваться другими тканями. Это касается нейроспецифических белков, которые имеют большое значение в синаптической передаче, хранении и переработке поступающей информации, клеточном узнавании, рецепции, катализе и так далее. В настоящее время известно около 60 нейроспецифических белков, таких как *белок S-100*, *белок 14-3-2*, *нейрофизины* и ряд других. Некоторые из них в настоящее время становятся маркерами некоторых неврологических заболеваний, например, ишемического инсульта. Нейроны также синтезируют *нейротрансммиттеры* – химические переносчики сигнала, которые делятся на *нейромедиаторы* (пусковые молекулы, изменяющие активность нейронов, сокращение мышечных структур и секрецию желез) и *нейромоду-*

ляторы (молекулы, корректирующие активность нейромедиаторов). Большинство нейротрансмиттеров - аминокислоты и их производные. Главными возбуждающими нейромедиаторами в нервной системе являются такие, как норадреналин, серотонин, ацетилхолин, глутамат, дофамин, а ключевыми ингибирующими веществами – гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), глицин, а также морфиноподобные пептиды - эндорфины и энкефалины.

3) Нейрон, согласно нейронной теории, является онтогенетической единицей нервной ткани. Источником развития нервных клеток в эмбриогенезе являются *камбиальные (стволовые) клетки*, формирующиеся из эктодермы. Из стволовых клеток развиваются *нейробласты* – клетки, способные к миграции в то место нервной системы, где они будут дифференцироваться в зрелые нейроны. Нейробласты отличаются малыми размерами, низким содержанием белка и РНК, отсутствием стабильных отростков. При том, что нейроны несут наследственную информацию, свойственную соматическим клеткам организма, реализация этой информации нервной клеткой по мере дифференцировки заключается не только в формировании морфофункциональных особенностей, но и в развитии уникальной способности образовывать динамические контакты с другими клетками.

4) Нейрон является патологической единицей, в которой реализуются механизмы наследственной, модификационной и индивидуальной изменчивости. Поскольку дифференцированные нейроны теряют способность к митозу, механизмы физиологической и репаративной регенерации в них протекают иначе, чем в других клетках. Они очень чувствительны к гипоксии и токсическому воздействию метаболитов. Поэтому с возрастом происходит как физиологическое, так и патологическое уменьшение количества нейронов, что может сказываться на общем состоянии организма, развитии неврологических, психических и поведенческих нарушений. Так, например, головной мозг человека, средний вес которого составляет около 1300 г, насчитывает свыше 86 миллиардов нервных клеток, при этом его масса к 80 годам снижается на 6-7%, сопровождаясь дегенерацией и атрофией порядка 18-48% нейронов.

5) Нервные клетки, а точнее их морфология, количество, клеточные типы, цитоархитектоника, биохимия, способность образовывать межклеточные контакты и модули, - определяют уровень организации нервной системы у разных групп животных. На основе сравнительно-анатомических данных в настоящее время строится эволюционная гистология и анатомия нервной ткани, а нейрон рассматривается как единица эволюции нервной системы у животных. Так, например, наиболее ярко прогрессивные эволюционные и адаптивные изменения структур нервной ткани связаны с усложнением дендритных ветвлений нейронов и увеличением их количества, что приводит к появлению и последующему возрастанию массы головного мозга у животных.

Таким образом, мы рассмотрели основные положения нейронной теории, которая имеет выраженный межпредметный характер и рассматривает нейроны с точки зрения разных наук.

1.3 Строение нейрона

У разных групп высших многоклеточных животных нейроны отличаются по количеству, морфологии и расположению в нервной системе. Однако для нервных клеток характерен следующий общий план строения. Нервная клетка – **нейрон**, **нейроцит** - состоит из тела и отростков.

Тело нейрона, или **перикарион**, является центральной структурой нейрона и выполняет метаболические функции, связанные с жизнедеятельностью клетки и ее ростом. Диаметр тел нейронов составляет от 4 до 135 мкм; их форма очень разнообразна и изменчива по морфологии. В теле нервной клетки всегда располагается крупное, часто округлое ядро.

Ядра нервных клеток располагаются в центре перикариона. На гистологических препаратах ядра имеют вид светлоокрашенных пузырьков, в которых хорошо заметны одно или несколько ядрышек. Ядро функционально очень активно: оно регулирует синтез белков в очень большом объеме цитоплазмы и контролирует дифференцировку молодых нейронов. Соотношение ядро : цитоплазма в нейроне составляет 1 : 100-1000, в то время как в других животных клетках в среднем эта пропорция представлена как 1 : 10. При усилении активности нейрона увеличиваются размеры его ядра. Ядро окружает **нейроплазма**, содержащая основную массу клеточных органоидов. Дифференцированные нейроны не делятся митотически, поэтому их ядра всегда находятся в состоянии интерфазы. Это биологически оправдано, так как нервные клетки, приобретая признаки высокой степени специализации, в течение жизни организма постоянно образуют новые синапсы и формируют множественные связи между клетками. В случае деления утрачивался бы индивидуальный опыт особи, «записанный» на этих синапсах.

Аксон - одиночный отросток нейрона длиной от нескольких миллиметров до 1.5 м. Он служит для быстрого проведения возбуждения от тела нейрона к другой клетке. В состав аксона входят 3 части : начальный сегмент, аксональное волокно и телодендрий (рис. 1.1). Начальный сегмент связан с *аксональным холмиком*, - расширением, которое находится на границе с телом: там, где аксон не покрыт миелиновой оболочкой. Данный участок аксона является важнейшей *триггерной зоной* – местом первоначальной генерации возбуждения. *Аксональное волокно* отличается постоянством диаметра по всей длине. В его цитоплазме содержится много микротрубочек и нейрофиламентов, осуществляющих аксональный транспорт веществ. По своему ходу аксон может образовывать боковые отростки, или коллатерали. На периферии аксон распадается на тонкие короткие веточки (их количество может достигать 1000 штук), которые часто называют *телодендрием* (от греч. *telos* - конец и *dendron* - дерево). Терминали аксона также не покрыты миелиновой оболочкой и образуют *концевые нервные аппараты* – булавы, кольца, чаши, служащие местом синаптической передачи сигналов к исполнительным (рабочим) органам или другим нейронам.

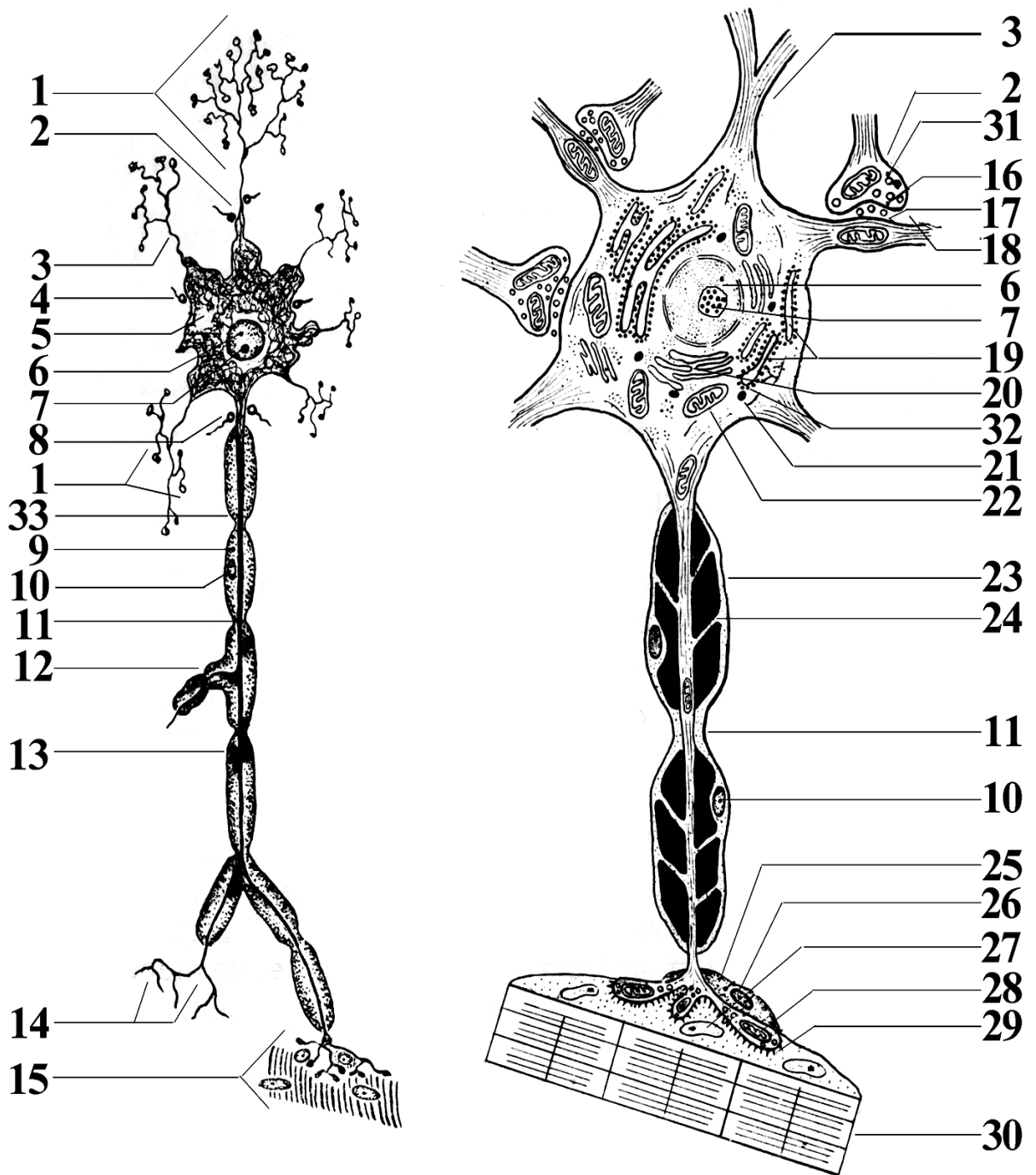


Рис. 1.1. Световая (А) и электронно-микроскопическая (Б) схемы строения нейрона
(По: В. Г. Елисееву, 1963) :

- 1 – рецептор, 2 – аксо-дендритический синапс, 3 – дендрит, 4 – аксо-соматический синапс, 5 – нейроплазма, 6 – ядро, 7 – ядрышко, 8 – аксо-аксональный синапс, 9 – шванновская клетка, 10 – ядро шванновской клетки, 11 – перехват Ранвье, 12 – боковая коллатераль, 13 – невролемма, 14 – телодендрий - разветвления аксона, 15 – нервно-мышечное веретено, 16 – пресинаптическая мембрана, 17 – постсинаптическая мембрана, 18 – синаптическая щель, 19 – эндоплазматическая сеть, 20 – комплекс Гольджи, 21 – лизосома, 22 – митохондрии, 23 – миелиновая оболочка, 24 – насечки Шмидта – Лантермана, 25 – леммоцит, 26 – ядро леммоцита, 27 – митохондрия нервного отростка, 28 – ядро мышечной клетки, 29 – нервно-мышечный синапс, 30 – мышца, 31 – синаптический пузырек, 32 – рибосома, 33 – аксон

Аксоны нервных клеток головоногих моллюсков могут достигать значительных размеров относительно массы тела животного. Например, диаметр аксонов нейронов мантии кальмаров имеют диаметр в среднем 1.5 мм. В то же время, диаметр аксонов у млекопитающих в сотни раз меньше: около 2 мкм. За огромные размеры аксоны кальмаров стали называть *гигантскими*, и они начали использоваться в качестве модельных структур в нейрофизиологии. Гигантские аксоны открывали дважды: сначала их описал в 1909 г. Леонард Уорчестер Уильямс, но открытие не заметили и забыли. Только через 27 лет британец Джон Юнг заново открыл гигантские нервные клетки, а знаменитые британские ученые Эндрю Хаксли и его ученик Алан Ходжкин впервые измерили разность потенциалов на мембране гигантских аксонов, за что получили Нобелевскую премию в 1963 г. «Можно утверждать, что введение Юнгом препарата аксона кальмара имело для науки об аксоне большее значение, чем какое-либо другое открытие, сделанное за последние 40 лет... Если честно, Нобелевскую премию нужно было присвоить кальмару», - вспоминал Ходжкин. Гигантские размеры аксонов кальмаров можно объяснить тем, что у этих животных присутствует большой объем мышечной ткани, благодаря которой осуществляется реактивное передвижение и очень быстрые прыжки. Большая толщина гигантского аксона увеличивает скорость проведения нервного импульса к этим мышцам: чем больше площадь поперечного сечения аксона, тем меньше его сопротивление.

Дендриты – отростки нейронов, которые проводят возбуждение от периферии к телу клетки. Это воспринимающая часть нейрона, его главное рецептивное поле и зачастую генератор импульсов. Дендриты очень разнообразны по морфологии и, прежде всего, по характеру ветвления (их может быть много, но есть нейроны аполярного строения, в которых дендритный полюс не выражен). Дендриты ветвятся на всем своем протяжении под острым углом, дихотомически (то есть вильчато); ветвление начинается от тела клетки. Таким образом образуется *дендритное дерево*. Степень ветвления дендритов определяет то количество входящих импульсов, которые может генерировать и получать нейрон. Мембрана дендритов отличается от мембраны других участков нейрона тем, что она образует разнообразные по строению микроскопические выросты – *шипики*, которые являются составной частью системы канальцев нейрона (нейрофибрилл, микротрубочек, аппарата Гольджи). Шипиковый аппарат может менять свою конфигурацию, увеличивает воспринимающую поверхность дендритов, способствует образованию контактов с другими клетками и отвечает за функциональную активность нейрона. Количество шипиков может достигать нескольких десятков тысяч, их число может резко сокращаться при травмах, токсических и инфекционных повреждениях нейронов. Так, отмечено, что при деменциях, хроническом алкоголизме и некоторых видах шизофрении, количество шипиков может уменьшаться в сотни раз. Таким образом, функциональные различия дендритов и аксона в строении нейрона делают нервную клетку полярной.

О б о л о ч к а нейрона, (или нейролемма, невролемма, неврилемма) представляет собой мембрану, состоящую из билипидного слоя и встроенных в него белков, что соответствует жидкостно-мозаичной модели строения плазматических мембран эукариотических клеток. Подобное строение клеточных мембран обеспечивает избирательную проницаемость водорастворимых и жирорастворимых веществ, способствует поддержанию в клетке их необходимой концентрации. Наиболее важную роль в строении невролеммы играют три группы белков - *насосные, каналные и рецепторные*. Насосные и каналные белки обеспечивают транспортную функцию и разность концентраций ионов между наружной и внутренней средой нейрона. Канальные белки участвуют в формировании *ионных каналов* (например, калиевых и натриевых) и способны избирательно пропускать эти ионы через невролемму. Ионы перемещаются через мембрану благодаря электрохимическому градиенту и работе рецепторных белков. Рецепторные белки являются «мишенями», на которые нацелено действие физиологически активных веществ.

В ц и т о п л а з м е, (или нейроплазме), нервной клетки содержатся почти все компоненты, свойственные любой животной клетке: пластинчатый комплекс (аппарат Гольджи), клеточный центр, митохондрии, рибосомы, лизосомы с различными ферментами, эндоплазматическая сеть (ЭПС), включения. Количество митохондрий (в них осуществляется дыхание и синтез АТФ) в нейронах крайне велико, и, в среднем, достигает 2500. Митохондрии обнаруживаются во всех частях нейрона, но, в отличие от других соматических клеток, они могут перемещаться в нейроплазме, скапливаясь в наиболее активно работающих областях: зоне синапсов, перехватах Ранвье, аксональном холмике, узлах ветвления дендритов. Кроме того, в нейроплазме имеются специфические для нервных клеток структуры – тигроидное вещество (вещество Ниссля) и нейрофибриллы (рис. 1.2).

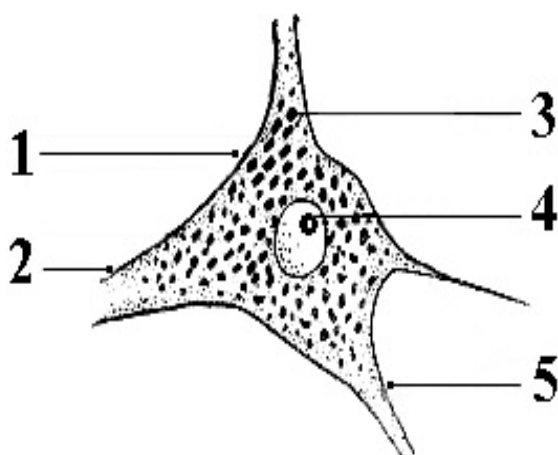


Рис. 1.2. Тигроидное вещество в цитоплазме мультиполярного нейрона озерной лягушки : 1 – аксон, 2 – аксон, 3 – глыбки тигроидного вещества, 4 – ядро с ядрышком, 5 - дендрит.

Рис. Г. В. Шляхтина

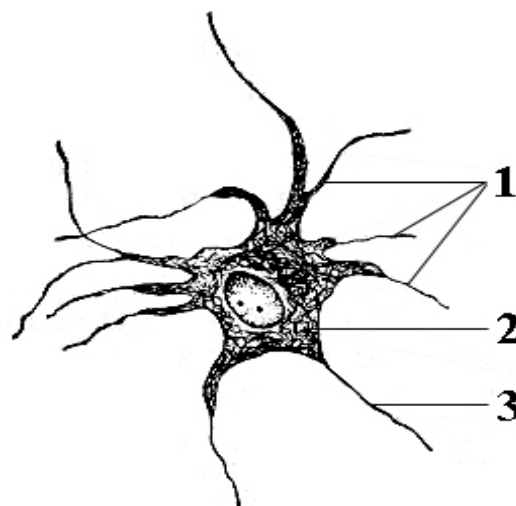


Рис. 1.3. Нейрофибриллы в цитоплазме мультиполярного нейрона из внутримышечного нервного сплетения пищевода озерной лягушки : 1 – дендриты, 2 – нейрофибриллы, 3 - аксон.

Рис. Г. В. Шляхтина

Тигроидное вещество (или тигроид, хромотофильная субстанция Ниссля, базофильное вещество) окрашивается основными красителями и выявляется в виде отдельных базофильных глыбок различной величины, вследствие чего окрашенные клетки приобретают пятнистый вид (рис. 1.2). Немецкий гистолог Ф. Ниссель, являясь студентом Мюнхенского университета, в 1884 г. предложил метиленовый синий для окрашивания структур нервной ткани, что стало началом новой эры в нейроанатомии и нейропатологии. Предложенный метод позволил обнаружить, что вещество Ниссля располагается исключительно в теле и начальных отделах дендритов, но при этом отсутствует в аксонах нейрона. Это наиболее специфический органоид нервной клетки, в котором осуществляется интенсивный синтез белков. Тигроидное вещество состоит из канальцев ЭПС, цистерн комплекса Гольджи, рибосом, РНК и белков (рис. 1.1, Б). Количество тигроидного вещества при различных функциональных состояниях нейрона изменяется: например, при переутомлении нервной системы или повреждении аксона количество глыбок резко уменьшается и развивается их разрушение - *тигролиз*.

Нейрофибриллы выявляются в цитоплазме при импрегнации нервной ткани солями серебра в виде тонких нитей. В теле нейрона они образуют густую сеть, и имеют продольное расположение по ходу отростков (рис. 1.3). На электронограммах становится заметным, что нейрофибриллы состоят из двух компонентов: *нейротубул* – микротрубочек, имеющих диаметр около 25 нм и состоящих из белка тубулина. Они обеспечивают перемещение веществ по отросткам как от периферии к телу (*ретроградный транспорт*), так и от тела - к периферии клетки (*антероградный транспорт*). Второй компонент нейрофибрилл – *нейрофиламенты* - имеют диаметр около 10 нм и построены из белка, близкого к *актину*. Нейрофиламенты выполняют цитоскелетные и опорные функции, обеспечивают форму и участвуют в росте клетки. Первоначально считали, что нейрофибриллы принимают участие в проведении нервных импульсов, но в дальнейшем это предположение было опровергнуто. В целом, в нервных клетках нейрофибриллы формируют сложную транспортную систему, которая в некоторых отростках может достигать длины более 1 м.

В нейроплазме часто обнаруживаются разнообразные включения, такие как *гликоген*, *липиды*, *липофусцин* (пигмент старения клеток), гранулы с продуктами распада митохондрий, *меланин* – бурый пигмент в нейронах черной субстанции и голубого пятна ствола мозга.

1.4 Классификация нейронов

Существуют морфологический, функциональный и биохимический подходы к классификации нервных клеток.

Морфологический подход. Многообразие нейронов наблюдается как внутри разных групп животных, так и внутри нервной системы организма в целом. В основе наиболее распространенной морфологической классификации нейронов лежит количество отростков, отходящих от перикариона. На

этом основании выделяют 5 типов нейронов: аполярные, униполярные, псевдоуниполярные, биполярные и мультиполярные.

Аполярные нервные клетки лишены отростков и имеют округлую или грушевидную форму. В их цитоплазме отсутствуют нейрофибриллы. Аполярное строение часто имеют *нейробласты* - зародышевые нервные клетки. В эмбриогенезе, сохраняя способность к делению, они мигрируют из нервной трубки в определенные зоны развивающейся нервной системы, где дифференцируются в зрелые нервные клетки. Такие нейроны также часто наблюдаются в нервной системе кишечнорастных животных.

Униполярные, или однополюсные нейроны, имеют только один отросток (рис. 1.4, А). Они характерны для ганглиев беспозвоночных и очень редко встречаются у млекопитающих. Наряду с типичными униполярными нейронами встречаются псевдо- или ложноуниполярные нейроны, свойственные для чувствительных нейронов, располагающихся в спинномозговых ганглиях у высших позвоночных животных (рис. 1.4, В). Первоначально у таких нейронов закладываются два отростка – аксон и дендрит, но в процессе роста они сближаются своими основаниями и отходят от тела в виде одного отростка, который затем Т-образно делится.

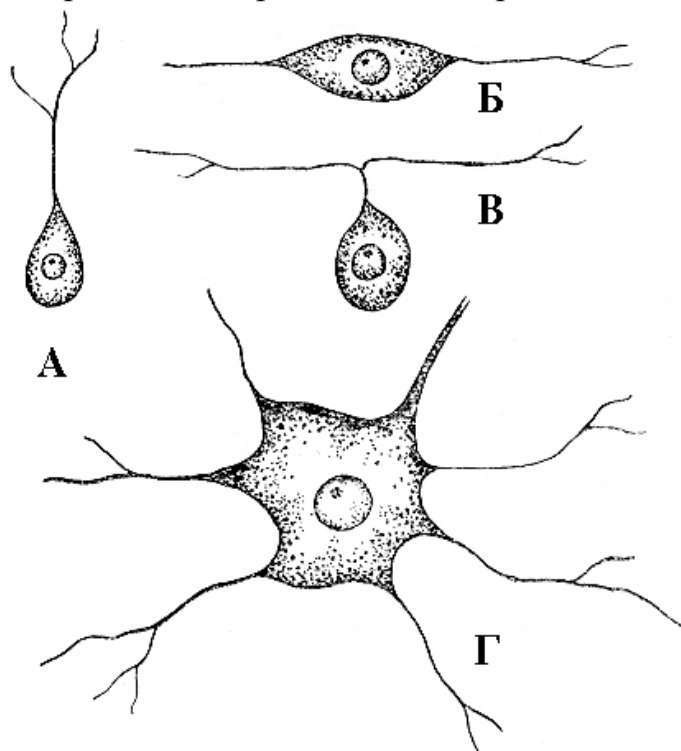


Рис 1.4. Морфологические типы нейронов :
А – униполярный, Б – псевдоуниполярный, В – биполярный,
Г – мультиполярный. Рис. Г. В. Шляхтина

Биполярные, или двухполюсные, нейроны имеют два отростка, в типичном случае отходящие от противоположных полюсов (рис. 1.4, В). Такими нейронами являются чувствительные клетки в органах обоняния, сетчатке глаза позвоночных. Во внутриорганных сплетениях встречаются биполярные нейроны, у которых оба отростка могут отходить от одного полюса.

Мультиполярные, или многополюсные, нейроны имеют три и более отростков, отходящих в разные стороны (рис. 1.4, Г). Они характеризуются большим разнообразием формы тела и мест отхождения отростков. Выделяют звездчатые, веретенообразные, корзинчатые, пирамидные и другие по форме тела нервные клетки. Мультиполярные нейроны наиболее характерны для коры конечного мозга, подкорковых образований, мозжечка, интрамуральных ганглиев позвоночных животных. Во внутренних органах могут встречаться одиночно расположенные нервные клетки, но обычно они объединены в нервные узлы – *ганглии* (рис. 1.5). Интрамуральные нервные сплетения являются внутриорганными, тогда как экстрамуральные – располагаются вне органов.

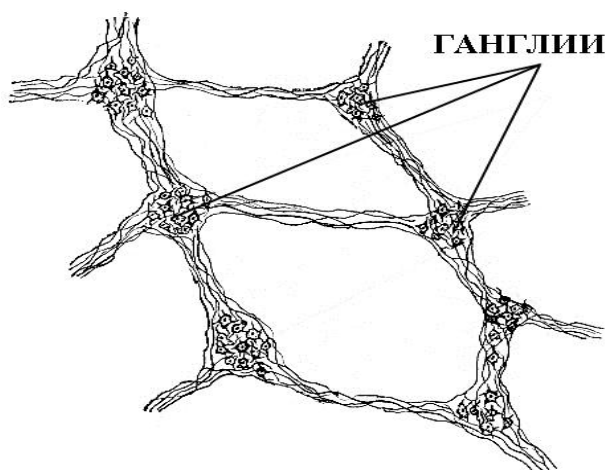


Рис. 1.5. Интрамуральное нервное сплетение двенадцатиперстной кишки малого суслика.
Рис. Г. В. Шляхтина

Согласно классификации Э. Рамон-Молинера, разделение нейронов также проводят по морфологии ветвления дендритов, поскольку эволюционные изменения в первую очередь затрагивают именно эти отростки. По характеру ветвления дендритов выделяют три основных класса нервных клеток: изодендритные, аллодендритные и идиодендритные. У *изодендритных*, как правило, неспециализированных нейронов, отростки не многочисленны и почти не ветвятся. *Аллодендритные* (специализированные) нейроны отличаются появлением и усложнением ветвления системы дендритов. К аллодендритным нейронам относятся, например, пирамидные нейроны коры конечного мозга и некоторые нейроны ядер таламуса. *Идиодендритные* – высокоспециализированные нервные клетки, которые, как правило, находятся внутри ЦНС и отличаются самой сложной системой дендритного ветвления, что выражается в резком увеличении разветвленности отростков, появлении узлов ветвления и системы *возвратных коллатералей*. Данная классификация используется для выявления возможных преобразований нейронов в ходе эволюции. Например, полагают, что для мозга гипотетического предка позвоночных были характерны изодендритные нейроны, которые были расположены в перивентрикулярных (околожелудочковых) областях нервной трубки. Затем, вероятно, происходило изменение локализации этих нейронов, что привело к появлению перивентрикулярных, субповерхностных

и корковых слоев мозга, что проявлялось в увеличении количества специализированных аллодендритных и идиодендритных форм нервных клеток. Чем больше нейрон несет отростков, тем больше он может участвовать в формировании синаптических связей между нейронами, тем более сложной будет организация нервных центров и нервной системы в целом.

По соотношению длины дендритов и аксонов строится классификация Т. А. Леонтович, согласно которой нейроны разделены на две группы: *длинноаксонные* и *короткоаксонные*, в каждой из которых выделено несколько классов клеток. Длина аксонов определяет скорость проведения импульса к иннервируемой структуре. Эта классификация в настоящее время используется для анализа эволюции и функциональной активности нейронов головного мозга позвоночных животных.

Ф у н к ц и о н а л ь н ы й п о д х о д к классификации нейронов учитывает их расположение в составе *рефлекторной дуги* (см. главу 1.5). По функции нервные клетки подразделяются на 3 г р у п п ы: чувствительные (синонимы - сенсорные, рецепторные, афферентные, центостремительные), двигательные (моторные, эфферентные, эффекторные, центробежные, мото-нейроны) и вставочные (промежуточные, ассоциативные).

Ч у в с т в и т е л ь н ы е, или а ф ф е р е н т н ы е, н е й р о н ы передают сенсорную информацию в центральную нервную систему или сами являются рецепторами местного значения, например, в интрамуральных сплетениях пищеварительного тракта (рис. 1.6). Дендриты чувствительных нейронов несут *рецепторы*, в которых раздражение, возникающее в ответ на действие *раздражителя*, преобразуются в нервный процесс – *нервный импульс*. В чувствительном нейроне импульс распространяется только в одном направлении – от рецептора по дендритам к телу нервной клетки, от тела – по аксону - на другой нейрон, располагающийся в составе ЦНС. Тела чувствительных нейронов у позвоночных животных в основном локализуются вне головного и спинного мозга – в спинномозговых ганглиях периферической нервной системы. Чувствительные нейроны позвоночных чаще всего являются псевдоуниполярными, то есть имеют очень длинный периферический отросток, который функционально является дендритом. Периферические дендриты псевдоуниполярных нейронов проводят информацию от рецепторов: кожных экстерорецепторов (тактильных, температурных, болевых), мышечно-суставных (проприорецепторов), рецепторов внутренних органов (висцерорецепторов) – по направлению к ЦНС.

В нервной системе чувствительных нейронов в 5 – 10 раз больше, чем двигательных. Их преобладание отражает одну из закономерностей ее эволюции. Чувствительные нейроны отвечают на действие многочисленных раздражителей, которые отличаются по *модальности* – химических, механических, термических, электрических, в то время как объем иннервируемых структур в организме остается конечным.

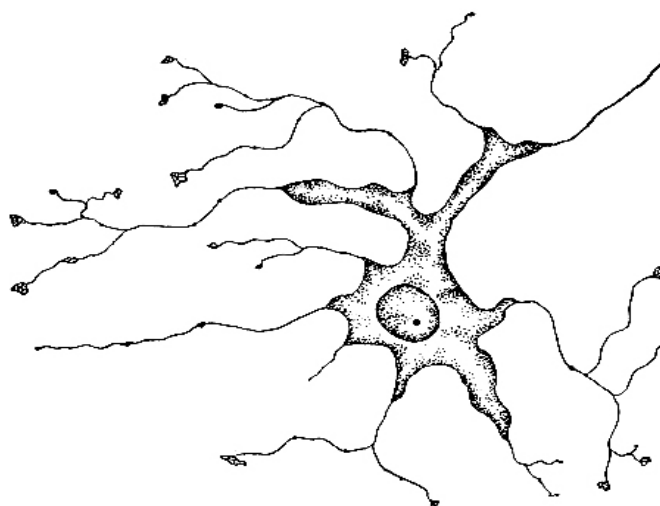


Рис. 1.6. Чувствительный нейрон из межмышечного сплетения желудка зеленой жабы. Рис. Г. В. Шляхтина

Д в и г а т е л ь н ы е н е й р о н ы - передают нервные импульсы от центральной нервной системы к исполнительным (рабочим) органам: мышцам, внутренним органам, сосудам, коже, железам, электрическим и светящимся органам. Аксон двигательного нейрона заканчивается терминальным разветвлением – *двигательным нервным окончанием*, которое синаптирует с тканями исполнительного органа, осуществляющего ответную реакцию на действие раздражителя. Данный комплекс также называют *эффектором*. Импульс по аксону двигательного нейрона распространяется от тела, например, к скелетной мышце, вызывая ее сокращение. В этом случае двигательный нейрон функционально составляет единое целое со скелетными мышечными волокнами, образуя в них *нервно-мышечный аппарат*. Тела двигательных нейронов соматической нервной системы находятся в составе передних рогов спинного мозга. Двигательные нейроны также располагаются в симпатических и парасимпатических узлах вегетативной нервной системы. Количество двигательных нейронов в нервной системе человека составляет около 2 - 3 миллионов.

Вставочные нейроны передают импульс от чувствительных к двигательным нервным клеткам и таким образом соединяют между собой большое количество нейронов, обобщая и перераспределяя сигналы от разных источников. В рефлекторных дугах может быть до 5 - 6 вставочных нейронов. Вставочные нейроны не образуют ни рецептора, ни эффектора. Тела и отростки вставочных нейронов полностью сосредоточены в центральной нервной системе, из них строятся нервные центры. Подавляющее большинство нервных клеток в нервной системе – до 99% - относятся к вставочным нейронам.

Рассматривая функциональный подход к классификации нейронов, важно отметить, что в ней особую группу составляют специализированные нервные клетки, функцией которых является образование физиологически активных веществ. Такие нейроны называют *нейросекреторными*. В отличие от других нервных клеток, которые в синапсах образуют нейромедиаторы (химические посредники в передаче нервного импульса), нейросекреторные нейроны вырабатывают особые вещества, которые принято называть *нейрогормо-*

нами или *нейросекретами*. Их образование и накопление связано с тигроидным веществом. Из тела нейрона по аксону нейросекреты поступают к его терминалям, через которые выделяются в кровь, тканевую, спинномозговую жидкость, гемолимфу. Через эти структуры внутренней среды нейросекреты транспортируются к клеткам-мишеням в периферических тканях. Нейросекреты имеют разную химическую природу, среди них - пептиды и белки, липиды, полисахариды. Они оказывают влияние на работу желез внутренней секреции, которые формируют *гуморальную систему регуляции функций*.

Нейросекреторные нервные клетки являются наиболее древней группой нейронов, особенно много их имеется у беспозвоночных животных. У низших беспозвоночных нейросекреторные клетки располагаются диффузно, у высших – в *нейрогемальных органах* (образованиях, состоящих из скоплений окончаний отростков нейросекреторных клеток, контактирующих с капиллярами). Так, у рыб нейросекреторные клетки сосредоточены в каудальной части спинного мозга – *урофизе*, у других позвоночных – в гипоталамусе промежуточного мозга, входя в состав *гипоталамо-гипофизарной системы* (см. главу 6.3). Часть аксонов гипоталамических нейросекреторных клеток контактирует с капиллярами нейрогипофиза, другая часть – с железистыми клетками аденогипофиза. В области этих контактов, в межклеточные пространства, происходит высвобождение нейросекрета из гранул и его связывание с белком-носителем.

Биохимическая классификация нейронов основана на химической природе и эффектах нейромедиаторов, которые используются нейронами для синаптической передачи нервных импульсов. Выделено несколько различных групп, ключевыми в данной классификации являются:

- *Холинергические* (в качестве медиатора используют ацетилхолин);
- *Адренергические* (медиатор – норадреналин);
- *Серотонинергические* (медиатор – серотонин);
- *Дофаминергические* (медиатор – дофамин)
- *Пептидергические* (медиаторы – низкомолекулярные пептиды: энкефалины, эндорфины, субстанция P, вазоактивный интестинальный пептид, бомбезин и другие).

Некоторые нервно-психические заболевания сопровождаются нарушением выработки медиаторов. Например, содержание стимулирующего нейромедиатора дофамина снижается при паркинсонизме и повышается при шизофрении. Для депрессивных состояний характерно снижение уровней серотонина и норадреналина, а для маниакальных, наоборот, их повышение.

1.5 Понятие о рефлексорной дуге

Рефлексорная дуга – цепь из нейронов - путь, по которому нервные импульсы проходят от рецептора к исполнительному (рабочему) органу, отвечающему на действие раздражителя - раздражение. Рефлексорная дуга является анатомической основой рефлекса. *Рефлекс* (от лат. *reflexus* - отражение, ответная реакция) – ответная реакция организма в ответ на действие внешнего или внутреннего раздражителя (стимула), которая осуществляется

с помощью нервной системы. Нервный импульс по рефлекторной дуге проходит только в одном направлении: по чувствительному нейрону - на двигательный или вставочный, и далее по двигательному нейрону - к исполнительному органу (рис. 1.7).

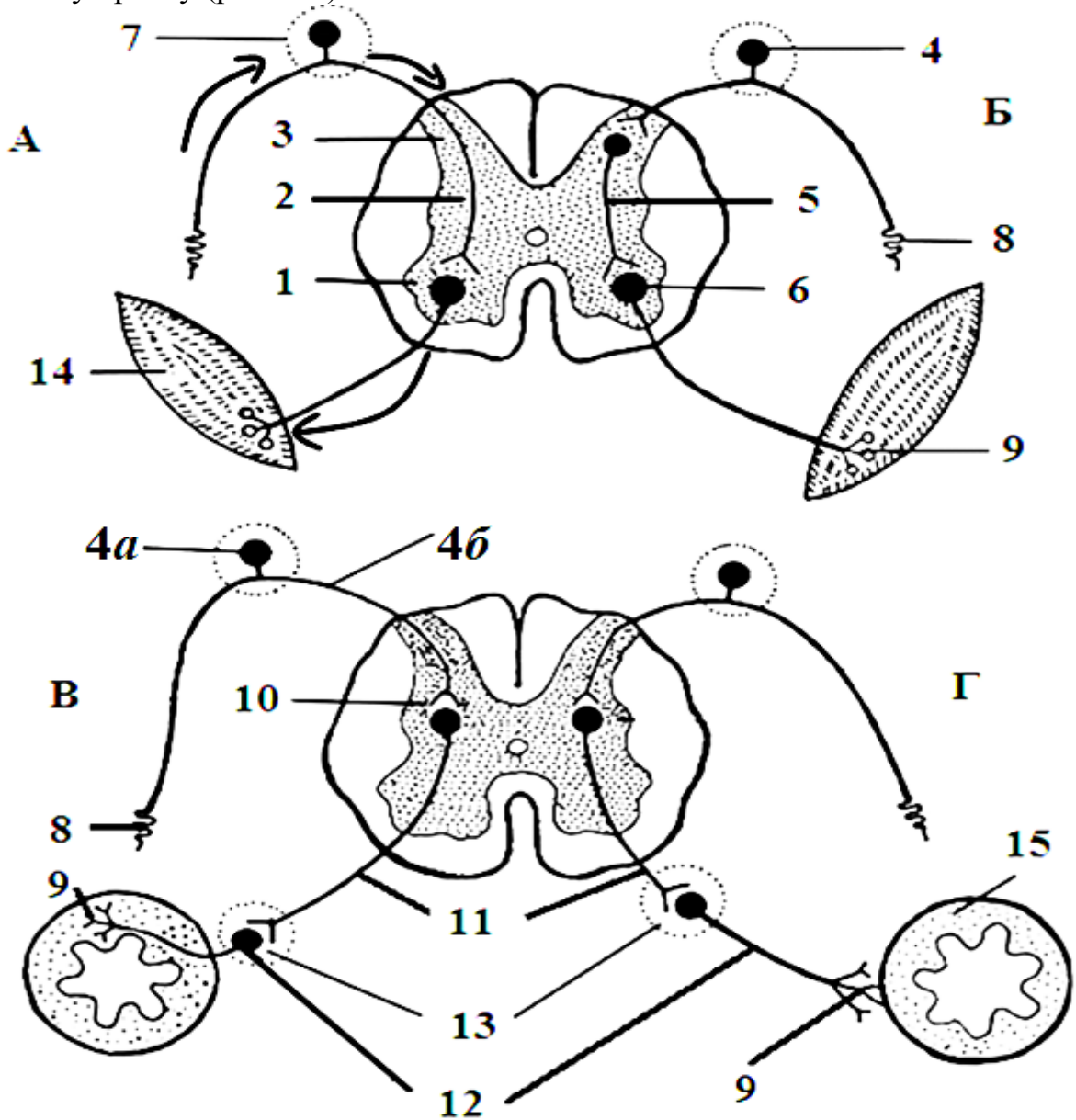


Рис. 1.7. Сравнительная организация соматической и вегетативной рефлекторных дуг (По: Г. Л. Билич, В. А. Крыжановский, 2006) :

А – простая соматическая, Б – сложная соматическая, В - вегетативная парасимпатическая (вегетативный ганглий находится рядом с органом или внутри него), Г – вегетативная симпатическая (вегетативный ганглий находится в составе симпатического ствола);
 1 – передний рог серого вещества спинного мозга, 2 – боковой рог (промежуточная часть),
 3 – задний рог, 4 – чувствительный псевдоуниполярный нейрон (4а - его тело, 4б – его аксон), 5 – вставочный нейрон, 6 - двигательный нейрон, 7 – спинномозговой ганглий,
 8 – рецептор на дендрите чувствительного нейрона, 9 – двигательное нервное окончание на аксоне двигательного нейрона, 10 – аксон нейрона и синапс, 11 - первый двигательный вегетативный нейрон, 12 - второй двигательный вегетативный нейрон, 13 – вегетативный ганглий, 14 – исполнительный орган – скелетная мышца,
 15 – исполнительный орган – полый внутренний орган.

Стрелкой показано перемещение импульса от рецептора – к исполнительному органу

Рефлекторная дуга включает пять компонентов:

1. Рецептор – концевые аппараты дендритов чувствительных нейронов, воспринимающие раздражение и отвечающие на него возбуждением.

2. Чувствительный нейрон, передающий возбуждение к ЦНС. Раздражения, воспринимаемые рецепторами, располагающимися на дендритах чувствительных нейронов, в виде импульса направляются к перикариону. От тела чувствительного нейрона по аксону импульс передается через синапс на дендриты или тело вставочного или двигательного нейрона.

3. Нервный центр, где происходит переключение нервного импульса с чувствительных нейронов на вставочные или двигательные нервные клетки. Нервные центры большинства простых двигательных рефлексов находятся в спинном мозге. В головном мозге расположены центры сложных рефлексов, таких, как защитный, пищевой, ориентировочный, а также нервные центры условных рефлексов. Таким образом, в нервном центре происходит синаптическое взаимодействие чувствительного, вставочного и двигательного нейронов.

4. Двигательный нейрон, который проводит нервный импульс от ЦНС к исполнительному органу, например, скелетной мышце. Импульс распространяется на исполнительный орган по аксону двигательного нейрона.

5. Эффектор – исполнительный (рабочий) орган, ткани которого взаимодействуют с двигательными нервными окончаниями двигательного нейрона. Рабочий орган осуществляет реакцию в ответ на действие раздражителя на рецептор. Эффекторами могут быть сокращающиеся скелетные мышцы, которые сокращаются и меняют положение тела и его частей; клетки желез внешней секреции, которые выделяют сок; гладкая мышечная ткань полых внутренних органов, осуществляющая перистальтические движения.

Рефлекторные дуги классифицируются по количеству входящих в их состав нейронов и межнейронных *синапсов* – межклеточных контактов. *Простая*, или *моносинаптическая, рефлекторная дуга* состоит из двух нейронов: первого – чувствительного и второго – двигательного, между которыми располагается синапс. В большинстве случаев состав рефлекторных дуг более сложный, поскольку между чувствительным и двигательным нейронами располагаются вставочные нейроны. Рефлекторные дуги, в состав которых входит более двух нейронов, а также несколько синапсов, называют *сложными*, или *полисинаптическими*.

Между центральной нервной системой и исполнительными органами существует как прямая, так и обратная связь. Рефлекторный акт завершается не только ответной реакцией исполнительного органа на раздражение. Во время ответной реакции в исполнительном органе возникает возбуждение, которое по рефлекторной дуге передается в центральную нервную систему, сигнализируя нервным центрам о состоянии этого органа и правильности выполненной работы. Нервные центры в ответ на полученную информацию вносят свои коррективы в рефлекторный акт. Таким образом, работающий орган взаимодействует с нервными центрами по принципу обратной связи.

Возникающая при этом цепь рефлекторных актов получила название *рефлекторного кольца*, или *обратной афферентации*.

В соматической и вегетативной нервной системе млекопитающих и человека рефлекторные дуги отличаются по расположению нейронов и составу исполнительных органов. Соматическая рефлекторная дуга иннервирует скелетные мышцы, определяя их произвольные, зависящие от сознания, сокращения. Более древняя по происхождению, вегетативная рефлекторная дуга иннервирует почти все органы, и, прежде всего, кровеносные и лимфатические сосуды, кожу, железы, гладкую мышечную ткань. Соматическая и вегетативная рефлекторные дуги имеют топические, морфологические, функциональные, фармакологические отличия, которые представлены в табл. 1.1 и на рис. 1.7.

Таблица 1.1 – Сравнительный анализ организации соматической и вегетативной рефлекторных дуг

№	Элемент сравнения	Соматическая рефлекторная дуга		Вегетативная рефлекторная дуга
		Простая (моносинаптическая)	Сложная (полисинаптическая)	
1	2	3		4
1	Иннервируемые (исполнительные) органы-мишени	Двигательные нейроны идут только к скелетным мышцам		Двигательные нейроны иннервируют все органы, в том числе сосуды, железы, кожу, гладкую, сердечную и даже скелетную мышечную ткань
2	Количество нейронов в составе дуги	Два	Более двух	3-7
3	Расположение нервных центров	Сегментарное расположение в спинном мозге	Сегментарное - в спинном мозге и стволе головного мозга. В коре полушарий конечного мозга, мозжечке	Сегментарность менее выражена, в некоторых отделах спинного мозга, в составе отдельных ядер черепных нервов, гипоталамусе
4	Количество двигательных нейронов в составе пути от ЦНС до исполнительного органа	Однейронный путь		Двухнейронный путь: преганглионарный двигательный нейрон находится в ЦНС, постганглионарный – в периферических симпатических и парасимпатических ганглиях
5	Расположение тел чувствительных нейронов	Спинномозговые ганглии		Спинномозговые ганглии, чувствительные нейроны – общие с соматической дугой
6	Расположение тел вставочных нейронов	Отсутствуют	Задние рога спинного мозга	Боковые рога спинного мозга
7	Расположение тел двигательных нейронов	Передние рога спинного мозга		Первый двигательный нейрон - боковые рога или промежуточное вещество спинного мозга, второй двигательный нейрон – вегетативный ганглий

1	2	3	4
8	Участие в образовании нервных волокон, их морфология и расположение	Волокна выходят строго сегментарно, начиная от передних бугров четверохолмия среднего мозга и до конца спинного мозга. Волокна толстые, как правило, мякотные	Волокна выходят из некоторых отделов ЦНС: ядер среднего и продолговатого мозга, груднопоясничного отдела спинного мозга, крестцового отдела спинного мозга. Эти волокна называются преганглионарными; являются мякотными (миелинизированными). Постганглионарные волокна начинаются от вегетативных ганглиев, тонкие, безмякотные
9	Скорость проведения нервного импульса по волокну	До 120 м/с, импульсы быстро достигает рабочего органа – скелетной мышцы	В среднем 0.5 м/с, до 20 м/с, от вегетативного ганглия к рабочим органам импульсы проводятся с резко сниженной скоростью
10	Характер функционирования дуги	Возбудимость высокая, быстро восстанавливается после проведения возбуждения	Возбудимость низкая, медленно восстанавливается после проведения возбуждения
11	Ключевые нейромедиаторы	Ацетилхолин	Ацетилхолин - в парасимпатической, в симпатической - норадреналин

1.6 Классификация и строение синапсов

Нервные клетки контактируют друг с другом, а также образуют межклеточные контакты с клетками, не принадлежащими нервной системе. Места межклеточных контактов нейронов называют *синапсами* (греч. *synapsys* – связь, сведение, соединение). С участием синапсов происходит передача нервного импульса от одной клетки к другой (см. главу 1.17). Понятие о синапсе впервые было введено Ч. Шеррингтоном в 1897 г. По характеру передачи нервного импульса выделяют синапсы трех основных типов:

- с химической передачей – нейрохимические синапсы;
- с электрической передачей – электрические синапсы;
- смешанные.

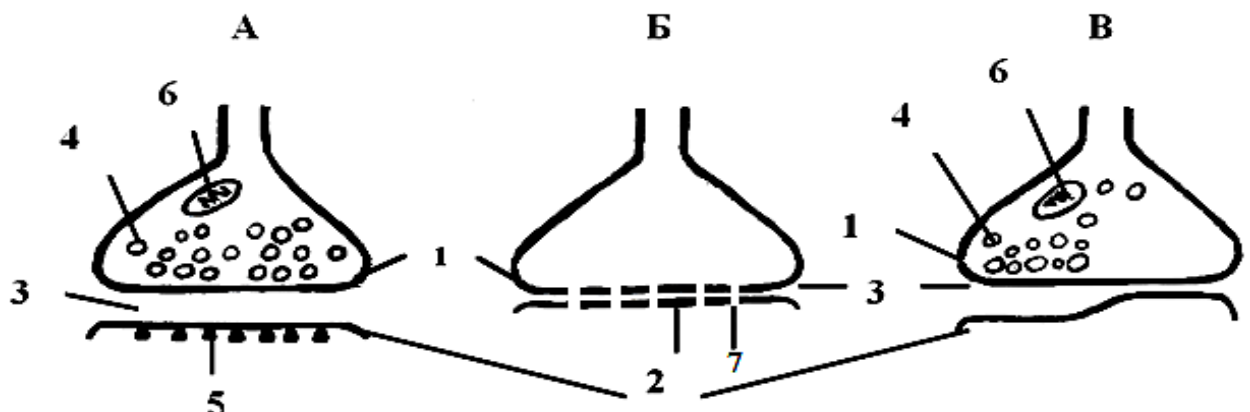


Рис. 1.8. Схема строения химического (А), электрического (Б) и смешанного (В) синапсов (По : Билич, Крыжановский, 2006) :

- 1 – пресинаптическая мембрана на синаптической бляшке, 2 – постсинаптическая мембрана, 3 – синаптическая щель, 4 – синаптические пузырьки с нейромедиатором, 5 – хеморецепторы, 6 – митохондрии, 7 – поры-коннексоны

В нервной системе человека наиболее распространены *нейрохимические синапсы*, через которые нервный импульс распространяется с помощью веществ-посредников – *нейромедиаторов*, вырабатываемых нейроном, таких как дофамин, серотонин, ацетилхолин, ГАМК (см. главу 1.4). Электронно-микроскопическими исследованиями было установлено, что нейрохимический синапс состоит из *пресинаптической* и *постсинаптической мембран*, а также *синаптической щели* между ними (рис. 1.8). Пресинаптической мембраной может быть невролема аксона одного нейрона, а постсинаптической мембраной – невролема перикариона или отростков другого нейрона.

Пресинаптическая мембрана образована расширением аксона, лишенным миелиновой оболочки – *синаптической бляшкой*, или *пуговкой*. Внутри нее располагаются *синаптические пузырьки* диаметром 40 - 50 нм, содержащие нейромедиаторы. В настоящее время доказано, что в области одной пресинаптической мембраны могут находиться пузырьки с разными медиаторами. Пресинаптическая мембрана несет *синаптопоры* диаметром 4 - 5 нм и *потенциал-зависимые кальциевые каналы*.

Постсинаптическая мембрана образована постсинаптическим нейроном и образует активные зоны с интегрированными молекулярными *хеморецепторами*. Рецепторы постсинаптической мембраны чувствительны к определенному медиатору. Между пресинаптической и постсинаптической мембранами образуется небольшое (12 - 30 нм) межклеточное пространство – *синаптическая щель*.

По физиологическому эффекту нейрохимические синапсы бывают возбуждающими и тормозными. *Возбуждающие синапсы* деполяризуют постсинаптическую мембрану и вызывают возбуждение постсинаптической клетки. Например, все синапсы на поперечнополосатых скелетных мышцах – возбуждающие: когда в них выделяется нейромедиатор, мышца сокращается. *Тормозные синапсы* гиперполяризуют постсинаптическую мембрану и вызывают торможение постсинаптической клетки.

Нейрохимические синапсы также делятся по ключевому нейромедиатору на *адренергические* (в них возбуждение передается при помощи норадреналина) и *холинергические* (возбуждение передается при помощи ацетилхолина).

В электрических синапсах синаптическая щель очень мала или отсутствует, поэтому передаче нервного импульса способствует плотный щелевидный контакт двух невролемм. Возбуждение постсинаптической мембраны происходит без участия медиатора. Пре- и постсинаптические мембраны в электрических синапсах имеют каналы – *коннексоны*, которые представляют собой трансмембранные белки цилиндрической формы, окружающие полость канала. Каналы в мембранах синаптирующих клеток располагаются друг напротив друга так, что при их совмещении образуется общий канал-мостик, который очень быстро проводит «электрический ток» (см. главу 1.17). Электрические синапсы широко распространены в нервной системе беспозвоночных и некоторых позвоночных животных, у которых они иногда встречаются в сер-

дечной и гладкой мышечной ткани, некоторых видах эпителия. «Преимущество» электрических синапсов состоит в том, что импульс в них передается почти без задержки (в химических синапсах задержка в передаче сигнала может достигать нескольких миллисекунд). Они необходимы для синхронизации активности нейронов, формирующих скоростные двигательные реакции у животных. Не случайно такие синапсы функционируют только как возбуждающие и принимают участие в формировании реакций бегства от хищника. Например, у рыб в продолговатом мозге есть гигантские двигательные нейроны – *маутнеровы клетки*, которые отвечают за удар хвоста при быстром приближении хищника. Через электрические синапсы маутнеровы клетки синаптируют с чувствительными клетками, идущими от боковой линии, и, в свою очередь, быстро передают импульсы на рабочие органы - мышцы. Синхронная активация нейронов так же обеспечивает залповый выброс маскирующей краски морским моллюском при возникновении опасной ситуации.

В смешанных синапсах отмечаются элементы строения как химических, так и электрических синапсов, и особенно сложное строение имеет синаптическая щель. В них сочетаются химические и электрические механизмы передачи нервного импульса.

По локализации в рефлекторной дуге синапсы делятся на 3 группы:

- *рецепторно-нейрональные синапсы* (или *чувствительные, афферентные нервные окончания, или рецепторы*) - воспринимают действие раздражителя и генерируют нервный импульс в ответ на раздражение. Находятся на дендритах чувствительных нейронов;

- *нейроэффektorные синапсы* (или *двигательные окончания*) - передают импульсы клеткам исполнительных (рабочих) органов. Располагаются на аксонах двигательных нейронов. Среди них - *нейро-мышечные* (аксон нейрона контактирует с мышечной клеткой) и *нейро-секреторные* (аксон нейрона контактирует с секреторной клеткой);

- *межнейронные, или нейро-нейрональные, синапсы* осуществляют контакт между нейронами. Межнейронные синапсы в свою очередь классифицируются на *аксо-соматические* (аксон синаптирует с телом другого нейрона), *аксо-аксональные* (с аксоном другого нейрона) и *аксо-дендритические* (с дендритом другого нейрона).

1.7 Строение чувствительных нервных окончаний

Чувствительные нервные окончания, или рецепторы, - концевые аппараты дендритов чувствительных нейронов, которые воспринимают внешние или внутренние раздражения и преобразуют их в нервный импульс. В области рецептора происходит взаимодействие раздражителя с нейроном. Чувствительные окончания являются синапсами между дендритами чувствительных нейронов с одной стороны, и клетками, не относящимися к нервной ткани, с другой. Рецепторы располагаются во многих структурах организма и воспринимают раздражения из внутренних

органов (*интерорецепторы*), мышц (*проприорецепторы*), внешней среды (*экстерорецепторы*). Экстерорецепторы являются наиболее многочисленной и разнообразной группой, обеспечивающей поступление информации в нервную систему в результате непосредственного воздействия факторов внешней среды.

В зависимости от характера раздражителя (свет, звук, температура) среди чувствительных нервных окончаний выделяют *хемотрецепторы, барорецепторы, осмотрецепторы, термотрецепторы, механорецепторы, фоторецепторы, ноцицепторы*, или *болевые, рецепторы*.

По характеру контакта с раздражителем рецепторы могут быть первичными и вторичными. *Первичными рецепторами* являются концевые разветвления дендритов чувствительных нейронов, которые в ответ на действие раздражителя формируют *рецепторный потенциал* – РП. К первичным рецепторам относятся обонятельные, температурные, болевые, некоторые виды тактильных рецепторов, проприорецепторов и интерорецепторов. *Вторичными рецепторами* являются дендриты чувствительных нейронов, которые синаптируют со специализированными эпителиальными, нейроглиальными или соединительнотканными клетками. Раздражитель непосредственно воспринимается этими клетками, воспринимающими раздражитель и способными сами генерировать РП, а затем передавать возбуждение на дендрит, изменяя в нем секрецию медиатора. К *вторичным рецепторам* относятся волосковые клетки кортиева органа улитки (органа слуха); волосковые реснитчатые клетки вестибулярного аппарата; фоторецепторы - палочки и колбочки - сетчатки глаза; вкусовые клетки вкусовых почек. Все эти клетки очень чувствительны к «своему» виду раздражителей, поэтому для возбуждения фоторецепторов сетчатки достаточно одного кванта света, для вкусового рецептора - одной молекулы кислого вещества, волосковые рецепторы внутреннего уха способны обнаружить движение мембраны, равное диаметру атома водорода.

По строению первичные рецепторы подразделяются на две большие группы – *неинкапсулированные*, или *свободные*, которые не объединены капсулой, и *инкапсулированные нервные окончания*, которые заключены в капсулу из нейроглиальных или соединительнотканых клеток.

Неинкапсулированные, (или *свободные*), *нервные окончания* встречаются в волосяных фолликулах, коже, эпителии слизистых оболочек, в роговице глаза. Они воспринимают боль, тепло и холод. Так, рецепторный полюс неинкапсулированных рецепторов, располагающихся в коже, отмечается либо в толще эпителиального слоя, либо в соединительнотканном слое. Перикарионы чувствительных клеток расположены за пределами эпидермиса, направляя в него свои дендриты. Подходя к эпидермису, нервное волокно теряет миелин, проникает через базальную мембрану в эпителиальный слой, и его конечные ветви разветвляются между эпителиоцитами, образуя с ними синапсы.

Неинкапсулированные нервные окончания дендритов чувствительных нейронов могут образовывать синапсы со специализированными клетками, которые способны воспринимать действие раздражителя и вызывать генерацию импульса в терминалях контактирующих с ними нервных клеток. К этой группе рецепторов, как уже упоминалось выше, относятся вторичные рецепторы, болевые рецепторы, а также *клетки (диски Меркеля)* – особые эпителиальные клетки, расположенные в эпидермисе кожи (рис. 1.9 Б, 1.10 Б). Ф. З. Меркель, открывший эти овальные эпителиоциты 1875 году, причислял их к «осязательным клеткам», так как они способны воспринимать структуру и давление поверхности являясь медленно адаптирующимися механорецепторами. Дендрит чувствительного нейрона проникает в эпидермис, расширяется и образует с осязательной клеткой Меркеля синапс. От других эпителиальных клеток они отличаются тем, что имеют более светлую цитоплазму, сплющенное ядро, а также гранулы с медиатором.

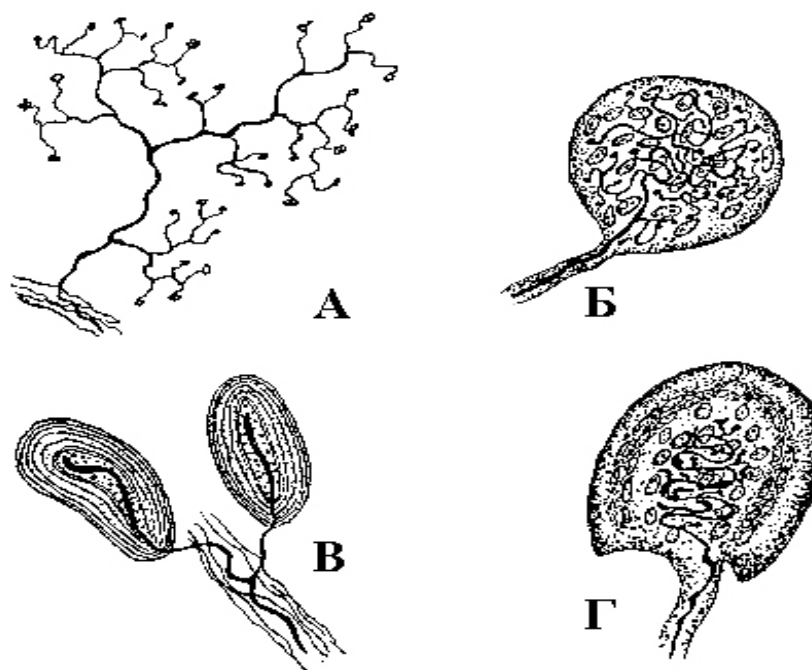


Рис. 1.9. Различные формы чувствительных окончаний :
 А – кустиковидный рецептор, Б – клубочковидный рецептор,
 В – тельца Фатера - Пачини, Г – осязательные (мейснеровские) тельца.

Рис. Г. В. Шляхтина

Другой вид неинкапсулированных нервных окончаний наблюдается в *эймеровом органе* - утолщенном эпителии на хоботке у европейского крота. Дендрит чувствительного нейрона разветвляется на мелкие веточки и внедряется в толщу эпидермиса, где образует синапсы со специализированными эпителиальными клетками, воспринимающими широкий спектр прикосновений и вибраций. Открывший этот орган зоолог Т. Эймер писал: «Кротовая морда должна быть средоточием чрезвычайно хорошо развитого осязания, составляя его единственный проводник на его подземных тропах. Нос крота покрыт более чем 5000 клетками, в которые вложено около 105 000 нервных волокон».

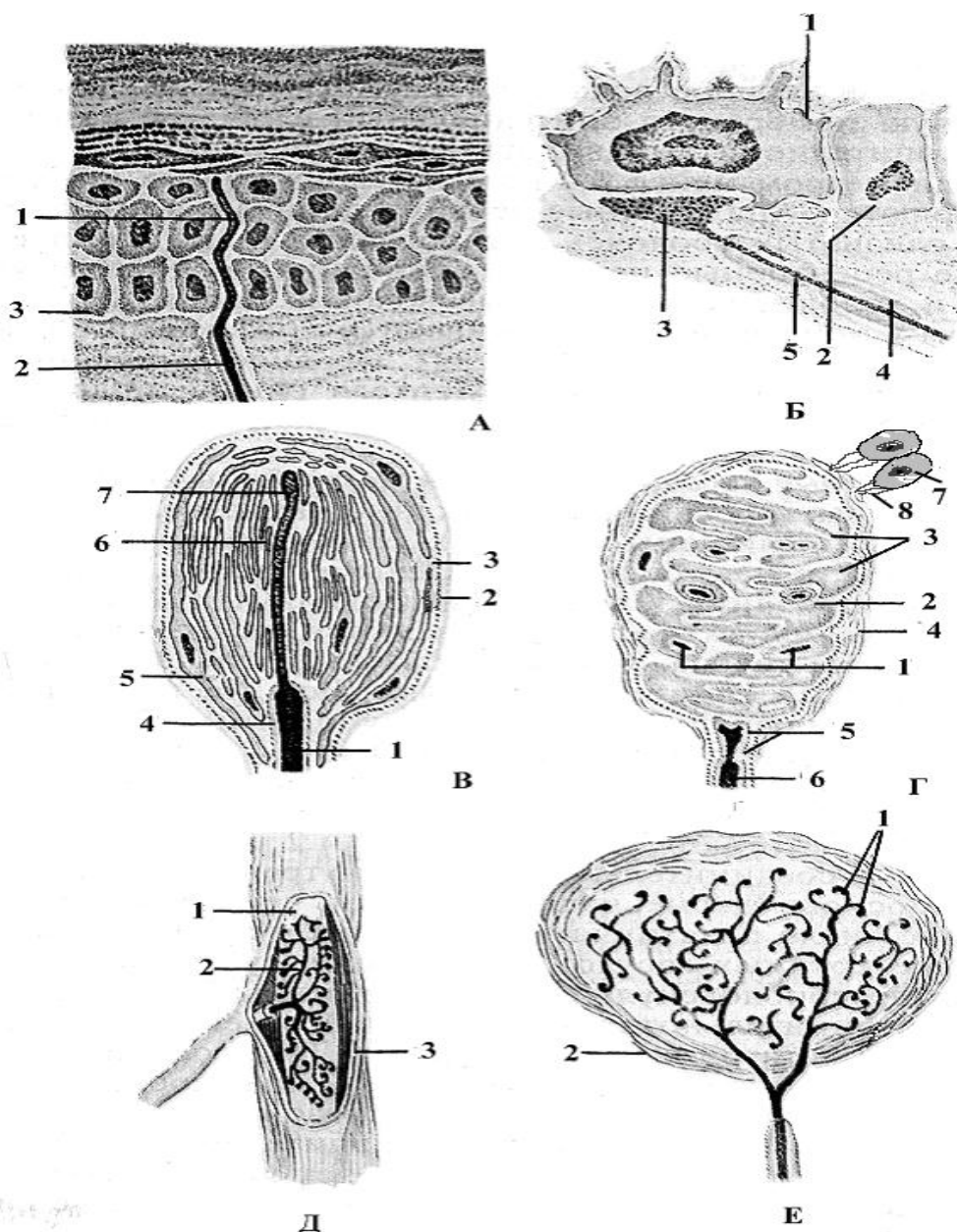


Рис. 1.10. Различные виды чувствительных окончаний (По: М. Р. Сапин, 2001) :

А - *Первичное нервное окончание в коже*: 1 – терминаль чувствительного нейрона, 2 - дендрит чувствительного нейрона, 3 – граница между дермой и эпидермисом

Б - *Осязательная клетка Меркеля*: 1 - специализированная эпителиальная клетка Меркеля, 2 – эпителиальные клетки, 3 - конечный диск дендрита чувствительного нейрона, 4 – нейролеммоцит, 5 - дендрит чувствительного нейрона;

В - *Пластинчатые тельца Фатера-Пачини*: 1 - дендрит чувствительного нейрона, 2 – капсула, 3 – субкапсулярное пространство, 4 – нейролеммоцит, 5 – продольные пластинки наружной колбы, 6 - внутренняя колба (дендрит и нейроглия), 7 – терминальное окончание чувствительного нейрона;

Г - *Осязательные тельца Мейсснера*: 1 – спиральные терминалы дендрита чувствительного нейрона, 2 – внутренняя колба, 3 – клетки нейроглии, 4 - капсула (наружная колба), 5 – нейролеммоциты, 6 – дендрит чувствительного нейрона, 7 – эпителиоциты, 8 – опорные фибриллы;

Д - *Тельца Руффини*: 1 – пучки коллагеновых волокон, 2 – разветвленные терминалы дендрита чувствительного нейрона, 3 – капсула;

Е - *Концевые колбы Краузе*: 1 – разветвленные терминалы дендрита чувствительного нейрона, 2 – наружная колба

Инкапсулированные нервные окончания, или нервные тельца, построены по единому плану и наблюдаются в соединительной и мышечной ткани. Они имеют соединительнотканые капсулы различного строения (рис. 1.10). К инкапсулированным чувствительным нервным окончаниям, располагающимся в *соединительной ткани*, относятся пластинчатые тельца, или тельца Фатера - Пачини, луковичеобразные тельца, или тельца Гольджи - Маццони, осязательные тельца, или тельца Мейсснера, концевые колбы Краузе, тельца Руффини, генитальные тельца, или тельца Догеля, а также капсулированные тельца у птиц - тельца Хербста и тельца Грандри.

У человека наиболее распространены *пластинчатые тельца*, или *тельца Фатера - Пачини*, которые по функции являются быстро адаптирующимися механорецепторами, которые реагируют на легкое давление и вибрацию только в момент воздействия. Они располагаются в коже, молочной железе, около сухожилий и суставов, в рыхлой соединительной ткани кожи, брыжейке кишечника, поджелудочной железе, соединительной ткани внутренних органов и около кровеносных сосудов. Эти рецепторы имеют овальную форму и состоят из соединительнотканной капсулы, дендрита чувствительного нейрона и нейроглиальных клеток, расположенных между ними. Дендрит при подходе к соединительнотканной капсуле все еще имеет миелиновую оболочку, но внутри капсулы теряет ее и со всех сторон окружается нейроглиальными клетками с ресничками. Вместе с нейроглиальными клетками дендрит образует *внутреннюю колбу*, или *внутреннюю луковичу*. Внутренняя колба покрыта соединительнотканной капсулой, называемой *наружной колбой*, или *наружной луковичей*, образованной уплощенными фибробластами, которые концентрически наслаиваются друг на друга. Между слоями фибробластов (молодых клеток волокнистой соединительной ткани) в составе наружной колбы также отмечаются кровеносные капилляры и коллагеновые волокна. Она состоит из двух половин, между которыми находится тонкий каналец, обеспечивающий перенос веществ в тельце и из него. Реснички глиальных клеток располагаются между наружной и внутренней колбами, контактируя с дендритом. При давлении на тельце Фатера-Пачини, например, при повышении кровяного давления или механическом воздействии, возникает деформация соединительнотканной капсулы, которая передается на глиальные клетки, находящиеся в синаптической связи с дендритом чувствительного нейрона, вызывая в нем возбуждение.

В сосочковом слое кожи расположены *осязательные тельца*, или *тельца Мейсснера*, которые являются быстро адаптирующимися механорецепторами, воспринимающими легкое прикосновение и давление. Тельца Мейсснера отвечают на стимулы, поступающие с частотой 30-40 Гц, в отличие от телец Фатера-Пачини, которые более чувствительны к стимулам с более высокой частотой (около 250 Гц). Тельца Мейсснера также занимают более поверхностное расположение в дерме под базальной мембраной эпителиального пласта. Их очень много в коже пальцев, губ, краев век, наружных половых органов. Осязательные тельца имеют овальную форму. Дендрит чувствительного нейрона, лишенный мякотной оболочки, разветвляется в тельце в виде плос-

кой спирали. В плоскости этой спирали располагаются многочисленные нейроглиальные клетки, тесно окружающие дендрит и образующие вместе с ним *внутреннюю колбу*. *Наружная колба* образована соединительнотканной капсулой, богатой эластическими волокнами и *опорными фибриллами*, которые соединяют тельце с эпителиальными клетками. Даже незначительная деформация эпителиоцитов, опорных фибрилл и соединительнотканной капсулы передается нейроглиальным клеткам, находящимся в синаптической связи с дендритом чувствительного нейрона, вызывая в нем возбуждение.

К механорецепторам с похожим строением относятся *тельца Гольджи - Маццони*, (или *нервно-сухожильные веретена*, *луковицеобразные тельца*). Они располагаются в местах перехода мышцы в сухожилие, у человека – в основном на кончиках пальцев. Они представляют собой пучки коллагеновых волокон, соединенных с мышечными волокнами, которые окружены соединительнотканной капсулой. К веретену подходит толстое миелиновое волокно, которое внутри капсулы теряет миелиновую оболочку и ветвится. Его концевые разветвления располагаются между пучками сухожильных волокон и воспринимают характер натяжения сухожилия. Их отличительной особенностью является глубокое расположение и то, что концевые разветвления дендрита внутренней колбы не образуют плоской спирали, как это происходит в осязательных тельцах. Эти рецепторы реагируют на натяжение, тем самым препятствуя перерастяжению мышцы. Порог их чувствительности намного выше.

В теле человека широко распространены *концевые колбы*, или *колбы Краузе*, которые по функции являются механорецепторами с вероятной способностью к восприятию холода. Они располагаются в соединительнотканном слое кожи, слизистых и серозных оболочках. Эти сферические по форме рецепторы имеют тонкую соединительнотканную капсулу, образующую наружную колбу. Медленно адаптирующимися инкапсулированными механорецепторами являются *клубочки*, или *тельца Руффини*. По строению и расположению они похожи на колбы Краузе, но их работа в качестве терморецепторов связана с восприятием тепла.

В целом, тактильная чувствительность обеспечивается согласованной работой разных механорецепторов (клеток Меркеля, телец Фатера-Пачини, телец Мейснера, колб Краузе, телец Руффини). Тактильное восприятие, которое обеспечивается быстро адаптирующимися рецепторами, позволяет быстро улавливать изменения давления. Благодаря им мы ощущаем одежду лишь в момент ее надевания. Длительное механическое воздействие воспринимается медленно адаптирующимися рецепторами, к числу которых относятся клетки Меркеля и тельца Руффини.

К группе инкапсулированных нервных окончаний относятся *генитальные тельца*, или *тельца Догеля*. Они впервые были обнаружены в соединительной ткани половых органов, но в дальнейшем найдены и в других частях тела. По строению генитальные тельца также напоминают колбы Краузе, но отличаются от последних тем, что в их образовании участвует несколько дендритов чувствительных нервных клеток. При этом вокруг соединительнотканной капсулы

располагается очень много мелких кровеносных сосудов. Генитальное тельце по функции относится к механорецепторам и барорецепторам и реагирует на изменения кровяного давления.

Из капсулированных механорецепторов кожи уникальными для птиц являются тельца Хербста и тельца Грандри, расположенные в восковице, клюве и языке. *Тельце Хербста* напоминает по строению тельце Фатера-Пачини. *Тельца Грандри* мельче тельца Хербста и имеют более тонкую соединительнотканную капсулу. Внутри капсулы располагаются преимущественно две крупные нейроглиальные клетки с большими овальными ядрами. Несмотря на то, что гистологически эти рецепторы относительно хорошо изучены, однако не исследованными остаются их модальность и механизмы функционирования. Предполагается, что они возбуждаются при учащении сердцебиения, задержке дыхания во время ныряния и набора скорости во время полета. Они также чувствительны к колебаниям различной частоты, что помогает отыскивать пищу на мелководье.

К чувствительным нервным окончаниям относятся *рецепторы гладкой мышечной ткани*, которые, в основном, являются механорецепторами. Они имеют вид небольших клубочков и кустиков, образованных разветвлениями дендритов чувствительных нервных клеток, которые окружены тонкой соединительнотканной капсулой и контактируют с группой гладких мышечных клеток. Благодаря этим рецепторам гладкая мускулатура внутренних органов способна к сокращению в ответ на пассивное растяжение. Очень часто сокращение гладкой мышечной ткани инициируется медиаторами, гормонами и местными факторами, поэтому в ней присутствуют разнообразные хеморецепторы.

К инкапсулированным рецепторам мышечной ткани относятся нервно-мышечные веретена. *Нервно-мышечные веретена* - чувствительные нервные окончания скелетных мышц. Они одновременно являются механорецепторами и эффекторами. Наружная соединительнотканная капсула нервно-мышечного веретена окружает 10-12 коротких поперечнополосатых мышечных волокон, окончания чувствительных и двигательных нейронов (рис. 1.11). Такие мышечные волокна называются *интрафузальными*, (или *внутриверетенными*). Центральная часть каждого из них, то есть средняя светлая область между их концами, практически не содержит актиновых и миозиновых нитей в составе миофибрилл. Скопление ядер в этой центральной области приводит к утолщению поперечнополосатых мышечных волокон, которое называется *экваториальной зоной*. При сокращении концов такого волокна его экваториальная зона не сокращается. Вместо этого она функционирует как сенсорный рецептор. Толстый дендрит чувствительной нервной клетки, разветвляясь в области экваториальной зоны, спирально оплетает поперечнополосатые мышечные волокна и расположенные там же нейроглиальные клетки. Всякое изменение тонуса мышц ведет к изменению давления жидкости в полости соединительнотканной капсулы нервно-мышечного веретена, которое воздействует на нейроглиальные клетки, находящиеся в синаптической связи с дендритом чувствительной нервной клетки.

Нервно-мышечные веретена могут реагировать на изменение скорости мышечных сокращений и воспринимать изменение длины мышечных волокон, обеспечивая так называемое *мышечное чувство*.

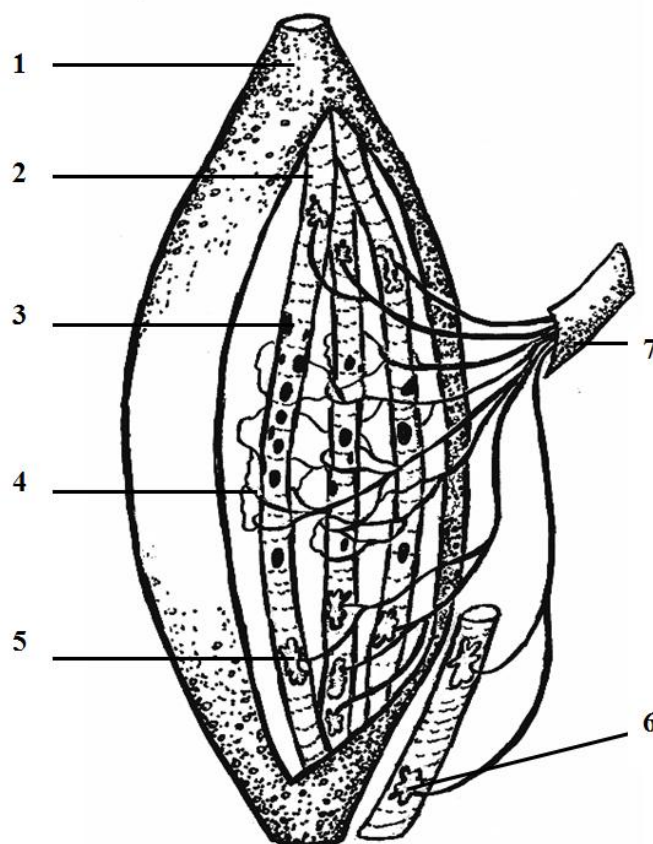


Рис. 1.11. Схема строения нервно-мышечного веретена (По: А. Н. Студитскому, 1959) :

- 1 – наружная соединительнотканная капсула, 2 - 10-12 поперечнополосатых мышечных волокон, 3 - чувствительные кольце-спиральные нервные окончания,
- 4 – моторные бляшки интрафузальных мышечных волокон, 5 - моторные бляшки экстрафузальных мышечных волокон, 6 – ядра мышечного волокна, 7 – нерв

За пределами экваториальной зоны, ближе к полюсам нервно-мышечного веретена, находится его эффекторная область - *моторные бляшки* – двигательные нервные окончания аксонов двигательных нейронов (см. главу 1.8). Нервные импульсы через моторные бляшки поддерживают определенный мышечный тонус.

1.8 Строение двигательных нервных окончаний

Двигательные, нервные окончания, или нейроэффекторные синапсы, - это концевые аппараты аксонов двигательных нейронов, которые передают импульсы клеткам исполнительных (рабочих) органов. Другими словами, нейроэффекторные синапсы являются контактами между аксоном двигательных нейронов и клетками, не принадлежащими нервной системе. У человека и млекопитающих хорошо изучены нейроэффекторные синапсы двух групп: *двигательные* и *секреторные*. Первые представляют собой синаптическое соединение между аксоном двигательного нейрона и поперечнополосатыми мышечными волокнами, попереч-

нополосатыми или гладкомышечными клетками. Вторые - между аксоном двигательного нейрона и секреторными клетками. Кроме того, существуют многочисленные синапсы между аксоном двигательного нейрона и другими клетками - жировыми, ресничными, фиброцитами.

Как отмечалось в главе 1.7, двигательные нервные окончания в скелетных мышцах называются *моторными бляшками*, или *мионевральными синапсами* (рис. 1.11). Они располагаются на интрафузальных поперечнополосатых мышечных волокнах в составе нервно-мышечного веретена. Моторные бляшки также образуют прямую двигательную иннервацию - нервно-мышечный синапс на экстрафузальных мышечных волокнах, которые локализируются вне веретена. При световой микроскопии моторная бляшка выглядит в виде небольшого возвышения, образованного конечным разветвлением аксона двигательного нейрона на поперечнополосатом мышечном волокне. Аксон двигательного нейрона, подходя к нему, теряет миелиновую оболочку и ветвится. Неврилема аксона образует утолщения и представляет собой *пресинаптическую мембрану*, которая отделена *синаптической щелью* от сарколеммы поперечнополосатого мышечного волокна, являющейся *постсинаптической мембраной*.

Синаптическая щель в составе двигательного нервного окончания имеет очень сложное строение. В ней различают первичное и вторичное синаптическое пространство. *Первичное синаптическое пространство* располагается между сарколеммой и невролеммой, примыкая к последней. *Вторичное синаптическое пространство* образовано глубокими складками сарколеммы, которая образует Т-систему поперечных трубочек, по которым импульс проникает внутрь волокна и вызывает открытие кальциевых каналов, находящихся в составе этой системы. Через кальциевые каналы значительная часть ионов кальция входит в саркоплазму, вызывая дальнейшее развитие процессов сокращения мышечного волокна и развитие двигательной реакции на раздражение. Цитоплазма аксона в области синаптического контакта чрезвычайно богата митохондриями и синаптическими пузырьками с медиатором. То же самое можно отметить и по отношению к цитоплазме поперечнополосатого мышечного волокна, однако в ней нет синаптических пузырьков.

Двигательные нервные окончания в гладких мышцах отличаются от моторных бляшек тем, что аксон двигательного нейрона, ветвясь, образует многочисленные колбовидные конечные расширения, которые обращены к группам гладких мышечных клеток, или *мышечным единицам*, но находится от последних на значительном удалении. Ввиду этого синаптическое пространство может достигать 80-100 нм.

Секреторные окончания двигательных нейронов представлены аксонами, вступающими в синаптический контакт с железистыми клетками. Концевые разветвления аксона либо подходят вплотную к секреторной клетке, либо глубоко вдавливаются в нее. Невролема и плазмалемма секреторной клетки образуют соответственно пресинаптические и постсинаптические мембраны, разделенные узкой синаптической щелью. Под

действием импульса секреторные клетки начинают процесс *экзоцитоза* – выделения внутриклеточных продуктов.

1.9 Классификация и строение межнейронных синапсов

Межнейронные синапсы являются контактами между нервными клетками. В области такого синапса аксон одного нейрона распадается на концевые веточки, снабженные утолщениями или колечками, которые плотно прилегают к телу или дендритам другого нейрона (рис. 1.12). Через межнейронный синапс нервный импульс проходит только в одном направлении: от аксона чувствительного нейрона на вставочный или двигательный нейрон. В том случае, если аксон одного нейрона контактирует с дендритом другого нейрона, формируется *аксо-дендритический синапс*. Если аксон одного нейрона контактирует с перикарионом другого, то такой синапс называется *аксо-соматическим*. Если аксон одного нейрона связан с аксоном другого – образуется *аксо-аксональный синапс* (см. главу 1.1). Межнейронные синапсы очень многочисленны. Подсчитано, что на поверхности перикариона и отростков одного пирамидного нейрона в коре больших полушарий конечного мозга имеется около 10 тысяч синапсов.

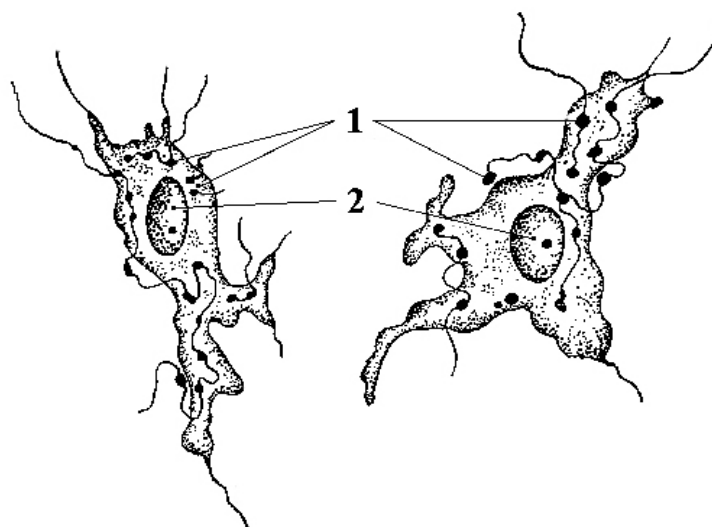


Рис. 1.12. Синапсы на интрамуральных нейронах из межмышечного нервного сплетения желудка зеленой жабы: 1 – синапсы, 2 – ядро с ядрышком. Рис. Г. В. Шляхтина

1.10 Строение и функции нейроглии

Нейроглия (греч. *neuron* – нейрон, *glia* – клей) является составной частью нервной ткани. Она не обладает способностью к проведению нервного импульса как нейроны, но выполняет опорную, трофическую, разграничительную и изоляционную функции по отношению к нервным клеткам. Кроме того, в эпифизе и задней доле гипофиза нейроглия выполняет секреторную функцию. В головном мозге позвоночных глиальных клеток значительно больше, чем нейронов, что свидетельствует о не менее важном значении нейроглии в нервной системе.

По происхождению нейроглия делится на два типа клеточных элементов: *микроглию* и *макроглию*. Микроглия вероятно развивается из мезодермы и является производным *мезенхимы* – зародышевой соединительной ткани. Макроглия имеет общее эктодермальное происхождение с нейронами, то есть развивается из нервной пластинки.

М и к р о г л и ю составляют *микроглиоциты* - подвижные клетки небольшого размера, которые имеют небольшие древовидно ветвящиеся отростки. Строение клеток микроглии отличается наличием богатого хроматинного овального, крупного ядра, которое содержит несколько ядрышек. В нормальном состоянии клетки микроглии располагаются поодиночке в различных отделах ЦНС. Однако они могут изменять свою форму: округляться и приобретать способность к амебоидному движению и фагоцитозу. В связи с этим, в нервной ткани они выполняют защитную (фагоцитарную) функцию. При воспалении или повреждениях микроглиальные клетки двигаются к патологическому очагу и превращаются в крупные макрофаги (рис. 1.13, Г).

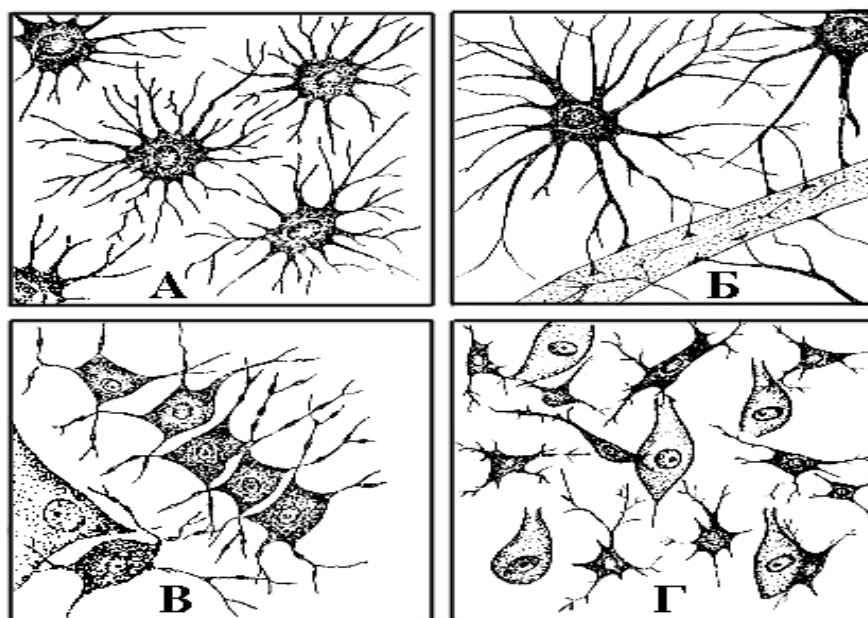


Рис. 1.13. Различные виды нейроглии (По: П. дель Рио-Ортега, 1921) :
 А – плазматические астроциты, Б – волокнистые астроциты, В – олигодендроциты,
 Г – клетки микроглии среди более крупных нейронов

М а к р о г л и я состоит из эпендимы, астроглии и олигодендроглии (рис. 1.13, А - В).

Э п е н д и м а состоит из эпендимных клеток – *эпендимоцитов*, которые выстилают спинномозговой канал, а также все желудочки мозга. Это наиболее древний вид нейроглии. У низших позвоночных она хорошо развита на ранних стадиях развития нервной системы. У высших позвоночных эпендима наиболее активна во время дифференциации клеток нервной трубки. Уже на этой стадии эпендимоциты выполняют роль структур, которые выстилают и ограничивают мозговую полость. Одновременно с этой функцией эпендимоциты приобретают функцию опорных структур: их отростки образуют строму, в промежутках которой располагаются нейроны. У низших позвоночных опор-

ные функции эпендимы сохраняются на протяжении всего онтогенеза, и слой эпендимы образует каркас для всей нервной ткани. У человека и высших позвоночных функции опоры переходят к другим клеткам макроглии, а эпендима остается выстилать полости центрального канала и мозговых желудочков.

Клетки эпендимы располагаются в один слой. Они имеют кубическую форму, у них овальные и богатые хроматином ядра. В цитоплазме много митохондрий, хорошо развиты шероховатая ЭПС и комплекс Гольджи. Между собой эпендимоциты соединяются при помощи разнообразных межклеточных контактов - замыкающих поясков, десмосом и поясков слияния, что делает похожими эпендиму и однослойный эпителий. Базальный полюс эпендимоцитов суживается, и от него отходит цитоплазматический отросток, который направляется радиально вглубь нервной ткани, где заканчивается небольшим утолщением. Базальные отростки эпендимоцитов, соединяясь между собой, образуют *пограничную мембрану*, отграничивающую эпендимный слой от нижележащих структур. Базальная поверхность плазмалеммы эпендимоцитов образует *базальную складчатость*, которая свидетельствует об активном переносе веществ этими клетками. Клетки эпендимы интенсивнее нейронов синтезируют белки и таким образом выполняют секреторную функцию.

От апикальной поверхности эпендимоцитов, обращенной в сторону спинномозгового канала и полостей желудочков мозга, отходят многочисленные *микрореснички*. У человека с возрастом количество микроресничек уменьшается, и они сохраняются только в водопроводе среднего мозга. По современным представлениям, эпендимоциты, наряду с сосудистыми сплетениями желудочков головного мозга, принимают участие в образовании и движении спинномозговой жидкости. Эпендима выполняет опорно-барьерные функции, образуя *гемато-ликворный барьер (ГЛБ)*, ограничивающий проникновение нежелательных молекул и патогенов в мозг.

А с т р о г л и я в процессе эмбрионального развития возникает позже, чем эпендима. Ее образуют *астроциты* - небольшие клетки звездчатой формы с длинными тонкими отростками. Клетки астроглии располагаются очень густо, переплетаются своими отростками и создают своеобразную строму, в которой лежат нейроны. Таким образом астроглия выполняет опорную функцию. В зависимости от строения отростков выделяют *протоплазматические*, или коротколучистые, и *волокнистые*, или длинноручистые, астроциты.

П р о т о п л а з м а т и ч е с к и е а с т р о ц и т ы главным образом лежат в сером веществе ЦНС. Они имеют многочисленные разветвленные, расходящиеся во все стороны от перикариона короткие отростки. Отростки не образуют волокон и своими переплетениями формируют сетевидный каркас, в котором располагаются нейроны.

В о л о к н и с т ы е астроциты располагаются преимущественно в белом веществе центральной нервной системы. Они отличаются тем, что имеют немногочисленные, очень длинные и тонкие отростки, которые образуют пучки волокон. Волокна заполняют пространства между телами и отростками нейронов, образуя густую сеть. Отростки волокнистых астроцитов подходят к крове-

носным капиллярам и образуют пограничные периваскулярные мембраны, осуществляя трофическую функцию по отношению к нервным клеткам.

Олигодендроглия (от лат. *oligos* – малый, *dendron* – дерево) составляет 50-70% всех глиальных клеток. Она окружает тела нейронов, формирует оболочки нервных волокон, входит в состав нервных окончаний. Иными словами, олигодендроглия находится как в центральной, так и в периферической нервной системе. Она принимает участие в трофике нейрона, восприятии нервного импульса, имеет значение при дегенерации и регенерации нервных волокон. Трофические свойства олигодендроглии обусловлены тем, что ее клетки тесным образом контактируют с кровеносными сосудами. Олигодендроциты могут плотно контактировать и с мембранами нервных клеток, осуществляя обмен веществ с ними.

Клетки олигодендроглии – *олигодендроциты* - отличаются овальной формой, немногочисленными отростками, которые слабо ветвятся и значительно короче, чем у астроцитов. В цитоплазме лежит округлое ядро с одним ядрышком, хорошо развитая ЭПС, большое количество рибосом, митохондрий и лизосом с ферментами, что свидетельствует о высокой метаболической активности этих клеток.

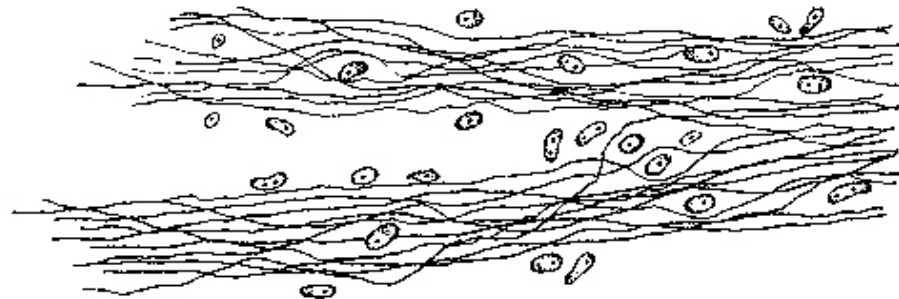
Олигодендроциты, окружающие отростки нервных клеток, известны под названием *нейролеммоцитов* или *шванновских клеток*. Они образуют *миелин* - комплекс фосфолипидов, гликолипидов, холестерина и белков, сформированный в результате агломерации цитоплазматических мембран нейролеммоцитов. Около 75% компонентов миелина представлено липидами и только 25% – белками. Миелин имеет белый цвет, обладает хорошими электроизоляционными свойствами и является доминирующим компонентом белого вещества нервной системы, составляя до 50% его массы. Впервые миелин был открыт в 1854 г. немецким ученым Рудольфом Вирховым, изучавшим экстракты структур белого вещества головного мозга грызунов с помощью светового микроскопа. Но только в середине XX в. стало известно, что миелин, вырабатываемый шванновскими клетками, -- основа *миелиновой оболочки*, покрывающей отростки нейронов. Было выяснено, что миелиновая оболочка имеет клеточное строение из шванновских клеток, или нейролеммоцитов, которые вместе с отростком нейрона образуют *нервное волокно*. Благодаря миелину шванновские клетки препятствуют рассеиванию нервного импульса, который проводится по нервному волокну (см. главу 1.11).

1.11 Строение и классификация нервных волокон

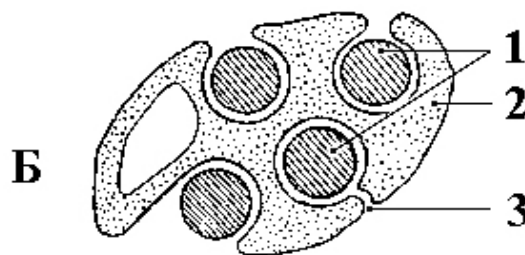
Как было отмечено в главе 1.10, нервное волокно представляет собой отростки нервных клеток, покрытые миелиновой оболочкой, состоящей из шванновских клеток. В состав нервного волокна может входить от одного до нескольких отростков. Нервные волокна образуют белое вещество, из которого состоят проводящие пути в головном и спинном мозге, а на периферии – нервы. Нервные отростки – аксон и дендриты – занимают в нервном волокне центральную часть и называются *осевым цилиндром*. Осевой

цилиндр состоит из нейроплазмы и продольно ориентированных в ней нейрофибрилл. В различных отделах нервной системы нервные волокна отличаются друг от друга по механизму образования миелиновой оболочки и степени миелинизации отростков. Различают *безмякотные* (или *безмиелиновые, немиелинизированные*) и *мякотные* (или *миелиновые, миелинизированные*) нервные волокна.

Безмякотное нервное волокно включает 5-12 осевых цилиндров, которые окружены нейролеммоцитами, расположенными друг за другом цепочкой. На электронограммах поперечных срезов волокна видно, что один и тот же нейролеммоцит окружает всю группу осевых цилиндров, в результате чего образуется волокно *кабельного типа* (рис. 1.14). Каждый из отростков нейрона в составе безмякотного нервного волокна как бы вдавлен в цитоплазму шванновской клетки, в образованный ею желобок. Сдвоенную, сомкнутую над осевым цилиндром мембрану нейролеммоцита называют *мезаксоном*. Такое строение, а именно то, что отростки нервных клеток окружены плазмалеммой шванновских клеток с образованием такого простого мезаксона, приводит к невысокой степени миелинизации и рассеиванию нервного импульса при его распространении по безмякотному нервному волокну (см. главу 1.16). Импульс распространяется вдоль всей поверхности мембраны отростка со скоростью почти в 50 раз медленнее, чем по мякотному нервному волокну, в котором мезаксон имеет более сложное строение. Как правило, безмякотные нервные волокна чаще встречаются в вегетативной нервной системе и расположены во внутренних органах.



А



Б

Рис. 1.14. Безмякотное нервное волокно (А) и электронно-микроскопическая схема его строения (Б):
1 – осевой цилиндр, 2 – нейролеммоцит (шванновская клетка), 3 – мезаксон.

Рис. Г. В. Шляхтина

Мякотные нервные волокна значительно толще (до 20 мкм) безмякотных и характеризуются быстрым (до 120 м/с) и точным проведением нервных импульсов. Этому способствуют хорошая изоляция миелиновой оболочкой осевого цилиндра и наличие в ней перехватов Ранвье. В мякотном нервном волокне шванновская клетка обвивает только один сравнительно толстый отросток. В процессе эмбриогенеза шванновские клетки, располагаясь на осевом цилиндре цепочкой на определенном расстоянии друг от друга, охватывают его своими боковыми поверхностями мембран (рис. 1.14). Образуется мезаксон. Затем каждая шванновская клетка начинает медленно вращаться вокруг осевого цилиндра, образуя вокруг него 10-20 концентрических слоев, которые наслаиваясь, оттесняют цитоплазму и органоиды шванновской клетки на периферию. Таким образом вокруг отростка формируется несколько слоев сдвоенной плазмалеммы нейролеммоцита. Эти слои сливаются и формируют толстую *миелиновую пластинку*, которая содержит миелин, обладающий изоляционными свойствами и определяющий белый цвет мякотных нервных волокон. Одна шванновская клетка покрывает миелином в среднем 1 мм отростка нейрона и вместе с ним образует *узловой сегмент*, или *миелиновую муфту*. В результате наслаивания мезаксона на поверхности узлового сегмента образуется светлая полоска – *насечка миелина Шмидта-Лантерманна*, значение которой связывают с трофической функцией.

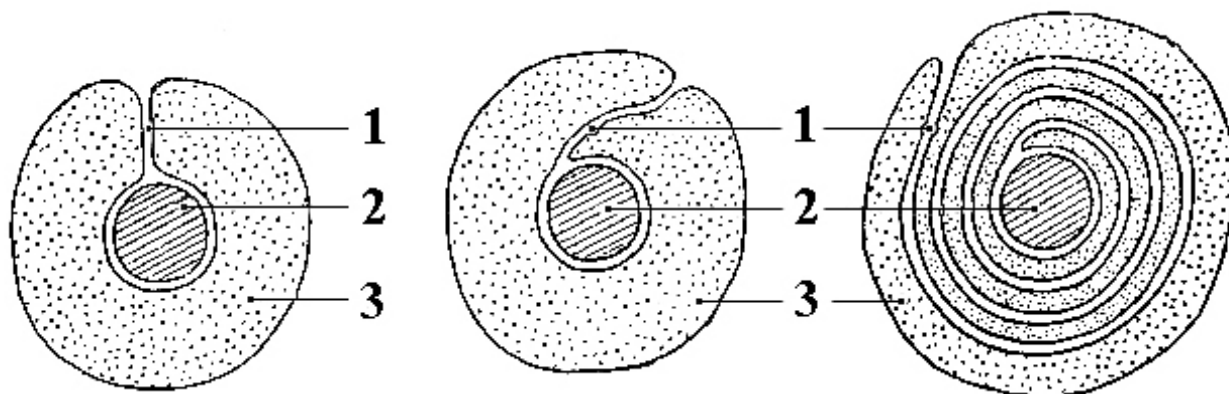


Рис. 1.14. Схема развития мякотного (миелинового) нервного волокна:
1 – мезаксон, 2 – осевой цилиндр, 3 – леммоцит. Рис. Г. В. Шляхтина

Промежутки между шванновскими клетками называют *межузловыми перехватами* или *перехватами Ранвье*. Поскольку они образуются на участках, где одна шванновская клетка соприкасается с другой, в этом месте миелин не откладывается. В области перехвата наблюдается скопление митохондрий, что свидетельствует о повышенной трансмембранной обменной активности этой области волокна. Таким образом, через каждые 0.3-1.5 мм в зоне перехватов отсутствует миелиновый слой, что способствует доступу к нервному волокну ионов натрия и началу деполяризации его мембраны. Нервные импульсы по миелиновым нервным волокнам передвигаются прыжками, *сальтаторно* (лат. *saltatorius* – сальто, прыжок) от перехвата к перехвату (см. главу 1.16). Большой вклад в открытие изолирующей функции миелиновой оболочки, а также сальтаторного механизма распространения нервного

импульса в мякотном нервном волокне, принадлежит японскому нейробиологу Итидзи Тасаки (1938). Его работы также способствовали пониманию причин рассеянного склероза, при котором миелин в оболочках нервных волокон повреждается или разрушается. Миелинизация аксона позволяет достигать высокой скорости передачи импульса при очень малом диаметре волокна. Это дало позвоночным животным, у которых впервые появляется миелинизация, важное эволюционное преимущество, что во многом обусловило их дальнейшее прогрессивное развитие.

Таким образом, нервные волокна различаются по диаметру и степени миелинизации. Чем больше диаметр нервного волокна и степень его миелинизации, тем выше скорость проведения импульса. Волокна с разной скоростью проведения выполняют различные физиологические функции. Нервные волокна подразделяются на 6 типов, характеристики которых приведены в табл. 1.2.

Таблица 1.2 – Сравнительная анатомо-функциональная характеристика нервных волокон

Тип	Диаметр (мкм)	Миелинизация	Скорость проведения (м/с)	Функциональное назначение
A alpha	12–20	сильная	70–120	Двигательные волокна соматической НС; чувствительные волокна от проприорецепторов
A beta	5–12	сильная	30–70	Чувствительные волокна от кожных рецепторов
A gamma	3–16	сильная	15–30	Чувствительные волокна от проприорецепторов
A delta	2–5	сильная	12–30	Чувствительные волокна от терморецепторов, ноцицепторов (болевых рецепторов)
B	1–3	слабая	3–15	Преганглионарные волокна симпатической НС
C	0.3–1.3	отсутствует	0.5–2.3	Постганглионарные волокна симпатической НС; чувствительные волокна от терморецепторов, ноцицепторов, некоторых механорецепторов

1.12 Строение нерва

Нерв периферической нервной системы образован многочисленными пучками мякотных и безмякотных нервных волокон, которые объединяются соединительной тканью, образующей соединительнотканые оболочки. Наружная оболочка нерва - *эпиневрий* - состоит из плотной волокнистой соединительной ткани, богатой коллагеновыми волокнами, фибробластами, жировыми клетками, гистиоцитами, кровеносными и лимфатическими сосудами. От эпиневрия внутрь отходят тонкие прослойки соединительной ткани, которые разделяют нерв на *пучки* нервных волокон. По прослойкам соединительной ткани к нервным волокнам подходят сосуды. Вся соединительная ткань, находящаяся внутри нервного пучка, которая связывает отдельные нервные волокна в *первичные нервные пучки*, называется *эндоневрием*. Соединительнотканые оболочки, покрывающие комплексы первичных пучков называются *периневрием*. Пучки нервных волокон также окружены прозрачными и тонкими оболочками - *периневральными влагалищами*, образованными плоскими клетками нейроглии, располагающимися в один слой. В том случае, если нервное волокно оканчивается инкапсулированным нервным окончанием, то периневральное влагалище входит в состав его капсулы, а если оно представлено неинкапсулированным нервным окончанием, то периневральное влагалище объединяется со шванновскими клетками (см. главу 1.7).

1.13 Понятие об электрическом и химическом способах передачи нервного импульса в нервной системе

Информационные процессы в нервной системе имеют двойственную биоэлектрическую и химическую природу. «Животное электричество» впервые было открыто в конце XVIII в. итальянским врачом Луиджи Гальвани в опытах на *нервно-мышечном препарате* лягушки, который представляет собой икроножную мышцу и иннервирующий ее нерв. Принципы возникновения и распространения импульсов (сигналов) остаются одинаковыми в разнообразных по морфологии и функциям нейронах. Более того, биоэлектрические характеристики сигналов часто не зависят от систематической принадлежности животного. То же самое относится и к химическому способу передачи информации. Оказалось, что в нервной системе человека и животных функционируют нейромедиаторы сходной химической природы. Поэтому в XX в. нейроны беспозвоночных стали модельными при изучении нервных процессов. Как уже отмечалось в главе 1.3, механизмы генерации и распространения нервных импульсов были впервые описаны после того, как у кальмара были открыты аксоны диаметром больше миллиметра. Такая толщина гигантских аксонов позволила вводить в них электроды и с помощью специальной аппаратуры регистрировать импульсы. В ходе экспериментов было отмечено, что цитологическим субстратом изменения активности нервных клеток, то есть основой их возбудимости и проводимости, являются *невролемма* и *синапсы*. Было показано, что у нервной клетки, на которую не действует раздражитель, на мембране регистрируется разность потенциалов, которая была названа *мембранным потенциалом (МП)* – это величина заряда, который несет мембрана. На действие раздражителей нейроны реагировали изменением физиологического состояния, которое было названо *возбуждением*, а сами клетки и ткани стали называть *возбудимыми*. На мембранах всех остальных животных клеток МП также регистрировался, однако в них его значение оставалось постоянным и более низким, и поэтому их стали называть *невозбудимыми клетками* и *тканями*. В невозбудимых тканях МП низкий и не превышает (-40) мВ. В возбудимых тканях он высокий, около (-60) – (-100) мВ, и называется *потенциалом покоя (ПП)*. Состояние мембраны при возбуждении получило название *потенциала действия (ПД)*. По мембране нейрона нервный импульс передается в виде быстрых и кратковременных изменений ее электрического заряда, в синапсах происходит его переключение от одной клетки к другой (см. главу 1.16). Впервые механизмы возникновения МП, ПП и ПД были подробно проанализированы Ю. Бернштейном в 1902 – 1912 годах, что получило название *мембранно-ионной теории биопотенциалов*.

1.14 Потенциал покоя

Рассмотрим механизм формирования ПП на мембране нейрона. Он связан со строением неврoлеммы, функционированием ее ионных каналов и свойствами самих ионов. Как отмечалось в главе 1.3, неврoлемма обладает полярно-

стью: в покое внутренняя сторона мембраны несет отрицательный заряд по сравнению с положительным зарядом вне клетки. *ПП* формируется за счет *избирательной проницаемости* (или *селективности*) мембраны, билипидный слой которой пронизан ионными каналами, построенными из канальных белков. Ионные каналы могут быть *управляемыми* (с воротным белковым механизмом) и *неуправляемыми* (или *каналами утечки*), которые не имеют воротного механизма.

Относительно мембраны нейрона формируется *электрохимический градиент*. Он состоит из двух составляющих: *химического градиента* (градиента концентрации или осмотический градиент), или разницы в концентрациях растворённого вещества по обе стороны мембраны, и *электрического градиента*, или разницы зарядов, расположенных на противоположных сторонах мембраны. Электрические свойства самих ионов определяются их зарядами: одноименные заряды отталкиваются, противоположные – притягиваются. На вектор движения ионов через каналы влияет их концентрация в растворе. Через неуправляемые каналы ионы имеют тенденцию перемещаться по градиенту концентрации, то есть туда, где она ниже. Результирующее движение зависит от соотношения зарядов и их концентраций ионов по обе стороны мембраны. Это движение происходит без затраты энергии и называется *пассивным транспортом*.

В состоянии покоя на внутренней поверхности невролеммы преобладают отрицательно заряженные ионы (ионы Cl^- , некоторые аминокислоты и белки) (табл. 1.3). Органические анионы из-за своих больших размеров не могут выходить из клетки, поэтому внутри клетки в состоянии покоя отрицательных ионов оказывается больше, чем положительных. По этим причинам в покое мембрана нейрона изнутри имеет *отрицательный заряд*.

Таблица 1.3 - Внутри- и внеклеточные концентрации ионов (мМоль/л-1) в нейроне

Ионы	Внутриклеточная концентрация	Внеклеточная концентрация
Na^+	15	150
K^+	140	5
Cl^-	10	120
Анионы белков	100	-

Катионы также участвуют в создании электрохимического градиента. Na^+ – положительно заряженный ион, концентрация которого вне клетки в 15 раз больше внутриклеточной. Это связано с тем, что значительная часть управляемых натриевых каналов невролеммы в покое остаются закрытыми. Концентрация ионов Na^+ создает общий *положительный заряд* снаружи мембраны нейрона. Главным ионом, обеспечивающим формирование *ПП*, является *внутриклеточный ион* K^+ : на внутренней поверхности невролеммы его концентрация в 30-40 раз выше, чем снаружи нейрона. Проницаемость клеточной мембраны для K^+ примерно в 25 раз больше, чем для Na^+ , так как в покое калий способен свободно перемещаться путем пассивного транспорта через калиевые каналы. *Калиевые каналы* – неуправляемые, так как они не имеют воротного механизма и остаются постоянно открытыми для калия, из-за чего их

и называют *каналами утечки*. Несмотря на то, что калий может свободно выходить из клетки, его концентрации снаружи и внутри клетки в покое остаются постоянными. То, что число входящих в клетку ионов калия равно выходящим, связано с тем, что на этот ион действуют две силы, находящиеся в равновесии: химический (градиент концентрации K^+) и электрический (заряд мембраны). Электрический и химический градиенты противодействуют друг другу: согласно химическому градиенту, K^+ стремится выйти из клетки в сторону меньшей концентрации, а отрицательный заряд внутри клетки и положительный заряд наружной поверхности клеточной мембраны препятствуют этому, удерживая калий внутри клетки. Когда химический и электрический градиенты уравниваются, число выходящих из клетки ионов K^+ становится равным числу ионов K^+ , входящих в клетку. В этом случае на клеточной мембране устанавливается *равновесный калиевый потенциал*.

Возникает вопрос: если бы через мембрану клетки осуществлялся только пассивный транспорт и свободное движение K^+ через каналы утечки? Велика вероятность того, что произошло бы выравнивание концентрации ионов K^+ по обе стороны мембраны и прекращение трансмембранного тока ионов. Одновременно бы исчезли и разность потенциалов, то есть *ПП*. Однако этого не происходит, так как относительно мембраны нейрона через ее каналы осуществляется не только пассивный транспорт, но и *активный транспорт* ионов.

Концентрация ионов Na^+ и K^+ относительно невroleммы в покое поддерживается в состоянии *динамического равновесия* благодаря работе *калий-натриевого насоса*, который представляет собой механизм активного транспорта ионов через каналы. Он является электрогенным, так как обеспечивает поддержание отрицательного электрического заряда на внутренней стороне мембраны в покое. За один цикл насос обеспечивает выведение *трех ионов Na^+* из цитоплазмы нейрона, а также поступление в клетку *двух ионов K^+* ($3 Na^+ : 2 K^+$). В работе калий-натриевого насоса активную роль выполняет встроенный в мембрану белок-транспортёр *натрий-калиевая АТФ-аза*, которая с затратой энергии, образующейся при гидролизе АТФ, и «откачивает» из клетки 3 иона натрия и закачивает 2 иона калия против электрохимического градиента. (В целом, траты энергии на активный транспорт веществ огромны: лишь Na/K-насос потребляет 1/5 всей энергии, расходуемой организмом в покое. За 1 с один Na/K-насос (одна молекула белка) переносит 150-600 ионов Na^+ . Таким образом Na^+ из клетки выходит в большем количестве, чем K^+ входит в клетку. Из клетки удаляется один лишний положительный заряд, поэтому на внутренней стороне плазматической мембраны накапливается отрицательный электрический заряд, а на внешней стороне - положительный. Поскольку заряды противоположного знака притягивают друг друга, они располагаются поверхностно с наружной и с внутренней стороны невroleммы, создавая разность потенциалов. А точнее, формируется *ПП* - относительно стабильная разность электрических потенциалов между наружной и внутренней сторонами клеточной мембраны в покое. Этот показатель в нейронах в среднем составляет (-70) мВ.

1.15 Потенциал действия

ПД может возникать только в возбудимых клетках и тканях под действием раздражителя, величина которого будет выше порогового значения. (*Порог раздражения* – это минимальная сила раздражителя, которая вызывает ответную реакцию клетки. Процесс воздействия раздражителя на живую клетку называется *раздражением*). Возникновение *ПД* в ответ на раздражение подчиняется закону «все или ничего», но не подчиняется закону силовых отношений – закону силы. Это значит, что *ПД* либо совсем не возникает при раздражении клетки, если оно мало и ниже определенного порога, либо достигает одинаково максимальной величины в том случае, если раздражение является пороговым или сверхпороговым. Если нейрон подвергается раздражению, которое будет выше порогового уровня, то *ПП* в нервной клетке быстро уменьшается, и на короткий промежуток времени (миллисекунда) происходит кратковременная перезарядка - *деполяризация мембраны*. Внутренняя поверхность мембраны становится заряженной положительно относительно наружной. Затем мембрана снова восстанавливает *ПП*. Таким образом, *ПД* представляет собой нервный процесс, выражающийся в быстром колебании *ПП* при раздражении клетки, который часто называют *нервным импульсом*. *ПД* обеспечивает передачу возбуждения по мембране нервных клеток в составе рефлекторной дуги. *ПД* в своем развитии проходит четыре фазы, которые показаны на графике (рис. 1.15, А):

1 – *деполяризация*, реверсия заряда мембраны, когда происходит изменение мембранного *ПП* от исходного состояния (-70) мВ до нуля, - практически полного исчезновения заряда клетки. После прохождения порога в (-50) мВ происходит резкое ускорение деполяризации, и с этой точки начинается *спайк* – высокоамплитудная часть *ПД*. Уровень деполяризации мембраны, при котором возникает *ПД*, называется *критическим уровнем деполяризации*;

2 – *инверсия* (лат. *inversio* – переворачивание) или «овершут» (перелет) - изменение знака заряда поверхностей мембраны клетки на обратный, когда внутренняя сторона мембраны заряжается положительно, а внешняя – отрицательно. На графике происходит переход от нулевой отметки (0 мВ) - к положительной поляризации вплоть до $+30-40$ мВ. Эти две фазы сопровождаются развитием относительной *рефрактерности*, (или *невозбудимости*, *нечувствительности*), когда мембрана теряет способность отвечать на раздражение, даже если величина стимула очень велика;

3 – *реполяризация* - обратный переход кривой *ПД* ниже нулевой отметки (0 мВ) - смена полярности мембраны на прежнюю, отрицательную с внутренней стороны; а также обратный переход через критический порог деполяризации (-50 мВ). Рефрактерность мембраны исчезает, и происходит возврат ее возбудимости;

4 – *следовая гиперполяризация* - состояние мембраны, когда клетка теряет «лишние» положительные заряды, и поэтому заряд внутри клетки становится более отрицательным по сравнению с исходным (-75) мВ). Затем происходит восстановление *ПП* до его средних значений (-70) мВ).

В целом, амплитуда *ПД* составляет 110 мВ.

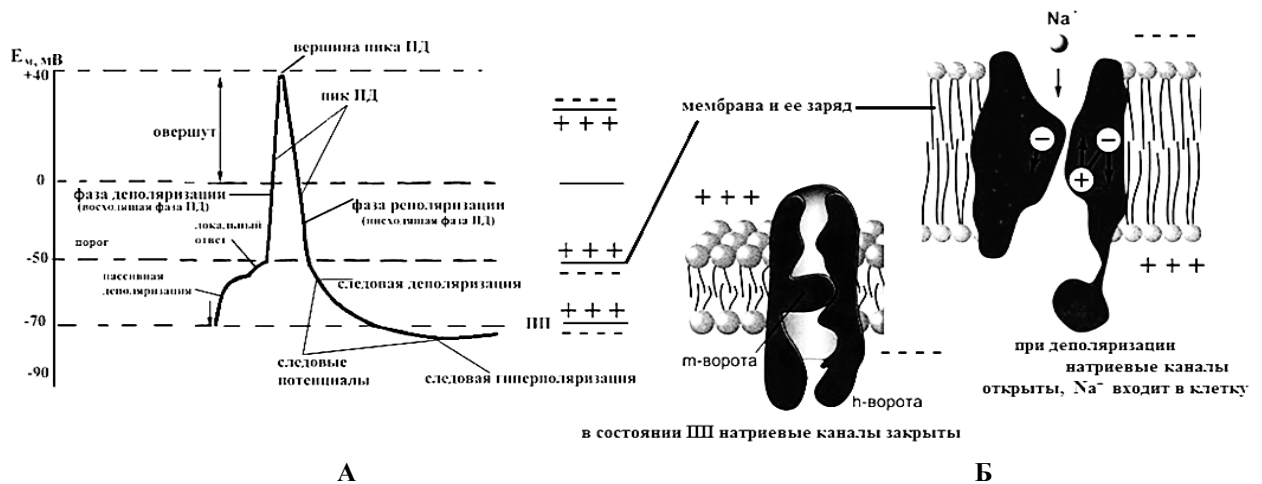


Рис. 1.15. Некоторые механизмы возникновения *ПД* (схема) :

А – Фазы *ПД*: показан порог для начала активной деполяризации (около -50 мВ, ток $Na^+ > K^+$); деполяризация 0.5 мс (вход Na^+); инверсия, или овершут; реполяризация 0.5-1 мс (блок Na^+ , активация K^+ -токов); гиперполяризация, до 3 мс (ток K^+); период рефрактерности (блок Na^+ , активация K^+ -токов);

Б – состояние управляемых натриевых каналов: в условиях покоя активационные *m*-ворота закрыты, инактивационные *h*-ворота открыты; при деполяризации *m*-ворота открываются и Na^+ транспортируется внутрь клетки

Механизмы развития *ПД* на мембране нейрона связаны с тремя сторонами одного и того же нервного процесса, среди них:

- 1) электрические явления – развитие *ПД* на основе динамики трансмембранных электрических токов, которые, по сути, являются ионными потоками;
- 2) химические явления, связанные с изменением концентрации ионов относительно разных поверхностей мембраны;
- 3) работа ионных каналов - встроенных в мембрану канальных белков.

Возникновение *ПД* возможно благодаря тому, что в отличие от ионов калия, концентрация ионов натрия на наружной и внутренней поверхности невролеммы далека от равновесия. Во время деполяризации происходит кратковременное увеличение ее проницаемости для Na^+ , что обеспечивает быстрое движение Na^+ в клетку. Входящий поток Na^+ приносит с собой положительные заряды и снижает электроотрицательность внутренней поверхности мембраны. Движение натрия через мембрану осуществляется благодаря внезапному кратковременному открыванию натриевых каналов. Открывание управляемых натриевых каналов происходит потому, что в них имеются белковые активационные *m*-ворота, которые расположены с внешней стороны мембраны, и инактивационные *h*-ворота, расположенные с ее внутренней стороны. В условиях покоя активационные *m*-ворота закрыты, инактивационные *h*-ворота преимущественно (около 80%) открыты. Закрыты также калиевые активационные ворота, инактивационных ворот для K^+ не существует. Во время деполяризации активационные *m*-ворота натриевых каналов открываются благодаря изменению конфигурации канального белка и пропускают натрий в клетку (рис. 1.15, Б).

Деполаризация начинается в виде *локального возбуждающего потенциала* (или *локального ответа*). Вплоть до критического уровня деполаризации (примерно (-50) мВ) - это относительно простое линейное уменьшение электроотрицательности в ответ на действие раздражителя. Затем начинается более активная, самоусиливающаяся деполаризация, развивающаяся не с постоянной скоростью, а с ускорением. Деполаризация «перескакивает» через нулевую отметку и переходит в положительную поляризацию. Развивается фаза инверсии или овершута. На пике инверсии, вершине процесса изменения полярности мембраны, ПД может достигать +40 мВ.

На стадии овершута также развивается фаза рефрактерности, (или абсолютная рефрактерная фаза) – это полная невозбудимость клетки, (когда возбудимость равна нулю). Она соответствует пику ПД и продолжается 1-2 мс. Если ПД более продолжителен, то более продолжительна и абсолютная рефрактерная фаза. Клетка в этот период времени на раздражения любой силы совсем не отвечает. Невозбудимость клетки в фазах деполаризации и восходящей части инверсии объясняется тем, что потенциал-зависимые *m*-ворота Na-каналов уже открыты, и Na⁺ быстро поступает в клетку по всем этим открытым каналам.

Примерно через 0.5-2 мс и более после начала деполаризации (это время зависит от вида клетки), в фазе инверсии, рост ПД прекращается вследствие закрытия натриевых каналов, которые способны инактивироваться благодаря закрытию *h*-ворот. В этот момент заряд внутри клетки становится положительным, что и является причиной их закрытия. Одновременно происходит открытие ворот управляемых калиевых каналов, что ведет к резкому возрастанию выхода K⁺ из клетки. Таким образом, при возбуждении калий выходит из клетки не только по неуправляемым каналам утечки, но и по управляемым каналам. Поскольку K⁺ находится преимущественно внутри клетки, он, согласно концентрационному градиенту, после открытия ворот K⁺-каналов, быстро выходит из клетки. Именно поэтому уменьшается число положительно заряженных ионов внутри клетки, что приводит к восстановлению электроотрицательности. Выходу K⁺ из клетки способствует также и электрический градиент. K⁺ выталкивается положительным зарядом из клетки и притягивается отрицательным зарядом снаружи клетки. После этого заряд внутри клетки снова начинает уменьшаться. Так продолжается до полного исчезновения положительного заряда внутри клетки (до конца нисходящей части фазы инверсии).

В конце фазы реполаризации проницаемость клеточной мембраны для K⁺ все еще высока, ворота управляемых калиевых каналов открыты, K⁺ продолжает выходить из клетки. Вся нисходящая часть пика ПД обусловлена выходом K⁺ из клетки. Этот процесс приводит к тому, что клетка снова внутри приобретает отрицательный заряд, а снаружи – положительный, и электрический градиент препятствует выходу K⁺ из клетки, что снижает его транспорт через каналы. Это объясняется тем, что действие концентрационного градиента выражено значительно сильнее электрического градиента.

Таким образом, восходящая ветвь графика *ПД* образуется за счет входа в клетку ионов натрия, а нисходящая – за счет выхода из клетки ионов калия.

Фактически мембранный потенциал снижается до более отрицательного, чем в покое, значения. Происходит гиперполяризация, обусловленная тем, что калиевые ворота закрываются чуть позже натриевых (натриевые каналы срабатывают примерно в 10 раз быстрее калиевых), и клетка теряет через них «лишние» положительные заряды. Однако благодаря работе натрий-калиевого насоса ионы калия продолжают поступать в клетку, а ионы натрия – выводиться из нее, и постепенно восстанавливаются их трансмембранное электрохимическое равновесие и исходный *ПП*.

1.16 Проведение нервного импульса

Возбуждение, вызванное в нейроне раздражителем, не ограничивается местом его возникновения. Возникнув, *ПД* способен быстро, без затухания распространяться на соседние участки мембраны, обеспечивая свойство проводимости нервной ткани. Проводимость обеспечивают *местные круговые токи*. Когда на одном участке мембраны возникают деполяризация и *ПД*, местные круговые токи вызывают деполяризацию ее соседних участков. Это происходит потому, что с внутренней стороны мембраны возникает разность потенциалов между ее возбужденными (+) и невозбужденными (-) участками: местные круговые токи всегда направлены от плюса к минусу (рис. 1.16). От положительно заряженного участка начинается ионный ток к незаряженному, где происходит увеличение натриевой проницаемости, формирование выходящих токов и деполяризация. По мере того, как сопредельные с местом возникновения *ПД* области мембраны деполяризуются местными токами, *ПП* в точке первичной деполяризации восстанавливается за счет притока ионов натрия с соседних участков.

Мембрана соседних участков автоматически увеличивает сигнал, ведь для первого возникновения *ПД* необходим критический уровень деполяризации 20 мВ, в то время как амплитуда *ПД* составляет 110-120 мВ, то есть в пять раз больше, чем величина пороговой деполяризации. Благодаря такому фактору избыточности возбуждение одного участка может вызывать возбуждение соседних областей и вести к распространению *ПД* далее по мембране. Таким образом, распространяющийся по отросткам нейрона сигнал постоянно поддерживается на одинаковом уровне без затухания. Однако местные токи без подкрепления затухают с расстоянием, поэтому в более отдаленных неактивных участках мембраны один только выходящий ток недостаточен для распространения *ПД*.

По безмякотному нервному волокну, в котором степень миелинизации наименьшая, *ПД* распространяется непрерывно, «шагами», медленно, на короткие расстояния (см. главу 1.11). Такой тип проведения нервного импульса называется *электротоническим*. При этом, как это было сейчас описано, главную роль в возникновении *ПД* на новом участке мембраны играет

предыдущий участок. На нем сразу после *ПД* наступает период рефрактерности, за счет которого *ПД* распространяется однонаправленно (рис. 1.16, Б).

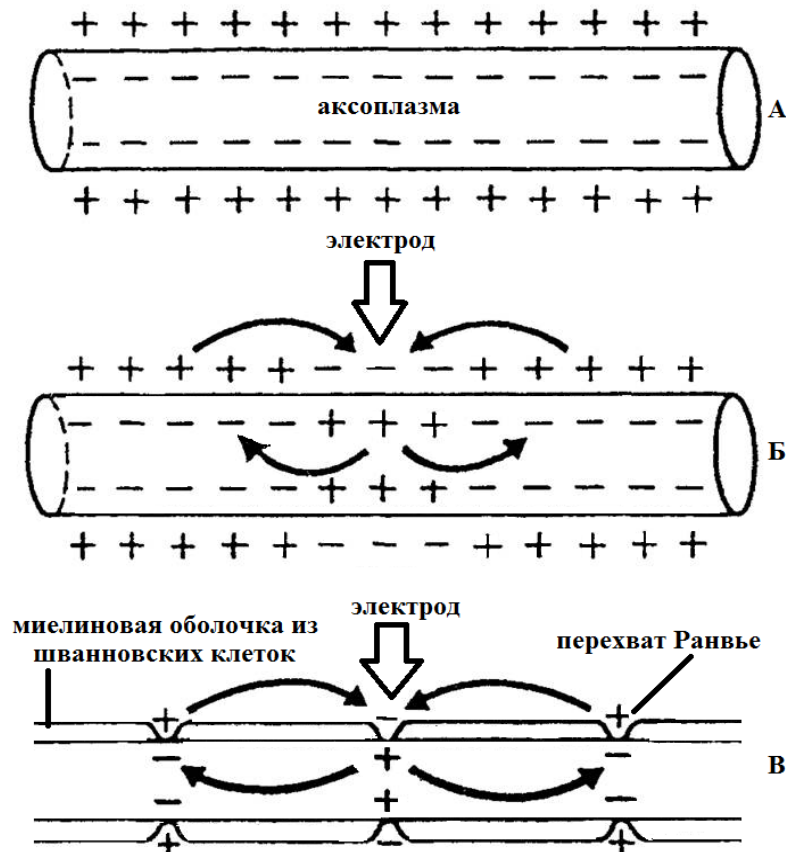


Рис. 1.16. Проведение нервного импульса по нервным волокнам (По Дж. Бендоллу, 1970) : А – аксон в состоянии покоя (*МП*), Б – безмякотное нервное волокно и электротонический тип проведения импульса, В - мякотное нервное волокно и сальтаторный тип проведения импульса. Стрелками показаны круговые токи

Скорость распространения *ПД* зависит от сопротивления цитоплазмы отростка нейрона. Это сопротивление в свою очередь зависит от диаметра отростка: чем меньше диаметр, тем больше сопротивление. Следовательно, при прочих равных условиях распространение *ПД* по отростку происходит тем быстрее, чем больше его диаметр. В тонких отростках (<0,1 мм) высокое сопротивление нейроплазмы снижает скорость распространения импульсов, которая в среднем составляет 0.5 м/с. У беспозвоночных животных нет мякотных волокон, поэтому для увеличения скорости проведения импульса в ходе эволюции увеличивался именно диаметр отростков. Например, диаметр гигантских аксонов кальмара в среднем достигает 1 мм, поэтому скорость распространения *ПД* по ним может достигать 25 м/с. Средний диаметр отростков нейронов у хордовых в десятки раз меньше, чем у беспозвоночных. Поэтому у них на скорость распространения нервного импульса по отросткам нейрона больше влияет степень их миелинизации. Тонкие по диаметру отростки безмякотных нервных волокон у позвоночных благодаря частичной миелинизации проводят импульс со скоростью до 20 м/с (в среднем, 1-4 м/с). По мякотному нервному волокну, для которого характерна высокая степень миелинизации, импульс движется со скоростью до 120 м/с. Миелин обладает высо-

ким электрическим сопротивлением и действует как изолятор, подобно пластиковому покрытию электрического провода. Электроизоляция, создаваемая миелиновыми муфтами, уменьшает рассеивание электрического поля. Там, где в миелиновой оболочке имеются промежутки, называемые перехватами Ранвье, наблюдается высокая концентрация ионных каналов. Их плотность в 100 раз больше, чем в мембранах отростков нейронов в составе безмякотных волокон. В области миелиновых муфт ионных каналов почти нет. В области перехватов Ранвье через мембрану происходит ионный ток, вызывающий деполяризацию мембраны и последующие местные круговые токи (рис. 1.16, В). *ПД*, возникший на одном перехвате Ранвье, за счет электрического поля деполяризует мембрану соседних перехватов до порогового значения, что приводит к возникновению в них новых *ПД*: то есть возбуждение переходит скачкообразно, от одного перехвата к другому. В результате импульс пробегает по мякотному волокну быстрее, чем серия меньших по величине местных токов по безмякотному нервному волокну. Как отмечалось в главе 1.11, такой способ проведения *ПД*, называется *сальтаторным*. Благодаря механизму сальтаторного проведения скорость распространения *ПД* увеличивается в 15-20 раз.

В целом, для проведения нервного импульса по мембране нейрона экспериментально были установлены основные законы, среди них:

1. Закон анатомической целостности и физиологической непрерывности нервного волокна. Обязательным условием для проведения импульса является анатомическая и физиологическая целостность осевого цилиндра и мембраны нервной клетки.

2. Закон двухстороннего проведения возбуждения. В нейроне возбуждение может распространяться в обе стороны от места нанесения раздражения. Если раздражать одну половину отростка, то происходит возбуждение и другой.

3. Распространение возбуждения в обе стороны по отростку происходит с одинаковой скоростью.

4. Возбуждение по мембране нейрона распространяется без затухания.

5. Нерв и нервные волокна неустойчивы в отличие от нейронов.

6. Закон изолированного проведения импульсов по нерву. Каждое нервное волокно, составляющее нерв, проводит возбуждение изолированно от других волокон. Некоторые нервы состоят из чувствительных и двигательных волокон, обеспечивая выполнение чувствительных и двигательных функций одновременно.

7. В различных типах волокон возбуждение распространяется с различной скоростью.

8. Нервные волокна обладают высокой лабильностью, то есть могут воспроизводить *ПД* с очень высокой частотой.

9. Увеличение частоты генерации *ПД* является ответом на силу раздражителя.

1.17 Синаптическая передача импульса

Механизмы синаптической передачи импульса объясняются *химической теорией*, большой вклад в которую внесли такие ученые как К. Бернар (опыты с погружением нервно-мышечного препарата в раствор яда кураре); Д. Ленгли (опыты по возбуждающему воздействию никотина на мышцу); О. Леви (эксперименты по изучению влияния блуждающего нерва на сердечную мышцу); Н. Е. Введенский (нагрузочные тесты на седалищный нерв). Согласно современным представлениям, в синаптической передаче нервного импульса в нейрехимических синапсах главная роль принадлежит *нейромедиаторам* (см. главу 1.6). Пресинаптический нейрон накапливает нейромедиатор в области пресинаптической мембраны в виде окруженных мембранной везикул - *синаптических пузырьков*, величина которых не превышает 0.03 мкм (рис. 1.8, А).

Для химических синапсов характерно только *одностороннее проведение* возбуждения: от пресинаптической - к постсинаптической мембране. В обратном направлении импульсы проходить не могут, что объясняется механизмами функционирования этих мембран. Процесс *ПД*, который достигает пресинаптической мембраны, повышает ее чувствительность к ионам Ca^{2+} . Это происходит вследствие открытия управляемых потенциал-зависимых *кальциевых каналов* этой мембраны и поступления через них ионов кальция внутрь клетки. В *присутствии Ca^{2+}* мембрана синаптических пузырьков сливается с пресинаптической мембраной, начинается экзоцитоз, и медиатор квантами выделяется через поры в синаптическую щель (*один квант* – содержимое одного пузырька, в котором может находиться до 3000 молекул). Нейромедиатор взаимодействует с рецепторными белками постсинаптической мембраны, которые обладают *комплиментарностью* к определенному нейромедиатору (рецептор и медиатор подходят друг другу как ключ к замку). Образуется *рецепторно-медиаторный комплекс*. Как следствие его функционирования, усиливается ионная проницаемость постсинаптической мембраны, многократно увеличивается прохождение ионов Na^+ через открывшиеся натриевые каналы: на постсинаптическом нейроне происходит формирование местного *возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП)*. *Суммация местных ВПСП* приводит к образованию *ПД* и деполяризации постсинаптической мембраны. Описанные процессы протекают в возбуждающих синапсах. В *тормозных синапсах* на постсинаптической мембране возникают *тормозные постсинаптические потенциалы (ТПСП)* и *гиперполяризация*, связанная с повышением проницаемости мембраны не для ионов Na^+ , а для ионов K^+ и Cl^- . Гиперполяризация тормозит распространение нервного импульса. Некоторые рецепторные белки постсинаптической мембраны, которые связываются с нейромедиатором, сами являются *лиганд-зависимыми ионными каналами*, которые регулируют поступление различных ионов в клетку и тем самым способствуют усилению или ослаблению действия нейромедиатора. В синаптической щели нейромедиатор относительно быстро *разрушается* с помощью ферментов, и передача импульса прекращается.

Согласно *принципу Дейла*, нейрон, как правило, синтезирует и использует только один тип медиатора. *Возбуждающие синапсы* генерируют импульс на постсинаптической мембране при воздействии возбуждающих нейромедиаторов - *ацетилхолина* или *норадреналина*. *Тормозные синапсы* активизируются при воздействии важнейшего тормозного нейромедиатора - *гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК)*, которая вызывает гиперполяризацию постсинаптической мембраны и тормозит распространение импульса по постсинаптическому нейрону. Наличие в нервной системе тормозных нейронов и синапсов было показано американским нейрофизиологом Б. Реншоу. *Система нервных клеток Реншоу* находится в передних рогах спинного мозга. Они представляют собой тормозные нейроны, синаптирующие с телами двигательных нейронов, вызывая в них процесс торможения. Вместе с этим, оказалось, что один и тот же медиатор может иметь как тормозной, так и возбуждающий эффект, так как он может связываться с мембранным рецептором, который синтезируется как в тормозных, так и в возбуждающих нейронах. Каждый нейрон получает импульсы от 100 до 100 000 синапсов. К нейрону одновременно поступает множество как возбуждающих, так и тормозных импульсов, которые *суммируются* на теле нейрона.

Подводя итоги о синаптическом проведении импульса важно заключить, что вне зависимости от функции, медиатор: 1) выделяется в пресинаптическую область лишь в результате возбуждения мембраны; 2) разрушается в результате ферментативной реакции; 3) обладает высокой фармакологической активностью; 4) в неактивной форме пребывает в составе синаптических пузырьков; 5) вызывает возбуждение на постсинаптической мембране. Таким образом, в нейрохимических синапсах электрический сигнал преобразуется в химический, а потом снова в электрический.

**ОРГАНИЗАЦИЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ
СТУДЕНТОВ ПО ТЕМЕ 1
«СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ»**

**Аудиторная практическая работа
«Строение ключевых структур нервной ткани»**

Цель занятия – с помощью микроскопического метода по гистологическим препаратам изучить строение основных структур нервной ткани: нейронов, нейроглии, нервных волокон, нервных окончаний.

Задание 1.1. Гистологический препарат: Нейрофибриллы в нервных клетках на поперечном срезе спинного мозга кролика.

Краситель: импрегнация солями серебра по Рамон-и-Кахалю.

Перемещая препарат под малым увеличением светового микроскопа найдите область расположения серого вещества в виде рогов спинного мозга. Передние рога более широкие, разделены глубокой передней продольной щелью спинного мозга, а задние рога – более узкие. Серое вещество располагается внутри среза спинного мозга вокруг центрального канала. Рассмотрите мультиполярные двигательные нейроны переднего рога спинного мозга. На большом увеличении микроскопа изучите расположение нейрофибрилл в теле и отростках этих нейронов. В теле вокруг ядра нейрона они расположены в виде сети с вытянутыми петлями, а в отростках – параллельными рядами. Обратите внимание на ядра глиоцитов, которые лежат между нервными клетками.

Зарисуйте срез спинного мозга и один мультиполярный нейрон, отметив следующее: 1. Дендриты. 2. Аксон. 3. Ядро нервной клетки. 4. Нейрофибриллы, параллельно располагающиеся в отростках и образующие сеточку в перикарионе. 5. Центральный канал, выстланный эпендимocyтocyтами. 6. Серое вещество, состоящее из тел нейронов и дендритов. 7. Белое вещество, состоящее из аксонов, окруженных миелиновой оболочкой. 8. Нейроглиальные клетки.

Задание 1.2. Гистологический препарат: Тигроидное вещество (вещество Ниссля) в нервных клетках на поперечном срезе спинного мозга собаки.

Краситель: толуидиновый синий (по Нисслю).

При малом увеличении микроскопа найдите нервные клетки в сером веществе передних рогов спинного мозга, которые несколько шире, чем задние. В теле нейрона нейроплазма несет базофильные глыбки тигроида различных размеров и форм. Убедитесь, что тигроид расположен в нейроплазме неравномерно. Тигроид не обнаруживается в аксонах. На большом увеличении изучите, а затем зарисуйте мультиполярный нейрон, отметив следующее: 1. Тигроид в виде базофильных глыбок, располагающийся в дендритах и перикарионе. 2. Аксон (без тигроида). 3. Аксональный холмик (также не содержащий тигроида). 4. Ядро нейрона.

Задание 1.3. Гистологический препарат: Мякотные (миелиновые) нервные волокна седалищного нерва лягушки.

Краситель: осмиевая кислота.

При малом увеличении микроскопа найдите поле зрения, где мякотные нервные волокна располагаются наиболее рыхло. Они значительно толще безмякотных нервных волокон, поэтому хорошо микроскопируются. Найдите отдельное зелено-коричневое нервное волокно. На большом увеличении рассмотрите осевой цилиндр (отросток клетки), находящийся в центре волокна. Осевой цилиндр окружен шванновскими клетками (нейролеммоцитами), которые лежат вдоль отростка цепочкой. Они образуют узловые сегменты. Миелиновый слой узлового сегмента содержит значительное количество липидов, поэтому при обработке осмиевой кислотой он окрашивается в темно-коричневый цвет. В миелиновом слое в составе узлового сегмента периодически встречаются узкие светлые линии - насечки миелина, или насечки Шмидта-Лантермана. Между шванновскими клетками заметны перехваты Ранвье – суженные участки нервного волокна, не покрытые миелином. Перехваты Ранвье расположены через определенные интервалы (1-2 мм). В области перехватов хорошо заметна бледно окрашенная невролемма. Осевой цилиндр в этом месте только частично прикрыт нейролеммоцитами.

Зарисуйте строение мякотного нервного волокна и сделайте обозначения: 1. Осевой цилиндр. 2. Перехваты Ранвье. 3. Миелиновый слой вокруг осевого цилиндра из шванновских клеток. 4. Насечки Шмидта-Лантермана. 5. Невролемма.

Задание 1.4. Гистологический препарат: Безмякотные нервные волокна симпатического нерва кролика.

Краситель: гематоксилин и эозин.

При малом увеличении найдите место, где нервные волокна располагаются наиболее рыхло. Найдите пучок оксифильно окрашенных осевых цилиндров, между которыми видны базофильно окрашенные многочисленные ядра шванновских клеток. Зарисуйте и сделайте обозначения: 1. Осевые цилиндры. 2. Ядра шванновских клеток. 3. Безмиелиновое нервное волокно.

Задание 1.5. Гистологический препарат: Периферический седалищный нерв кролика на поперечном срезе.

Краситель: осмиевая кислота.

На малом увеличении найдите поперечный срез нерва, отметив, что он состоит из пучков нервных волокон. Снаружи обнаруживается оболочка из плотной волокнистой соединительной ткани – эпиневррий. Передвигая препарат, проанализируете расположение пучков нервных волокон. На большом увеличении рассмотрите, что срезы пучков имеют разную форму и размеры. Каждый пучок окружен плотной волокнистой соединительной тканью – периневрием, являющимся продолжением эпиневррия. Также можно заметить, что одни пучки срезаны косо, а другие – поперечно. Внутри пучков каждое

нервное волокно окружено рыхлой волокнистой соединительной тканью – эндоневрием.

Зарисуйте следующие структуры: 1. Мякотные нервные волокна (обратите внимание на более темный цвет миелиновых оболочек). 2. Безмякотные нервные волокна, светло окрашенные. 3. Эндоневрий – соединительную ткань, окружающую каждое нервное волокно. 4. Периневрий – соединительную ткань, окружающую группу нервных волокон. 5. Эпиневрий – соединительную ткань, окружающую нерв по периферии.

Задание 1.6. Гистологический препарат: Пластинчатое нервное тельце (тельце Фатера-Пачини).

Окраска: гематоксилин и эозин.

Малое увеличение позволяет рассмотреть пластинчатое нервное окончание в соединительнотканном слое кожи (сетчатом слое дермы). Оно определяется в виде крупных, слоистых, овальных образований, состоящих из концентрических пластин.

На большом увеличении видно, что тельце Фатера-Пачини состоит из толстой наружной соединительнотканной капсулы и внутренней центральной колбы. Наружная капсула образована множеством фибробластов и спирально ориентированными коллагеновыми волокнами. Внутренняя колба образована видоизмененными леммоцитами. Она представляет собой центральную часть тельца, имеет цилиндрическую форму и внутри имеет полость, заполненную бесструктурным веществом, в котором располагается ветвление осевого цилиндра без миелиновой оболочки. Препарат зарисуйте и на рисунке обозначьте: 1. Тельце Фатера-Пачини (общий вид). 2. Наружная соединительно-тканная капсула. 3. Внутренняя колба. 4. Ветвления дендрита чувствительной клетки спинномозгового ганглия.

Внеаудиторные задания

Задание 1.7. Строение нейронов и нейроглии.

Познакомьтесь с общим планом строения нервной системы и нервной ткани. Дайте ответы на следующие вопросы.

1. Каким образом строится анатомическая и функциональная классификация нервной системы?

2. Подсчитано, что ветвление дендритов одного нейрона может иметь площадь, занимаемую 4000 телами нейронов. Аксоны некоторых нервных клеток достигают длины 1.0-1.5 м. Объясните такое соотношение компонентов нейрона с точки зрения их функционирования? Как увеличение количества терминальных ветвей у аксона способствует координации ответа на импульсы, передаваемые нервной системой.

3. Как называются отростки нейрона, проводящие импульсы к телу клетки? По каким отросткам нервные импульсы проводятся от тел нейронов?

4. Что общего и в чем состоят различия в структуре и функционировании аксонов и дендритов нейрона?

5. На препарате, окрашенном гематоксилином и эозином, демонстрируется нервная клетка. Один из студентов стал искать в ней нейрофибриллы. Будут ли им обнаружены эти структуры? Ответ аргументируйте.

6. По количеству отростков нейроны делятся на несколько групп. Назовите особенности расположения отростков униполярных, биполярных, мультиполярных и псевдоуниполярных нейронов?

7. Почему количество дендритов и степень дендритного ветвления является признаками прогрессивной организации нервной системы у животных?

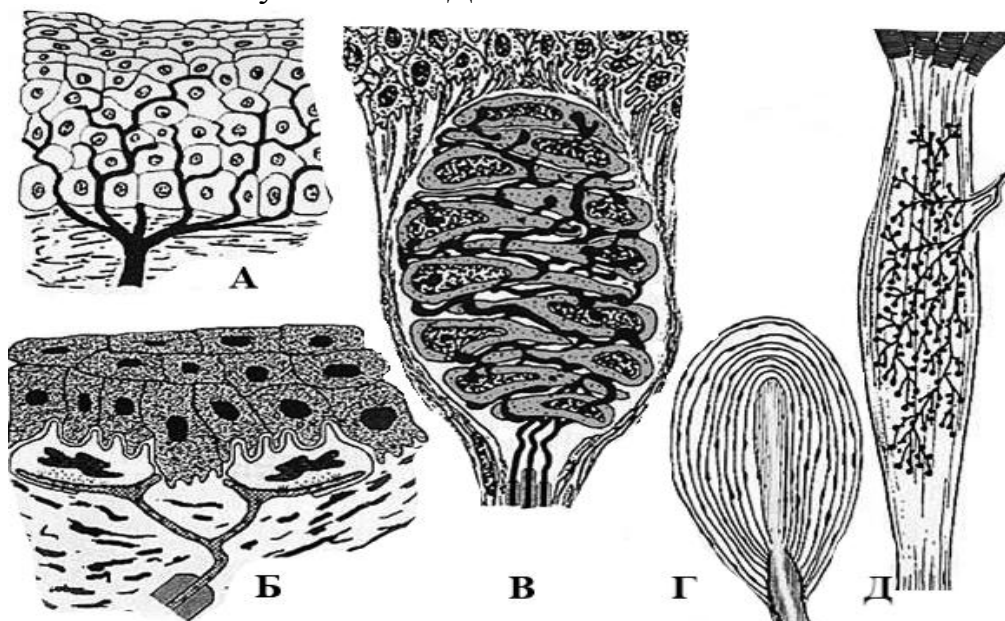
8. По расположению в рефлекторной дуге нейроны делятся на чувствительные (афферентные), вставочные (ассоциативные) и двигательные (эфферентные, эффекторные). Дайте анатомо-функциональную и топографическую характеристику чувствительного, двигательного и вставочного нейронов:

- По какому нейрону возбуждение передается к ЦНС?
- По какому нейрону возбуждение передается к исполнительному (рабочему) органу?
- Какие нейроны служат для связи между нервными клетками?
- Где располагаются тела этих клеток?
- Как называются и где располагаются нервные окончания, характерные для них?

9. Почему в нервной системе чувствительных нейронов больше, чем двигательных, а 99.98% нейронов относятся к вставочным нейронам?

10. Количество синапсов в нервной системе составляет 10^{14} . Термин «синапс» был предложен в 1897 г. Ч. Шеррингтоном. Каковы современные представления о строении синапса? Какие виды синапсов открыты к настоящему времени? Каким образом освещает их функционирование химическая теория?

11. Рассмотрите рисунок и поясните, какие структуры на нем изображены, и что обозначено буквами А – Д?



12. Как называются нервные окончания, воспринимающие действие раздражителя?

13. Как называются структуры, с помощью которых происходит передача возбуждения с нейрона на нейрон?

14. Как называются нервные окончания, передающие импульс на исполнительный орган?

15. В чем заключается различие в топографии и функциональном назначении экстерорецепторов, интерорецепторов и проприорецепторов?

16. Что представляет собой нервно-мышечное веретено?

17. Назовите ключевые отличия в строении и функционировании электрических и химических синапсов. Для каждого из этих синапсов укажите величину синаптической щели.

17. Как называются вещества, находящиеся в синаптических пузырьках? К каким группам органических веществ они относятся?

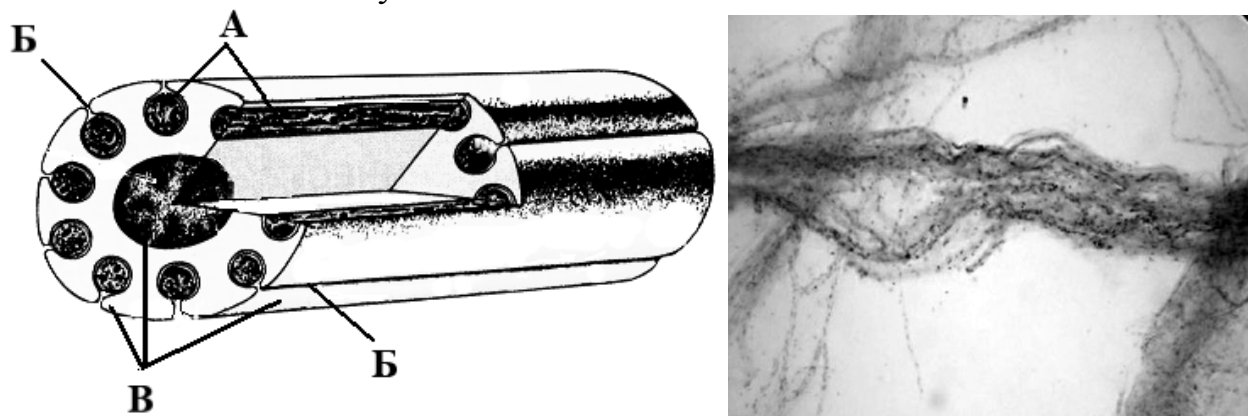
18. Как называются ультрамикроскопические образования, находящиеся на пресинаптической и постсинаптической мембранах химического синапса?

19. Что такое серое и белое вещество в нервной системе, как они отличаются функционально?

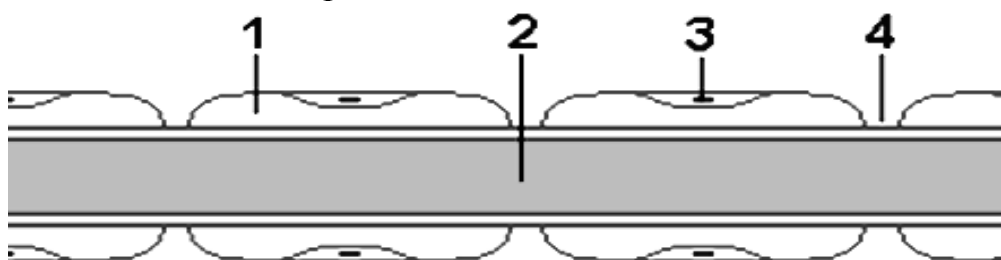
20. Что представляет собой нервный центр?

21. Дайте определение, что такое нервное волокно и нерв? В чем заключается анатомическое и функциональное различие между ними?

22. Рассмотрите рисунки и поясните, какие структуры на них изображены. Что обозначено буквами А – В?



23. Какими цифрами обозначены на приведенном ниже рисунке перехваты Ранвье и осевой цилиндр?



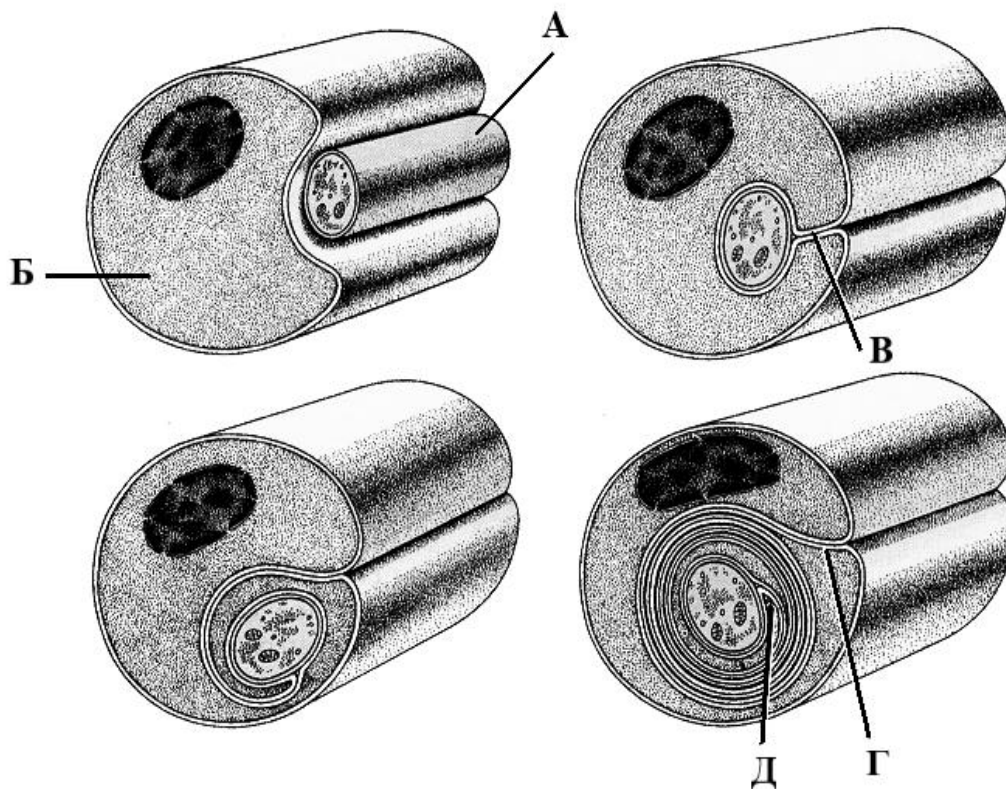
24. Чем обусловлен белый цвет нервного волокна и нерва?

25. Как называются клетки, образующие миелиновую оболочку вокруг нервного волокна?

26. Какова скорость проведения нервных импульсов по безмякотным нервным волокнам? Какие особенности их строения объясняют такую скорость?

27. Какова скорость проведения нервных импульсов по мягкотным нервным волокнам? Какие особенности строения нервного волокна объясняют этот факт?

28. Рассмотрите рисунок и поясните, какая структура и какой процесс на нем изображены. Что обозначено буквами А – Д?



29. На препаратах, один из которых окрашен осмиевой кислотой, а другой - нитратом серебра, видны поперечно срезанные нервные волокна. На первом осевой цилиндр волокна светлый, а окружающая его оболочка темная. На втором препарате осевой цилиндр темный, а оболочка светлая. Как называются нервные волокна, представленные на первом и втором препаратах? Как называется оболочка в их составе? Есть ли отличия в ее организации?

30. На препарате видны нейроны, окрашенные метиленовым синим, виден отросток нервной клетки, у основания содержащий глыбки темносинего цвета. Как называются эти глыбки? Как называется этот отросток?

31. Как называются клетки, которые относятся к специфическим тормозным нейронам? В каких структурах нервной системы они располагаются?

32. В нейрон могут проникать нейротропные вирусы (бешенства, герпеса, полиомиелита). Откуда они распространяются по нейронным цепям. Учитывая строение нервной ткани, назовите возможные пути такого транспорта.

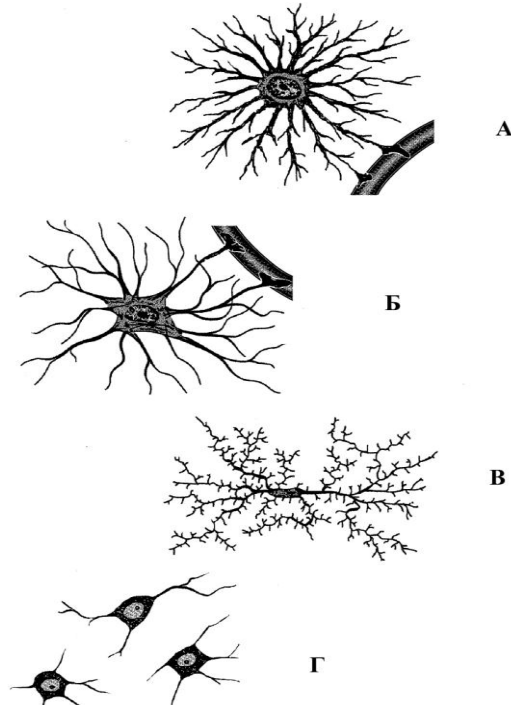
33. Больной испытывает давление на кожу, но не чувствует боли и легкого прикосновения к коже. Какие рецепторы в коже пациента повреждены, а какие не затронуты патологией?

34. Что такое нервные узлы (ганглии)? Какими структурами нейронов они образованы, из какого вещества состоят?

35. Являются ли спинномозговые ганглии нервными центрами? Какие по расположению в рефлекторной дуге нейроны их образуют?

36. Являются ли вегетативные ганглии нервными центрами? Какие по расположению в рефлекторной дуге нейроны их образуют?

37. Рассмотрите следующий рисунок и поясните, как называются клетки, обозначенные буквами А – Г?



38. Назовите функции различных видов нейроглии? Участвует ли нейроглия в проведении нервного импульса?

Задание 1.8. Верно ли утверждение?

Дайте положительный (да) или отрицательный (нет) ответ на следующие утверждения. Ответ аргументируйте.

1. Тело нервной клетки называется нейритом.
2. Нейрон всегда имеет только один аксон.
3. По аксону возбуждение проводится только от тела нервной клетки.
4. По дендритам возбуждение идет всегда только к телу нейрона.
5. По аксону нейрона возбуждение передается к его телу.
6. По чувствительному нейрону раздражение передается в центральную нервную систему.
7. По аксону осуществляется транспорт нейромедиаторов и нейрогормонов.
8. Клеточная стенка нервных клеток называется невролеммой.
9. Для чувствительных нейронов соматической и вегетативной рефлекторных дуг характерна псевдоуниполярная форма.
10. Рецепторы чувствительного нейрона являются синапсами.
11. С одним нейроном с помощью синапсов могут контактировать около тысячи нервных клеток.

12. В синапсе нервный импульс проходит в одном направлении.
13. Синапсы бывают возбуждающие и тормозные.
14. В теле нейрона находятся тельца Ниссля - группы рибосом, связанные с белковым синтезом.
15. В безмякотных нервных волокнах есть перехваты Ранвье.
16. Нервы автономной нервной системы образованы мякотными нервными волокнами.
17. Нервы соматической нервной системы образованы безмякотными нервными волокнами.
18. Клеток нейроглии в 10 раз больше, чем нейронов.
19. Нейроны, освобождающие медиатор ацетилхолин, называются холинергическими, а высвобождающие норадреналин - адренергическими.
20. На постсинаптической мембране находятся белки-рецепторы.
21. Синапсы находятся исключительно на окончаниях аксонов нейронов.
22. Возбудимыми являются нервные клетки, мышечные и секреторные клетки, а также мышечные волокна.
23. Внутренняя поверхность мембраны нейрона в невозбужденном состоянии заряжена отрицательно по отношению к наружной.
24. В аксоплазме меньше ионов калия и больше ионов натрия, чем в жидкости, окружающей аксон.
25. Калий-натриевые насосы клетки, за счет энергии АТФ, выводят из аксона ионы натрия, и этот процесс сопряжен с поглощением ионов калия.
26. Нервные импульсы проходят по аксону только в одном направлении.
27. При повреждении двигательных нейронов спинного мозга наступает паралич, (то есть скелетные мышцы не сокращаются), потому что дендриты этих нейронов заканчиваются на скелетных мышцах нервно-мышечным синапсом, который и повреждается при этой патологии.
28. Скорость проведения нервного импульса выше у мякотных волокон, потому что они снаружи покрыты базальной мембраной.
29. Нервный импульс передается от пресинаптической мембраны на постсинаптическую, потому что медиаторы способствуют выходу ионов натрия из клетки.
30. На электронных микрофотографиях мякотные нервные волокна можно отличить от безмякотных, потому что только мякотные покрыты олигодендроглиоцитами.
31. Дендриты в отличие от аксона содержат рибосомы и гранулярную ЭПС.
32. Неврилема поляризована, потому что на внутренней и наружной поверхностях она несет разные электрические заряды.
33. Для мякотного нервного волокна характерно сальтаторное проведение возбуждения, потому что в нем возбуждение возникает только в области насечек миелина.

34. Эндоневрий покрывает снаружи пучки нервных волокон и состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани, выполняющей трофическую функцию.

35. Нерв покрыт снаружи периневрием из рыхлой волокнистой соединительной ткани.

Задание 1.9. Рефлекторная дуга.

Выполните рисунки-схемы простой и сложной соматической рефлекторной дуги, а также симпатической и парасимпатической вегетативной рефлекторной дуги. Сделайте обозначения и письменно ответьте на вопросы:

1. В чем заключается сущность понятий «простая и сложная рефлекторная дуга»; «моносинаптическая и полисинаптическая рефлекторная дуга»; «симпатическая и парасимпатическая вегетативная рефлекторная дуга»; «чувствительный, вставочный и двигательный нейроны»; «нервное волокно и нерв»; «синапс»; «нервный импульс»; «раздражитель»; «возбудимость и возбуждение»; «проводимость и проведение импульса»; «исполнительный (рабочий) орган»; «рецептор»; «эффектор»?

2. Где в соматической и вегетативной рефлекторных дугах располагаются тела чувствительных нейронов?

3. Где в соматической рефлекторной дуге располагаются тела вставочных нейронов?

4. Где в соматической рефлекторной дуге располагаются тела двигательных нейронов?

5. Где располагаются тела первых и вторых двигательных нейронов в вегетативной рефлекторной дуге?

6. В чем заключаются отличия между расположением вегетативных ганглиев в составе симпатической и парасимпатической вегетативных рефлекторных дуг? В чем заключаются отличия между расположением вегетативных и спинномозговых ганглиев в составе вегетативной и соматической рефлекторных дуг?

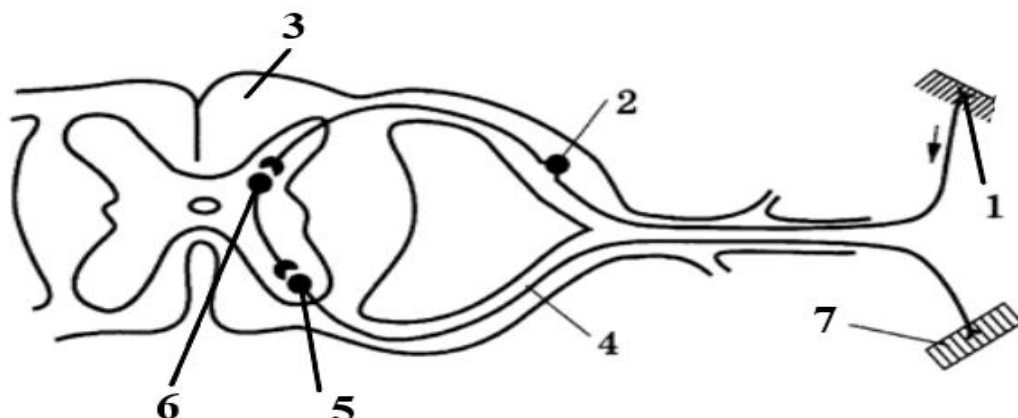
7. Где в организме и какими нервными окончаниями начинаются и заканчиваются соматическая и вегетативная рефлекторные дуги?

8. Установите последовательность звеньев рефлекторной дуги спинномозгового рефлекса. Запишите соответствующую правильную последовательность цифр: 1) вставочный нейрон; 2) аксон чувствительного нейрона; 3) рецептор; 4) исполнительный орган; 5) тело чувствительного нейрона; 6) двигательный нейрон.

9. Установите правильную последовательность прохождения нервным импульсом звеньев рефлекторной дуги условного рефлекса: 1) центр слюноотделения; 2) чувствительный нейрон; 3) временная связь; 4) зрительный центр; 5) слюнные железы; 6) рецепторы глаза; 7) двигательный нейрон; 8) подкорковые образования.

10. Какой тип рефлекторной дуги изображен на рисунке? Выберите верно обозначенные подписи к рисунку из предложенных. Запишите цифры, под

которыми они указаны: 1) рецептор; 2) тело чувствительного нейрона в переднем корешке спинного мозга; 3) серое вещество спинного мозга; 4) двигательный нейрон в заднем корешке спинного мозга; 5) тело двигательного нейрона; 6) тело вставочного нейрона; 7) железа - исполнительный орган.



Задание 1.10. Потенциал покоя и потенциал действия.

Используя дополнительные источники информации, дайте ответы на вопросы.

1. Какие клетки и ткани относятся к возбудимым?
2. Какова концентрация ионов натрия снаружи клетки и под мембраной нейрона в состоянии покоя?
3. Какова концентрация ионов калия снаружи нейрона клетки и под мембраной в состоянии покоя?
4. Какова концентрация ионов хлора снаружи нервной клетки и под мембраной в состоянии покоя?
5. Сравните проницаемость мембраны для ионов K^+ и Na^+ ? В чем причины отличий?
6. Какой ион, в основном, обеспечивает формирование *ППП*?
7. Какое состояние характерно для натриевых каналов, когда нервная клетка находится в состоянии покоя?
8. Какое состояние характерно для калиевых каналов, когда нервная клетка находится в состоянии покоя?
9. Чему равен *ППП* в возбудимых клетках?
10. Имеется ли мембранный *ППП* в невозбудимых клетках?
11. Что такое пассивный ионный транспорт и активный транспорт ионов?
12. Каким образом калий-натриевый насос поддерживает *ППП*?
13. Какому закону подчиняется генерация *ПД*?
14. Какой пусковой механизм приводит к деполяризации мембраны?
15. За счет каких процессов происходит реполяризация мембраны нейрона?
16. Чем обусловлена гиперполяризация мембраны?
17. Какие ионы обеспечивают начало формирования *ПД*?
18. Что происходит с внешними (*m*-воротами) и внутренними (*h*-воротами) натриевых каналов во время покоя и при деполяризации?
19. Что происходит с внешними (*m*-воротами) и внутренними (*h*-воротами) натриевых каналов во время инверсии и реполяризации?

20. Что происходит с воротами калиевых каналов во время деполяризации и реполяризации?

21. Почему миелинизированные аксоны лягушки 3.5 мкм проводят импульсы со скоростью 30 м/сек, тогда как аксоны кошки такого же диаметра – со скоростью 90 м/сек?

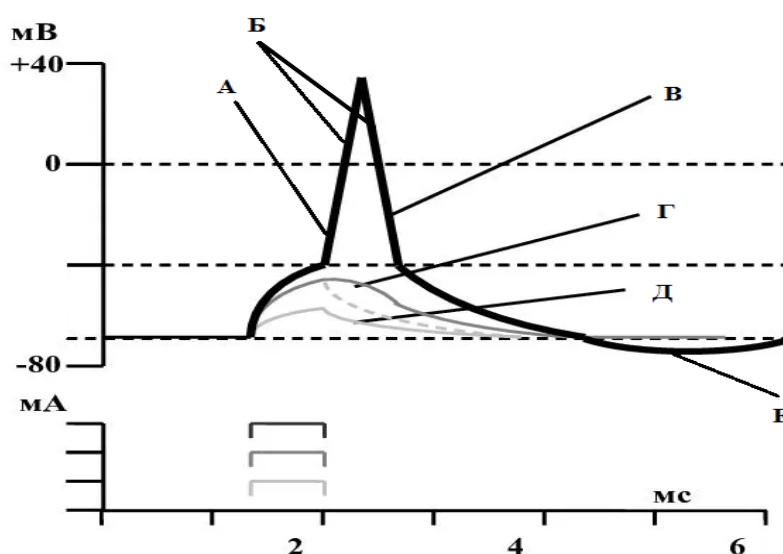
22. В каком направлении будет распространяться нервный импульс при экспериментальном формировании возбуждения в середине аксона?

23. Назовите причину одностороннего проведения возбуждения в синапсах?

24. Как называется процесс воздействия раздражителя на живую клетку?

25. Как называется уровень деполяризации мембраны, при котором возникает ПД?

26. Какой цифрой обозначена фаза ПД, обусловленная усилением диффузии ионов натрия в клетку? Какой цифрой на этом рисунке показана реполяризация?



27. Что происходит с натриевой проницаемостью клеточной мембраны при развитии процесса возбуждения?

28. Какие из ионов играют ведущую роль в создании потенциала покоя нервного волокна?

29. Для каких ионов резко возрастает проницаемость клеточной мембраны при развитии процесса возбуждения?

30. Какие ионы необходимы для осуществления выхода медиатора в синаптическую щель?

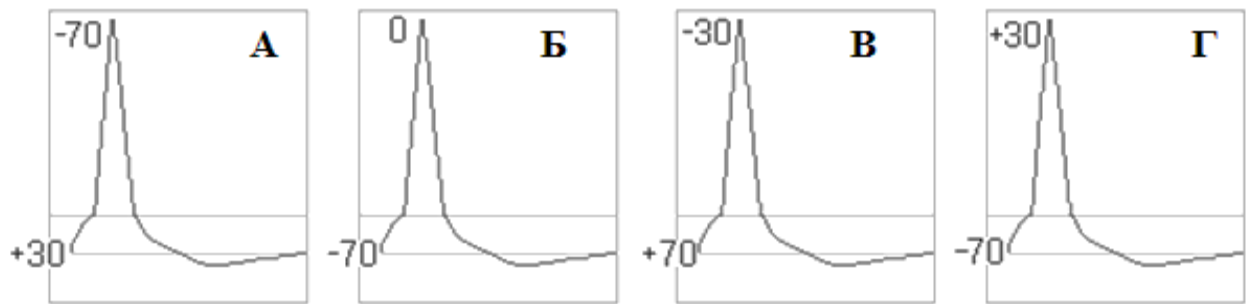
31. Как называются, процессы, приводящие к уменьшению ПП?

32. Как изменится ПП гигантского аксона кальмара, если концентрация ионов калия внутри и вне клетки будет уравнена?

33. В каком месте нейрона впервые возникает ПД, который затем распространяется по аксону?

34. Как изменится ПП, если поток натрия внутрь клетки увеличится, а количество калия останется прежним?

35. На каком графике правильно отражены значения динамики заряда мембраны в различные моменты развития ПД?



36. Какова скорость проведения возбуждения характерна для мякотных и безмякотных нервных волокон? Как объяснить ее с точки зрения функциональной организации этих структур нервной ткани? В чем состоят сходство и различия в проведении импульса по нервным волокнам разного строения?

37. Во сколько раз должен быть увеличен диаметр безмякотного нервного волокна, чтобы скорость проведения нервного импульса увеличилась в 10 раз?

38. В чем причина того, что возбудимость нервных волокон выше, чем мышечных?

39. Почему гиперполяризация мембраны приводит к снижению возбудимости?

40. Как изменится III , если заблокировать натриевые каналы?

41. Как изменится III , если заблокировать работу Na-K-АТФ-азы?

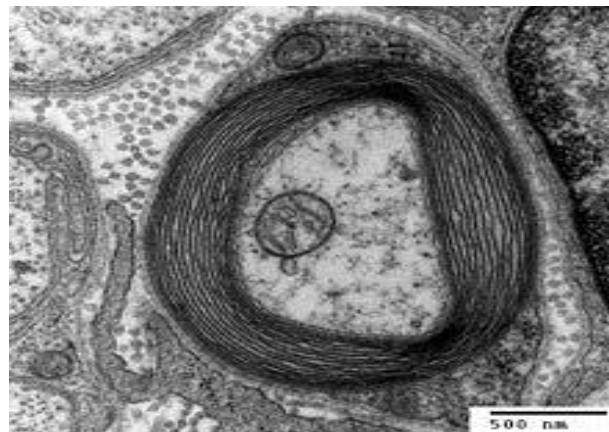
42. Если бы клеточная мембрана была абсолютно непроницаемая для ионов, как бы изменилась величина III ?

43. Тетродотоксин - это яд, блокирующий натриевые каналы клеточной мембраны. Как повлияет этот яд на величину III ?

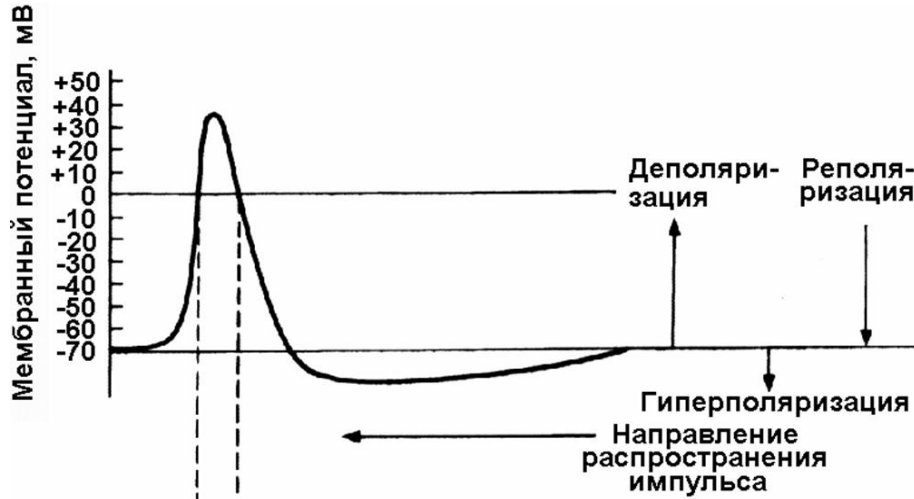
44. При обработке нерва тетродотоксином III увеличивается, а II не возникает. В чем причина этих различий?

45. Батрахотоксин - сильный нейротоксин, который значительно увеличивает натриевую проницаемость мембраны в покое. Как этот яд повлияет на величину III ?

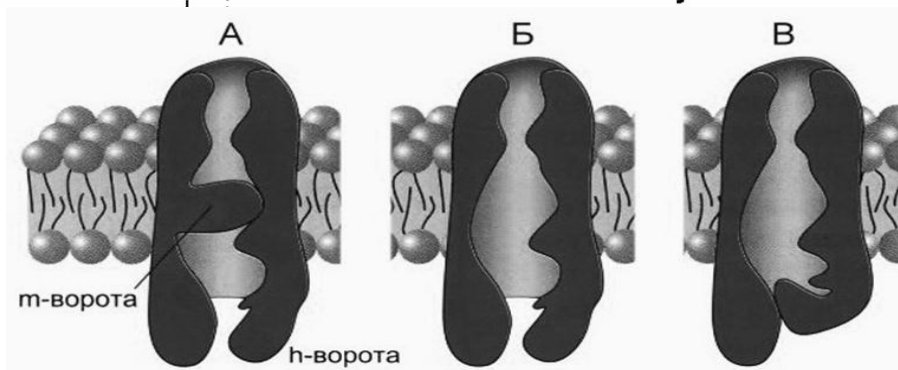
46. Объясните, какая структура показана на микрофотографии? Каким образом она обеспечивает высокую скорость проведения импульса вплоть до 120 м/с?



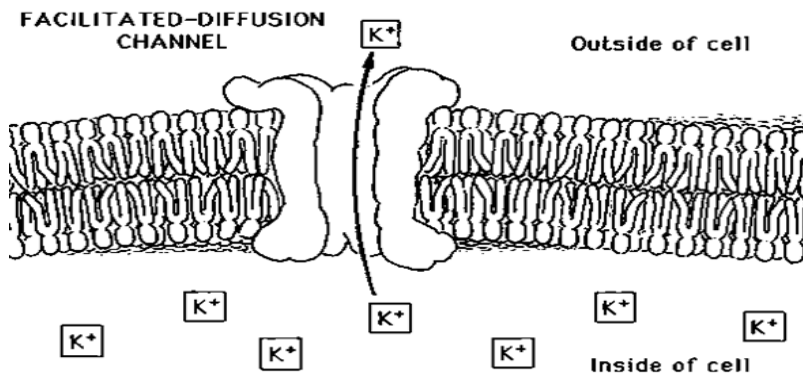
46. Поясните ниже следующие рисунки под буквами А – Г:



А



Б



В



Г

47. Поставлено два опыта на гигантском аксоне кальмара. В каждом опыте ионный состав содержимого аксона и наружной среды был такой же, как и в естественных условиях. Затем наружную среду разбавляли в 10 раз. В первом опыте разбавление производили изотоническим раствором сахарозы, во втором - дистиллированной водой. Как изменилась величина потенциала покоя в каждом случае?

48. Величина *ПП*, даже при отсутствии воздействия на клетку или волокно, испытывает некоторые колебания. С чем это связано?

49. Изменится ли величина *ПП*, если искусственно снизить на 30 % концентрацию ионов K^+ внутри нервного волокна?

50. Как изменится кривая *ПД* при замедлении процесса инактивации натриевых каналов?

51. Концентрацию ионов натрия внутри нервной клетки повысили. Как это влияет на возникновение *ПД*?

52. Если при раздражении нерва активация натриевых и калиевых каналов происходила бы не последовательно, а одновременно, к чему бы это привело?

53. При каких обстоятельствах ионы могут перемещаться через ионный канал из области своей низкой концентрации?

Задание 1.11. Тест.

Выполните тест, выбрав один правильный ответ.

1. Цитоскелет нервной клетки представлен

- а) субстанцией Ниссля
- б) нейротрубочками, нейрофиламентами, микрофиламентами
- в) невролеммой и ЭПС
- г) субстанцией Ниссля и невролеммой.

2. Тигроидное вещество образовано

- а) нейрофиламентами
- б) аксонным холмиком
- в) цитоскелетом
- г) митохондриями
- д) гранулярной ЭПС.

3. Вещество Ниссля располагается в

- а) рецепторах
- б) синапсах
- в) только в дендритах
- г) только в перикарионе
- д) в дендритах и перикарионе.

4. Шипиками нейрона называют

- а) цистерны гранулярной эндоплазматической сети
- б) цистерны агранулярной эндоплазматической сети

- в) выросты дендритов
- г) выросты аксонов
- д) окончания дендритов.

5. Аксональный транспорт характеризуется тем, что

- а) это трансмембранный перенос веществ через невролемму аксона
- б) от тела в отростки нейрона он называется антероградным, от отростков к телу нейрона называется ретроградным
- в) обеспечивает только однонаправленный транспорт веществ по аксону
- г) является механизмом передачи импульса по длинному отростку нейрона.

6. Тела нейронов, дендриты которых образуют мышечные веретена, по функции относятся к

- а) нейросекреторному
- б) двигательному
- в) ассоциативному возбуждающему
- г) чувствительному
- д) ассоциативному тормозному.

7. Тела нейронов, аксоны которых образуют эффекторы в гладкой мышечной ткани, располагаются в

- а) передних рогах спинного мозга
- б) боковых рогах спинного мозга
- в) задних рогах спинного мозга
- г) вегетативных ганглиях
- д) спинномозговых ганглиях.

8. Специализированные межклеточные контакты, передающие импульсы от одного нейрона к другому при помощи нейромедиатора, называются

- а) нексусами
- б) десмосомами
- в) коннексонами
- г) химическими синапсами
- д) электрическими синапсами.

9. В составе синапса синаптические везикулы содержат

- а) медиатор
- б) модулятор
- в) фермент
- г) гормон
- д) стимулятор.

10. Тормозными нейромедиаторами нервной системы являются

- а) ацетилхолин
- б) дофамин
- в) норадреналин
- г) гамма-аминомасляная кислота.

11. В поддержании синаптической функции нейрона участвуют
- аксоплазматический ток
 - медленный ток
 - быстрый ток
 - дендритный ток
 - ретроградный ток.
12. Чувствительные нервные окончания – это концевые аппараты
- аксонов чувствительных нейронов
 - дендритов афферентных нейронов
 - астроцитов
 - аксонов вставочных нейронов.
13. По строению чувствительные нервные окончания делятся на
- свободные, неинкапсулированные, инкапсулированные
 - моторные бляшки
 - экстерорецепторы, интерорецепторы и проприорецепторы
 - секреторные нервные окончания.
14. Для нейромышечного соматического синапса характерен медиатор
- ацетилхолин
 - норадреналин
 - серотонин
 - гамма-аминомасляная кислота
 - гистамин.
15. В состав пластинчатого тельца Фатера-Пачини не входят
- нейролеммоциты
 - фибробласты
 - коллагеновые волокна
 - нервные волокна
 - миелиновая оболочка.
16. Одностороннее проведение импульса в области синапса определяется
- системой нейрофибрилл и нейротрубочек
 - наличием митохондрий
 - аксоплазматическим током веществ
 - наличием рецепторного белка на постсинаптической мембране
 - присутствием спутниковых глиальных клеток.
17. Изменение длины мышечных волокон регистрируется
- нервно-сухожильными веретенами
 - нервно-мышечными окончаниями
 - осязательными эпителиоцитами
 - нервно-мышечными веретенами
 - пластинчатыми тельцами.

18. В состав инкапсулированного нервного окончания входят

- а) терминальные веточки аксонов и нейроглия
- б) терминали дендритов, соединительная ткань и фиброциты, глиоциты
- в) астроциты и микроглиоциты
- г) миелиновая оболочка и нейролеммоциты
- д) мезаксон и перехваты Ранвье.

19. Основным химическим компонентом в составе миелина являются

- а) нуклеиновые кислоты
- б) гликозаминогликаны
- в) РНК
- г) АТФ
- д) липиды.

20. Что такое насечки миелина?

- а) утолщения миелиновой оболочки
- б) межузловые перехваты
- в) ядра шванновских клеток
- г) остатки цитоплазмы леммоцитов между витками мезаксона
- д) зона мезаксона.

21. Структурные компоненты безмякотного нервного волокна - это

- а) концентрические наслоения плазмолеммы нейролеммоцитов
- б) один осевой цилиндр
- в) несколько осевых цилиндров
- г) межузловые перехваты
- д) микроглиоциты.

22. Открытый участок мембраны осевого цилиндра мякотного нервного волокна, в котором миелиновая оболочка прерывается, называется

- а) терминаль аксона
- б) перехват Ранвье
- в) пресинаптическая терминаль
- г) аксонный холмик
- д) постсинаптическая мембрана.

23. Изолирующую и трофическую функцию в мякотном нервном волокне выполняют

- а) нейрофиламенты
- б) периферические олигодендроциты
- в) мембрана аксона
- г) микротубулы
- д) микроглиоциты.

24. Импульс в безмякотных нервных волокнах распространяется

- а) через участки волокна, покрытые миелиновой оболочкой
- б) в направлении движения аксоплазмы

- в) непрерывно вдоль всей мембраны от возбужденного участка к расположенному рядом невозбужденному участку
- г) непрерывно по мембране от невозбужденного участка к возбужденному
- д) сальтаторно.

25. Возбуждение в мякотных нервных волокнах распространяется

- а) непрерывно вдоль всей мембраны от возбужденного участка к невозбужденному участку
- б) по нейрофибриллам
- в) в направлении движения аксоплазмы
- г) сальтаторно
- д) в направлении против движения аксоплазмы.

26. Для мякотных нервных волокон характерны все признаки, кроме

- а) одного осевого цилиндра
- б) нескольких осевых цилиндров
- в) нейрофиламентов
- г) нейролеммоцитов.

27. Наличие нескольких осевых цилиндров характерно для

- а) миелинового нервного волокна
- б) немиелинизированного нервного волокна
- в) коллагенового волокна
- г) эластического волокна
- д) мышечного волокна.

28. Нейроглия, выстилающая сосудистые сплетения желудочков мозга и спинномозговой канал, образована

- а) протоплазматическими астроцитами
- б) эпендимоцитами
- в) волокнистыми астроцитами
- г) олигодендроглиоцитами
- д) микроглиоцитами.

29. К макроглии относятся следующие клетки:

- а) эпендимоциты, астроциты и олигодендроглиоциты
- б) астроциты, леммоциты и тимоциты
- в) олигодендроглиоциты и нейроны
- г) астроциты, нейролеммоциты и гистиоциты
- д) макрофаги нервной ткани, астроциты и эпендимоциты.

30. Какие клетки играют главную роль в регенерации нервных волокон

- а) шванновские клетки
- б) центральные олигодендроциты
- в) эпендимоциты
- г) волокнистые астроциты
- д) микроглия.

31. В формировании патологической дегенерации нервных волокон основная роль принадлежит

- а) эпендимоцитам
- б) волокнистым астроцитам
- в) протоплазматическим астроцитам
- г) нейролеммоцитам
- д) микроглии.

32. В образовании цереброспинальной жидкости участвуют

- а) астроциты волокнистые
- б) астроциты протоплазматические
- в) нейролеммоциты
- г) олигодендроциты
- д) эпендимоглиоциты.

33. Дубликатура плазмалеммы нейролеммоцита формирует

- а) мезаксон
- б) аксон
- в) дендрит
- г) синапс
- д) плазмоцит.

34. Мезаксон образуется

- а) специализированным участком нейрона
- б) плазмолеммой нейролеммоцита
- в) базальной мембраной
- г) невролеммой
- д) насечками миелина.

35. Какие виды астроцитов имеют длинные и слабоветвящиеся отростки

- а) мантийные
- б) шванновские
- в) протоплазматические
- г) волокнистые.

36. Какие виды астроцитов имеют толстые и короткие отростки

- а) мантийные
- б) шванновские
- в) протоплазматические
- г) волокнистые.

37. Клетками глии периферической нервной системы являются

- а) эпендимоциты
- б) астроциты
- в) микроглиоциты
- г) нейролеммоциты.

38. Глиальные клетки, имеющие на поверхности реснички, которые способствуют току цереброспинальной жидкости, - это

- а) эпендимоциты
- б) астроциты
- в) микроглиоциты
- г) нейролеммоциты
- д) нейриты.

39. В сером веществе среди глиальных клеток преобладают

- а) нейроны
- б) протоплазматические астроциты
- в) микроглиоциты
- г) нейролеммоциты
- д) волокнистые астроциты.

40. В белом веществе среди глиальных клеток преобладают

- а) нейроны
- б) протоплазматические астроциты
- в) микроглиоциты
- г) нейролеммоциты
- д) волокнистые астроциты.

41. Глиоцит, имеющий длинные, слабоветвящиеся отростки, а также локализующийся в белом веществе, - это

- а) эпендимоцит
- б) микроглиоцит
- в) волокнистый астроцит
- г) протоплазматический астроцит.

42. Глиоцит, имеющий короткие, слабоветвящиеся отростки и локализующийся в сером веществе, - это

- а) эпендимоцит
- б) микроглиоцит
- в) волокнистый астроцит
- г) протоплазматический астроцит.

43. В состав гематоэнцефалического барьера входят

- а) протоплазматические астроциты
- б) микроглиоциты
- в) нейролеммоциты
- г) мантийные клетки.

44. Термин «Нейрон» ввёл в научный обиход

- а) К. Гольджи
- б) С. Рамон-и-Кахаль
- в) Ч. Шеррингтон
- г) Г. Вальдейер.

Задание 1.12. Таблицы.

Используя дополнительную литературу, заполните сравнительные таблицы по предложенным ниже шаблонам (табл. 1.4 – 1.8).

Таблица 1.4 - Строение и функционирование различных структур нейрона

№	Элемент анализа	Расположение в нервной системе	Строение	Функции
1	Тело (перикарион)			
2	Дендриты			
3	Чувствительные нервные окончания			
4	Аксон			
5	Двигательные нервные окончания			

Таблица 1.5 - Сравнительная характеристика чувствительных, двигательных и вставочных нейронов в нервной системе

№	Элемент анализа	Чувствительные нейроны	Двигательные нейроны	Вставочные нейроны
1	Расположение тел и дендритов			
2	Расположение аксонов			
3	Названия нервных окончаний			
4	Направление проведения импульса			

Таблица 1.6 - Сравнительная характеристика мягкотных и безмякотных нервных волокон

№	Элемент анализа	Безмякотные волокна	Мякотные волокна
1	Расположение в нервной системе		
2	Количество аксонов в составе волокна		
3	Диаметр волокна		
4	Строение глиальной оболочки вокруг осевого цилиндра		
5	Скорость проведения нервного импульса		

Таблица 1.7 - Анатомо-функциональный анализ различных видов нейроглии

Тип нейроглии	№	Вид нейроглии	Форма и размеры клеток	Морфо-функциональные особенности отростков	Морфо-функциональные особенности органоидов и плазмалеммы	Расположение в нервной системе	Функции
Макроглия	1	Эпендима (эпендимоциты)					
	2	Астроглия (протоплазматические астроциты)					
	3	Астроглия (волокнистые астроциты)					
	4	Олигодендроглия (олигодендроциты)					
	5	Олигодендроглия (шванновские клетки)					
Микроглия	1	Клетки Гортега					
	2	Гистиоциты					

Таблица 1.8 - Характеристика различных видов синапсов

Функциональная группа	№	Название синапса	Форма нервного окончания	Строение, клеточный состав	Расположение в организме	Функция
Чувствительные нервные окончания (рецепторно-нейрональные синапсы)	1	Осязательные диски Меркеля				
	2	Рецепторы Эймерова органа				
	3	Тельца Фатера-Пачини (пластинчатые тельца)				
	4	Тельца Мейснера (осязательные тельца)				
	5	Тельца Гольджи-Мацони (луковицеобразные тельца)				
	6	Концевые колбы Краузе				
	7	Тельца Руффини				
	8	Генитальные тельца (тельца Догеля)				
	9	Тельца Хербста (у птиц)				
	10	Тельца Грандри (у птиц)				
	11	Рецепторы гладкой мышечной ткани				
	12	Нервно-мышечное веретено				
	13	Нервно-сухожильное веретено				
Двигательные нервные окончания (нейроэффторные синапсы)	1	Моторные бляшки (мионевральные синапсы)				
	2	Двигательные нервные окончания в гладких мышцах				
	3	Секреторные нервные окончания				
Межнейронные синапсы	1	Аксо-дендритические синапсы				
	2	Аксо-соматические синапсы				
	3	Аксо-аксональные синапсы				

Задание 1.13. Проблемно-ориентированные задачи.

1. На гистологическом препарате под световым микроскопом обнаружена веретеновидная нервная клетка, имеющая два отростка, отходящих от тела от разных полюсов. К какому типу нейронов она относится? В каких структурах нервной системы располагаются нейроны такого типа? Какие нервные окончания несет этот нейрон?

2. Синаптоподин (pp44) – связанный с актином белок, обеспечивающий нормальное функционирование клеток нефронов (подоцитов) и дендритов. Синаптоподин связан с работой цитоскелета и формированием шипикового аппарата, а его отсутствие делает этот процесс невозможным. В популяции нервных клеток новой коры большого мозга у крыс инактивирован ген белка синаптоподина. К нарушению формирования каких функций нейронов (в указанных областях мозга) приведёт данное воздействие?

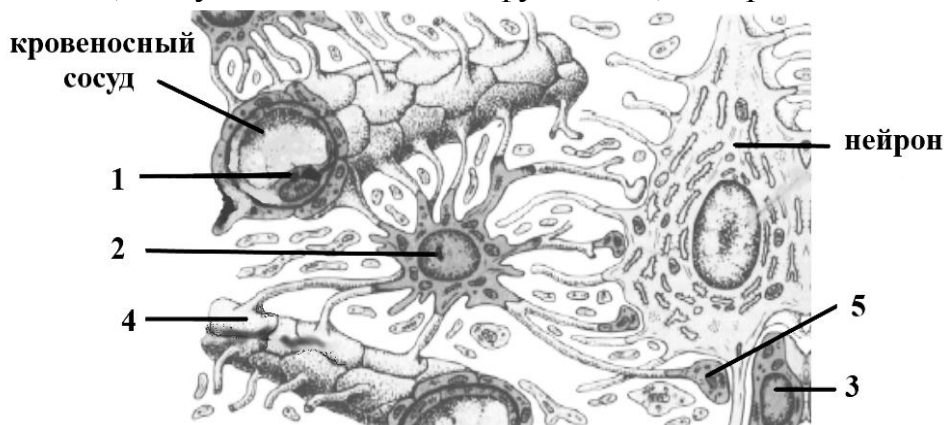
3. В типичном униполярном нейроне, аксон которого окружён хорошо развитой миелиновой оболочкой, обработке тетродотоксином подверглась только область аксонального холмика. Повлияет ли это воздействие на способность такой клетки к генерации нервного импульса?

4. В организм человека введены вещества, блокирующие выработку адреналина. В каких синапсах будут наблюдаться изменения?

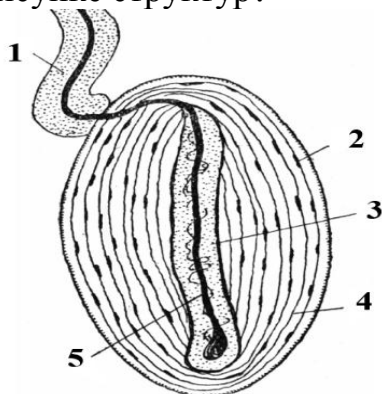
5. При электрофизиологическом исследовании обнаружено, что скорость проведения нервного импульса по одному нервному волокну - 1-2 м/сек, по другому – 120 м/сек. К какому типу относятся эти волокна? Чем они отличаются друг от друга, чем похожи? Дайте морфо-функциональное объяснение причинам разной скорости распространения импульса по этим волокнам.

6. У больного эпилепсией судорожный приступ, обусловленный возникновением в нервной ткани патологического очага повышенной возбудимости. Врачу удалось купировать приступ введением пациенту диазепама - лекарственного препарата, усиливающего действие ГАМК. Объясните противосудорожное действие диазепама.

7. Нервная ткань отграничена от общего кровотока гематоэнцефалическим барьером (*ГЭБ*), который обеспечивает постоянную и оптимальную по химическому составу среду для ее функционирования. Это высоко селективный фильтр, так как он препятствует проникновению к нейронам циркулирующих в крови токсинов, метаболитов, иммунных факторов, микроорганизмов. *ГЭБ* также избирательно регулирует поступление ряда питательных и биоактивных веществ в межклеточные пространства нервной ткани. В его состав входит тканевая жидкость, которая занимает 15% от общего объема мозга и окружает нейроны и нейроглию. Вторым компонентом *ГЭБ* представлен эндотелиальными клетками капилляров, которые располагаются между кровью и тканевой жидкостью. Третий компонент – состоит из глиоцитов, которые расположены между кровью, сосудами, тканевой и спинномозговой жидкостью. Проанализируйте представленный ниже рисунок. Используя знания о нейроглии, определите клеточный состав *ГЭБ*, обозначив клетки, данные под цифрами 1 - 3. Какие особенности организации этих клеток (цифры 4 – 5) могут способствовать функциям, которые выполняет *ГЭБ*?



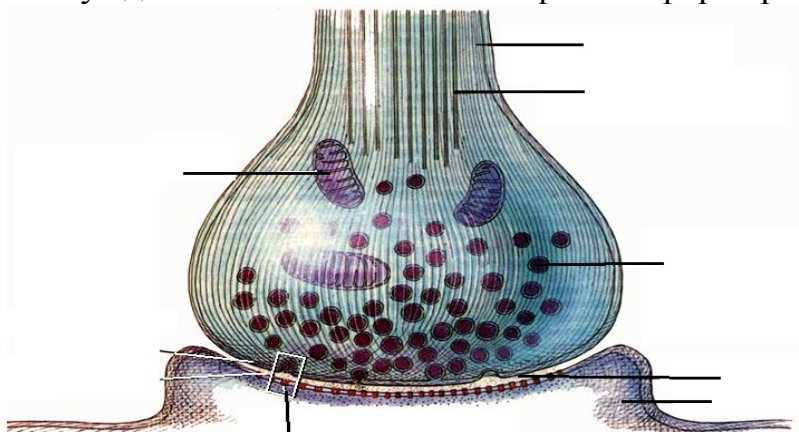
6. На рисунке изображено похожее на луковицу тельце Фатера-Пачини, которое располагается в коже пальца человека. В нем: 1 – нервное волокно, подходящее к тельцу; 2 и 4 – соединительнотканная капсула и ядра ее клеток; 3 – центральная колба; 5 – осевой цилиндр. Учтите такое строение, предположите, какую функцию выполняет этот рецептор, и каков механизм взаимодействия обозначенных на рисунке структур?



7. Каким образом увеличение количества терминалей у аксона и дендритного ветвления у всех нейронов в составе рефлекторной дуги может способствовать более эффективной двигательной реакции исполнительного органа?

8. На фотографии представлен синапс. В его правой части видны мелкие пузырьки, в левой части они отсутствуют. Где расположен в этом синапсе (справа или слева) пресинаптический отдел? В каком направлении этот синапс проводит возбуждение (слева направо, или наоборот)? Почему?

9. Сделайте рисунок «Строение и функции химического синапса» и обозначьте: 1 – пресинаптическое расширение; 5 – постсинаптическую мембрану; 2 – постсинаптическое расширение; 6 – субсинаптическую мембрану; 3 – пресинаптическую мембрану; 7 – везикулы с медиатором; 4 – синаптическую щель; 8 – митохондрии. С помощью стрелок покажите направления движения медиатора в синапсе. Опишите последовательные этапы синаптической передачи возбуждения и сопоставьте их с фазами формирования ПД.



10. Что происходит в нервном центре, если импульсы поступают к его нейронам с частотой, при которой ацетилхолин не успевает полностью разрушиться ферментом холинэстеразой и накапливается у постсинаптической мембраны в большом количестве?

ТЕМА 2. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ

2.1 Гистогенез нервной ткани

Согласно биогенетическому закону Геккеля-Мюллера, эмбриональные процессы являются отражением филогенеза, и поэтому их изучение у разных животных позволяет лучше понять эволюционное развитие нервной системы. У хордовых животных нервная ткань развивается из *нервной трубки*, образующейся из нейроэктодермы в результате перемещения клеточных масс зародыша - *нейруляции*. Механизмы образования нервной трубки в эмбриогенезе хордовых, и, прежде всего, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, сходны. Зародыш, претерпевающий эти изменения, называется *нейрулой*. В осевом комплексе органов нейрулы нервная трубка *всегда располагается дорзально*. Под ней находится материал хордомезодермы. К ним прилегают сомиты (клетки дорзальной сегментированной мезодермы). Вентрально лежат кишечная трубка и спланхнотом (вентральная несегментированная мезодерма).

Нейруляция начинается на стадии двуслойного зародыша. Сначала обособляются клетки хордомезодермы, которые инициируют развитие нервной пластинки. Это процесс *первичной эмбриональной индукции*, в котором велика роль сигнальных молекул, индуцирующих в эктодерме дифференцировку клеток нейроэпителия, из которого будут формироваться почти все элементы нервной ткани. Среди индукторов наиболее известны, например, такие как *хордин*, *ноггин*, *фоллистатин* и *фактор Shh*. Белок *кадгерин* вызывает инвагинацию нервной трубки и образование нервного гребня.

Образование нервной пластинки в гастреле начинается с изменения формы недифференцированных мультипотентных клеток эктодермы, расположенных в центре дорсальной области эктодермы. Они удлиняются, у них суживаются полюса, тогда как клетки, из которых будет дифференцироваться эпидермис, наоборот, уплощаются. Именно из удлиненных клеток эктодермы формируется нервная пластинка, материал которой занимает не менее 50% площади всей эктодермы. Недифференцированные стволовые (или зачатковые) клетки нервной пластинки имеют несколько названий: *СНЭК* - *стволовые нейроэктодермальные клетки*, или *медуллобласты*. Дифференцировка клеток нейроэктодермы связана с функциями микротрубочек и микрофиламентов. Вначале микротрубочки ориентированы в цитоплазме стволовых клеток случайно, хаотично, а затем они выстраиваются параллельно удлиняющейся оси клетки. В апикальном сужении принимают участие актиновые микрофиламенты, кольцеобразно окружающие полюса клеток. Сокращение микрофиламентов стягивает апикальные концы каждой клетки.

Вскоре после обособления на дорсальной поверхности эктодермы, края нервной пластинки утолщаются и движутся вверх, образуя *нервные валики*. В центре нервной пластинки возникает *U-образное продольное углубление* - *нервный желобок*. Нервные валики, приподнимаясь, двигаются навстречу друг другу и затем сливаются по срединной линии зародыша. Замыкающаяся в нервную трубку нервная пластинка погружается под по-

кровенную эктодерму. Внутри замкнувшейся нервной трубки находится полость – *невроцель*. Клетки в области, соединяющей эктодермальный покровный эпителий с нервной трубкой, представляют собой презумптивный материал *нервного гребня* (рис. 2.1).

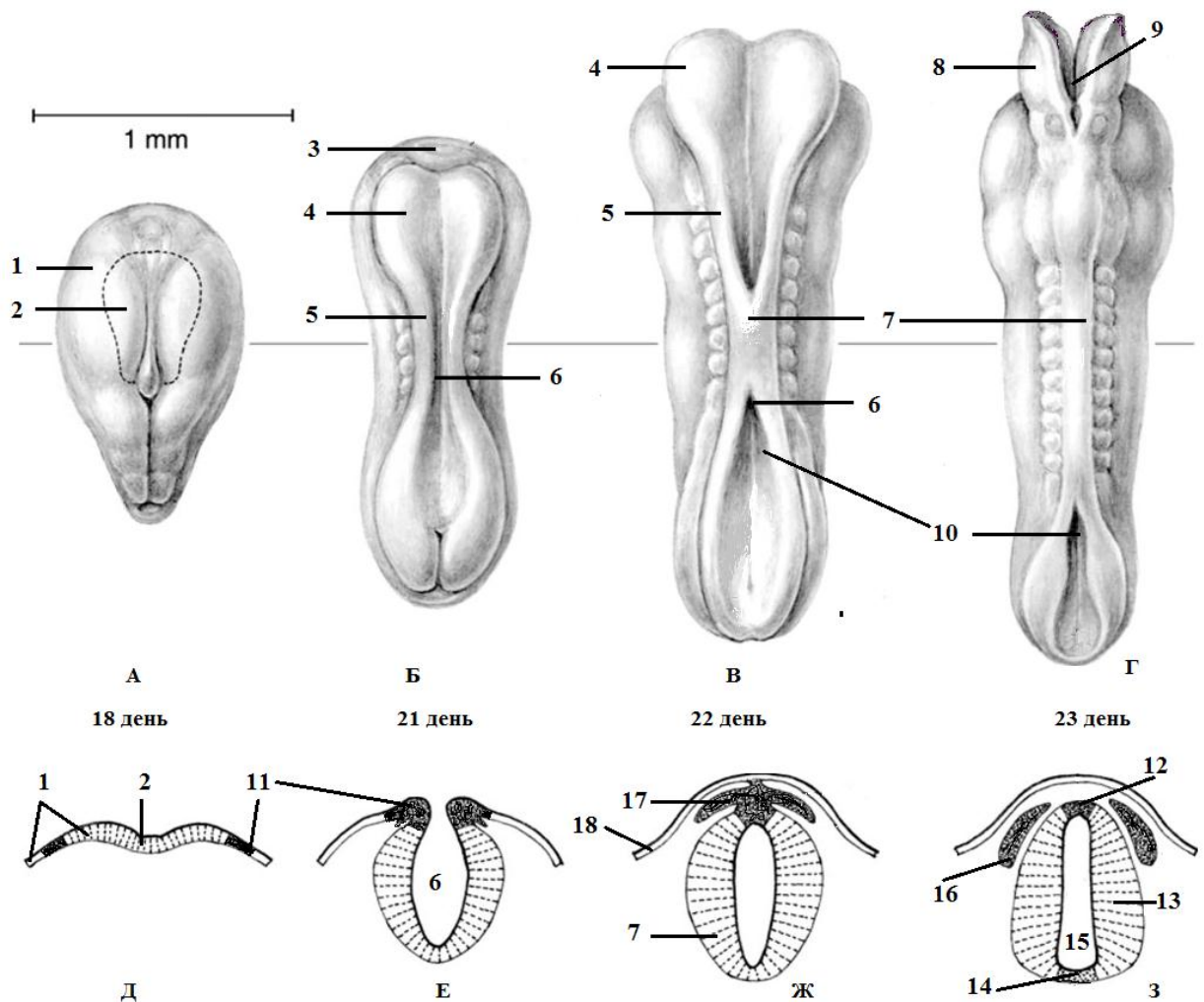


Рис. 2.1. Ранние этапы формирования нервной трубки на примере нейруляции у человека (По: R. Nieuwenhuys, 1999) :

А - Г – реконструкция начальных этапов формирования нервной трубки (вид с дорзальной поверхности), Д - З – поперечные срезы эмбриона на тех же стадиях развития;

1 – эктодерма, 2 – нервная пластинка, 3 – отверстие амниона, 4 – мозговая пластинка, 5 – нервная складка, 6 – нервный желобок, 7 – дифференцирующаяся нервная трубка, 8 – зачаток головного мозга, 9 – передний нейропор, 10 – задний нейропор, 11 – нервный гребень, 12 – крыловидная пластинка, 13 – латеральная пластинка, 14 – базальная пластинка, 15 – полость первичных мозговых желудочков, 16 – зачатки спинальных ганглиев, 17 – ганглионарная пластинка, 18 - покровная эктодерма

Важнейшей характеристикой клеток нервного гребня является их *полипотентность*, то есть способность давать начало клеткам разных тканевых типов, в том числе не имеющим нервную природу. Клетки нервного гребня мигрируют по всему зародышу и дифференцируются в клетки периферической нервной системы, нейролеммоциты, клетки вегетативных ганглиев и пигментциты. Из клеток нервного гребня образуются чувствительные псевдоуниполярные нейроны, из которых строится *ганглионарная* (или *ганглиоз-*

ная) *пластинка* – материал будущих спинномозговых узлов. Нервный гребень происходит из эктодермы, но его значение для развития зародыша так велико, что иногда его называют *четвертым зародышевым листком*.

Таким образом, клеточный ответ на индукцию приводит к трансформации плоского недифференцированного слоя эктодермальных клеток в клетки трех типов: 1) клетки нервной трубки, 2) клетки эпидермиса кожи и 3) клетки нервного гребня в области между нервной трубкой и эпидермисом. Замыкание нервной пластинки в нервную трубку происходит *не одновременно* по всей нейроэктодерме. Например, у птиц и млекопитающих, замыкание в нервную трубку и ее дифференцировка начинаются в головном конце зародыша, тогда как в хвостовом отделе еще наблюдается первичная полоска, в которой продолжается гастрюляция и образование нервной пластинки.

Как уже отмечалось, нервная трубка на ранних стадиях эмбриогенеза представляет собой однослойный многорядный нейроэпителий, состоящий из вытянутых медуллобластов. В дальнейшем однородный клеточный материал нервной трубки *дифференцируется* в *двух направлениях*: в сторону развития первичных нервных клеток, или *нейробластов*, а также в сторону образования исходных клеток нейроглии - *спонгиобластов*. Дифференцирующиеся клетки образуют 4 *концентрических зоны* нервной трубки (рис. 2.2):

- вентрикулярная (или эпендимная) – по расположению самая внутренняя зона, граничащая с невроцелем;
- субвентрикулярная зона - располагается вокруг вентрикулярной;
- промежуточная (плащевая или мантийная) зона;
- краевая (маргинальная зона или краевая вуаль) – самая наружная зона.

Вентрикулярная (или эпендимная) зона состоит из делящихся клеток цилиндрической формы. Этот внутренний слой выстилает невроцель, который затем становится *центральным каналом* нервной трубки и полостями желудочков головного мозга. Вентрикулярные, или матричные, клетки являются потомками медуллобластов (*СНЭК*). Их часто называют *нейрональными стволовыми клетками (НСК)*. Они являются предшественниками нейробластов и спонгиобластов, то есть клетки вентрикулярного слоя дают начало почти всем типам нервных и глиальных клеток ЦНС (за исключением микроглии). Вплоть до поздних стадий эмбриогенеза НСК сохраняют способность к образованию нейробластов и спонгиобластов. Стволовые клетки постоянно митотически делятся. Вначале каждая стволовая клетка делится на две дочерние. Одна из них мигрирует в толщу боковых стенок нервной трубки, в промежуточный (мантийный) слой, а другая остается в вентрикулярном. Клетки, которые остаются в вентрикулярной зоне, дифференцируются в эпендимоциты, которые образуют выстилку (или *эпендиму*) центрального канала и полостей желудочков мозга.

Субвентрикулярная зона состоит из клеток, сохраняющих высокую пролиферативную активность и являющихся потомками *НСК*.

Промежуточная (плащевая или мантийная) зона состоит из клеток, переместившихся из вентрикулярной и субвентрикулярной зон – это зона актив-

ной миграции и начала дифференцировки нейробластов и спонгиобластов. Миграция клеток увеличивает толщину нервной трубки и уменьшает просвет центрального канала. Большую роль в миграции клеток играют дифференцирующиеся клетки нейроглии. Например, в эмбриональном мозжечке функционируют *клетки Бергмана*, радиальные отростки которых образуют миграционные пути для перемещения нейробластов к наружной поверхности коры.

Нейробласты достигают мест своего окончательного расположения в структурах ЦНС; утрачивают способность к делению и в дальнейшем дифференцируются в зрелые нейроны. Спонгиобласты дифференцируются в глиобласты, которые продолжают делиться и дают начало новым популяциям глиальных клеток: астроцитам и олигодендроцитам.

Наружная (или маргинальная, краевая) зона является наружным пограничным слоем и в основном содержит нервные волокна и отростки находящихся ниже нейронов.

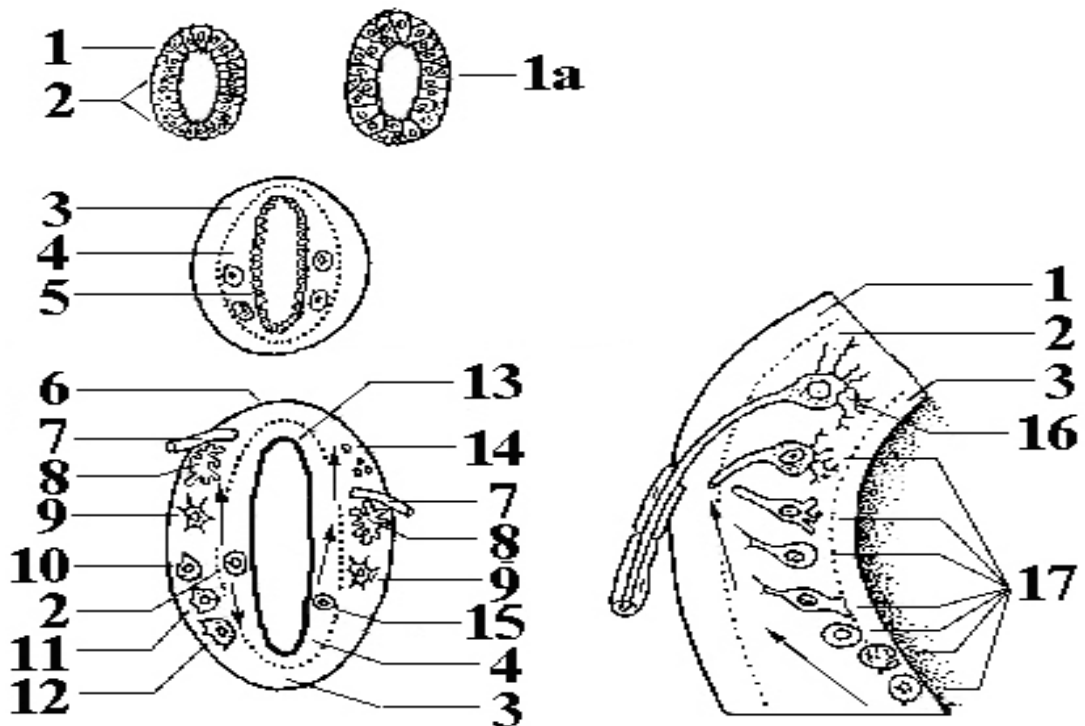


Рис. 2.2. Изменения нервной трубки в процессе эмбриогенеза

(По Дж. Шаде, Д. Форд, 1976) :

- 1 – однослойная нервная трубка, 1а – нейрональный синтиций, 2 – зачатковые клетки,
- 3 – краевой слой, 4 – мантийный слой, 5 – эпендимный слой, 6 – наружная пограничная мембрана, 7 – кровеносный сосуд, 8 – астроцит, 9 – астроцитобласт, 10, 11 – медуллобласты, 13 – внутренняя пограничная мембрана, 14 – микроглия, 15 – спонгиобласт,
- 16 – мультиполярный нейрон с миелинизированным аксоном,
- 17 – последовательные стадии развития мультиполярного нейрона

Дифференцировка нейробластов начинается с того, что стволовая клетка (*НСК*) приобретает веретеновидную или грушевидную форму, а ее ядро смещается в наиболее расширенную часть - перикарион. Отростки цитоплазмы удлиняются и превращаются в аксон и дендриты. Появление в цитоплазме стволовой клетки нейрофибрилл свидетельствует о том, что она завер-

шила дифференцировку в нейробласт. У нейробластов увеличивается количество нейрофибрилл, удлиняются отростки: рост аксонов идет быстрее, чем дендритов. На пятой неделе эмбрионального развития у человека образуются синапсы. Интенсивный рост отростков и образование синапсов продолжается в первые месяцы после рождения: в это время резко возрастает количество дендритов и синапсов. Отростки нейробластов сначала лишены мягкотных оболочек. Их миелинизация начинается после 14 недели эмбриогенеза. С появлением миелиновых оболочек завершается дифференциация нейробластов в нейроны.

Образование миелиновой оболочки нервных клеток начинается с того, что спонгиобласты – будущие шванновские клетки – располагаются друг за другом вдоль нервных отростков и охватывают их своими боковыми выступами. Образуется дубликатура плазмалеммы – мезаксон. При образовании мягкотных нервных волокон мезаксон многократно обматывает отросток нервной клетки. Развитие безмякотных нервных волокон проходит так же, как и мягкотных, однако останавливается на ранних стадиях формирования мезаксона (см. главу 1.11). Миелинизация наиболее активно проходит перед самым рождением, и продолжается после него. Увеличивается количество слоев миелина вокруг отростков и толщина волокон. Нарушения миелинизации лежат в основе развития задержек физического и психического развития у ребенка в раннем детстве. Патологическая демиелинизация нервных волокон во взрослом возрасте сопровождается рассеянным склерозом, при котором развиваются разнообразные неврологические расстройства, нарушения тонуса мышц, парезы и параличи.

В процессе эмбрионального гистогенеза нейроглиальных клеток из спонгиобластов развиваются все клетки макроглии. От нейробластов спонгиобласты отличаются тем, что в их цитоплазме не развиваются нейрофибриллы. Сначала недифференцированные предшественники спонгиобластов не имеют отростков. Последующая дифференцировка спонгиобластов ведет к возникновению отростчатых клеток астроглии и олигодендроглии.

Клетки микроглии, вероятно, являются смешанными по происхождению. Значительная их часть является производными мезенхимы (зародышевой соединительной ткани, которая образуется в основном из мезодермы и представляет собой синцитий, клетки которого способны к миграции). Они появляются в составе нервной ткани во время развития ЦНС, когда кровеносные сосуды врастают в спинной и головной мозг. Через коридоры кровеносных сосудов клетки мезенхимы оказываются в составе нервной ткани, где они приобретают полярное строение. По некоторым данным, источником образования клеток микроглии также являются мигрирующие клетки нервного гребня, моноциты и перициты кровеносных сосудов.

По мере дифференцировки клеток нервной трубки происходит ее регонализация – процессы, связанные с изменениями ее формы. В головном конце, в областях, где будет формироваться головной мозг, нервная трубка становится широкой и утолщается. Здесь появляются вздутия и сужения, которые обозначают будущие отделы (компарменты) головного мозга. Каудаль-

нее головного отдела нервная трубка имеет вид одинаковой по диаметру, сужающейся по направлению к хвосту структуры. Имеются два открытых конца нервной трубки - *передний* и *задний нейропоры* (рис. 2.1). У амниот через отверстия нейропор амниотическая жидкость протекает через нервную трубку, что говорит о первичной связи закладывающейся нервной системы с внешней средой. Из заднего нейропора формируется нервно-кишечный канал, который, как и передний нейропор, позднее зарастает.

В процессе энцефализации - р а з в и т и и г о л о в н о г о м о з г а на переднем конце нервной трубки - у позвоночных животных выделяют несколько стадий. На стадии трех мозговых пузырей головной отдел нервной трубки дифференцируется на три первичных мозговых пузыря: *передний (prosencephalon)*, *средний (mesencephalon)* и *задний*, или *ромбовидный (rhombencephalon)*. К тому времени, когда замкнется задний конец нервной трубки, по бокам развивающегося головного мозга образуются вторичные расширения, нейроэктодермальные выросты – *плакоды* (от греч. *plax* - пластинка), - структуры, формирующиеся в месте контакта выпячивания нервной трубки с покровной эктодермой. Существуют хрусталиковые, слуховые, обонятельные, тройничные и другие виды плакод, которые принимают участие в образовании органов чувств.

На стадии пяти мозговых пузырей, передний мозговой пузырь подразделяется на *конечный мозг (telencephalon)* и расположенный каудальнее от него *промежуточный мозг (diencephalon)* (рис. 2.3). Конечный мозг впоследствии формирует большие полушария конечного мозга, а также промежуточный мозг, его таламическую и гипоталамическую области. Средний мозговой пузырь сохраняется как единое целое и на отделы не подразделяется. Ромбовидный пузырь подразделяется на *продолговатый мозг (myelencephalon)*, нейроны которого формируют нервы, регулирующие деятельность дыхательной, пищеварительной и сердечнососудистой систем, а также лежащий впереди от него собственно *задний мозг (metencephalon)*. *Metencephalon* формирует *мозжечок (cerebellum)* – отдел мозга, ответственный за координацию движений, поддержание позы, тонуса мышц и чувство равновесия, а также *мост (pons)*. Средний, задний, продолговатый отделы образуют ствол мозга, который является филогенетически самой древней его частью, сходной по строению и развитию со спинным мозгом. Полость первичной мозговой трубки в спинном мозге представляет собой центральный канал, а в головном из нее образуются полости мозговых пузырей – желудочки мозга и водопровод мозга, заполненные *спинномозговой жидкостью*, или *ликвором (liquor cerebrospinalis)*. Начиная со стадии трех мозговых пузырей будущий головной мозг изгибается таким образом, что места изгибов совпадают с границами полостей отделов мозга. В начале развития все мозговые пузыри лежат в одной плоскости, но в связи с разной скоростью роста отдельных частей мозга у человека образуются т р и и з г и б а: *теменной* (в области среднего мозга, изгиб назад), *мостовой* (в области заднего мозга, изгиб вперед) и *затылочный* (в области продолговатого мозга, изгиб назад). За счет

образование изгибов мозга происходит его компактная укладка в черепе, что является следствием неравномерного развития его отделов и нарастания его массы и объема в ряду позвоночных. У рыб мозговые изгибы не выражены, затылочный изгиб характерен только для амниот.

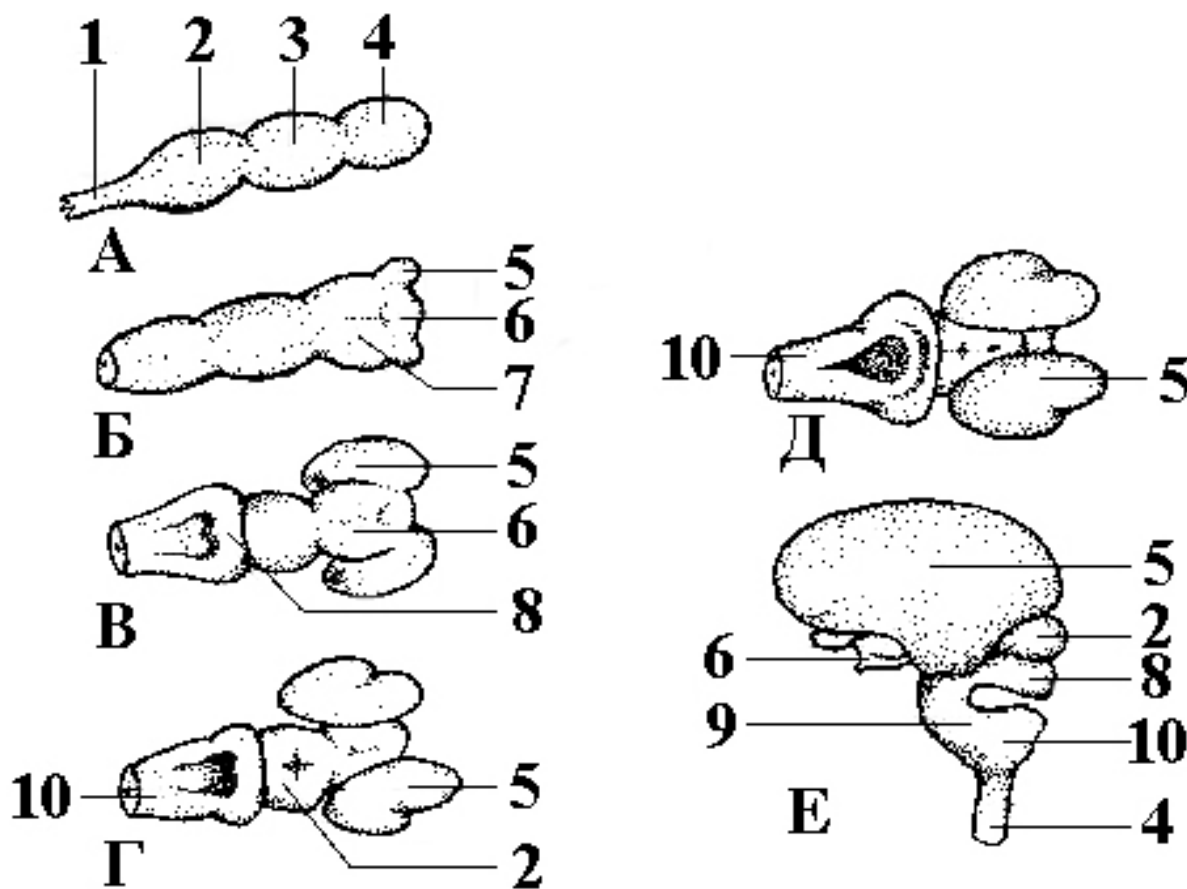


Рис. 2.3. Развитие головного мозга человека (По: Дж. Шаде, Д. Форд, 1976) :
 А – формирование первичных мозговых пузырей (до 4-й недели эмбрионального развития), Б - Е – формирование вторичных мозговых пузырей (Б, В – конец четвертой недели, Г – шестая неделя, Д – восьмая-девятая недели, Е – четырнадцатая неделя, на которой завершается формирование основных отделов мозга);
 1 – передний мозг, 2 – средний мозг, 3- задний мозг, 4 – спинной мозг, 5 – полушария большого мозга, 6 - промежуточный мозг, 7 – конечная пластинка, 8 – мозжечок, 9 – мост, 10 – продолговатый мозг

Образование мозговых пузырей у раннего зародыша амниот характеризуется чрезвычайно высокой скоростью. Сначала их объем увеличивается в основном за счет увеличения размеров полостей – производных неврочеля, будущих желудочков головного мозга, а не за счет утолщения их стенок. Так, у куриного зародыша объем головного мозга между третьими и пятыми сутками развития увеличивается в 30 раз. Особенно сильно развиваются полушария конечного мозга у человека. Полагают, что такое быстрое увеличение размеров вызвано давлением заключенной в ней жидкости на стенки нервной трубки. После формирования пяти мозговых пузырей в нервной системе у человека начинаются сложные процессы внутренней дифференцировки отделов мозга и стремительного нарастания массы нервной ткани. Устанавливается размерное соотношение между

отделами, свойственное уровню организации нервной системы позвоночного животного. Из образовавшихся вторичных мозговых пузырей в дальнейшем развиваются все производные головного мозга, которые приобретают свои собственные им структуру и функции (табл. 2.1).

Таблица 2.1 - Образование отделов головного мозга человека и млекопитающих, а также их производных в области головного отдела нервной трубки

Стадия развития	Название отделов мозга и их производных				
Первичные мозговые пузыри (стадия трех мозговых пузырей)	Передний мозг (<i>Prosencephalon</i>)		Средний мозг (<i>Mesencephalon</i>)	Ромбовидный мозг (<i>Rhombencephalon</i>)	
Вторичные мозговые пузыри (стадия пяти мозговых пузырей)	Конечный мозг (<i>Telencephalon</i>)	Промежуточный мозг (<i>Diencephalon</i>)	Средний мозг (<i>Mesencephalon</i>)	Задний мозг (<i>Metencephalon</i>)	Продолговатый мозг (<i>Myelencephalon</i>)
Производные мозговых пузырей	Полушария большого мозга, плащ, обонятельный мозг, узлы основания.	Таламус, эпителиум, метаталамус, гипоталамус (хизма, зрительные тракты, серый бугор, сосцевидные тела, воронка, гипофиз, ядра гипоталамуса)	Четверохолмие, ручки нижнего и верхнего холмика, покрывка, ножки мозга	Мост и мозжечок, перешеек ромбовидного мозга (верхние ножки мозжечка, верхний мозговой парус)	Большая часть продолговатого мозга
Полость мозга	боковые желудочки	третий желудочек	водопровод мозга	четвертый желудочек	-

В спинномозговой части нервной трубки развивается спинной мозг. Нейробласты концентрируются вокруг центрального канала, образуя серое вещество. Удлиняющиеся отростки дифференцирующихся нервных клеток идут на периферию, образуя белое вещество вокруг серого. Нервная ткань верхней (дорзальной) и нижней (вентральной) стенки нервной трубки значительно отстают в росте от ее боковых стенок, которые очень сильно разрастаются. В результате верхние и нижние стенки принимают вид тонких полосок, называемых пластинкой крыши (или крыловидной пластинкой) и пластинкой дна (или базальной пластинкой). Из крыловидной пластинки развиваются участки спинного мозга, которые содержат ассоциативные ядра, из базальной – двигательные и вегетативные. Боковые стенки нервной трубки, (или боковые пластинки), сильно разрастаясь в дорзовентральном направлении, подразделяются на дорзальную – ассоциативную и вентральную – двигательную зоны. Две зоны разделены продольной бороздой. Из дорзальной и вентральной половин нервной трубки формируются соответственно задние и передние рога серого вещества спинного мозга, а также восходящие и

нисходящие проекционные проводящие пути. Из нейробластов вентральных отделов боковых и базальной пластинок развиваются двигательные нейроны, у которых аксоны выходят из спинного мозга на периферию, образуя метамерно расположенные вентральные (передние) *двигательные корешки* спинномозговых нервов.

Одновременно с закладкой нервной трубки формируются и зачатки спинномозговых ганглиев. На стадии нервной пластинки зачатки нервного гребня оказываются над дорзальной частью нервной трубки. Здесь они образуют идущую вдоль спинного мозга сплошную *ганглионарную пластинку*. Клеточный материал ганглионарной пластинки дифференцируется в нейроны и макроглию ганглиев, а также в макроглию нервных волокон и нервных окончаний. Из ганглионарной пластинки образуются парные сегментарно расположенные спинномозговые узлы, нейробласты которых сначала имеют биполярную форму, то есть два отростка: один отросток (аксон) растет по направлению к спинному мозгу и прорастает в него – это будущие чувствительные *задние корешки* спинномозговых нервов. Другой отросток (дендрит) растет в брюшном направлении и объединяется с волокнами вентральных (двигательных) корешков, образуя смешанный по составу волокон спинномозговой нерв. Чувствительные нейроны, тела которых локализируются в спинномозговых ганглиях, приобретают характерную псевдоуниполярную форму и рецепторный аппарат.

В процессе органогенеза в спинном мозге становятся все более заметными передние и задние рога, а также спинные (задние) и брюшные (передние) корешки спинномозговых нервов. В связи с развитием конечностей развиваются шейное и поясничное утолщения.

2.2. Регенерация нервной ткани

Регенерация (от лат. *regenerate* - возрождение, создание) - восстановление (возмещение) структурных элементов клеток и тканей взамен утраченных. Регенерация нервной ткани у млекопитающих и человека затруднена, так как в процессе эмбрионального гистогенеза значительная часть нейробластов дифференцируются в нервные клетки. Пролиферация почти всех нейронов зародыша заканчивается к рождению, и дифференцированные нейроны утрачивают способность к митотическому делению. В нервной ткани сохраняется очень мало камбиальных элементов, что влечет к тому, что новые нервные клетки массово не образуются и поэтому не могут увеличивать свою численность. В 2012 г. Джозеф Альтман стал лауреатом международной премии по нейробиологии: он доказал возможность деления нейронов в мозге и сделал открытие *постэмбрионального нейрогенеза* у взрослых млекопитающих и человека. Были обнаружены пролиферативные зоны мозга, где нейрогенез все-таки возможен. К ним, например, относятся субвентрикулярная зона больших полушарий конечного мозга в боковых стенках латеральных желудочков и субгранулярная зона зубчатой фасции гиппокампа. В гиппокампе, (структуре, которая играет важную роль в формировании механизмов памяти, обучения и эмоций),

в сутки может образовываться до 700 новых нейронов, что составляет 1.75% нейронов в год. Считается, что во взрослом мозге позвоночных животных и человека источником новых клеток могут быть отдельные популяции НСК - группы постэмбриональных клеток-предшественников, которые способны в течение длительного периода обновлять популяции нейронов и нейроглии путем митоза. Несмотря на возможность нейрогенеза у взрослых организмов, он протекает достаточно медленно, в ограниченных зонах нервной системы и дает ограниченные морфологические и функциональные типы нейронов.

Репаративная регенерация сильно поврежденных перикарионов затруднена в связи с высокой степенью специализации нервных клеток. Регенерация перикарионов возможна только путем *эндорепродукции* – постоянного образования, обновления и восстановления внутриклеточных структур. При этом в клетках может увеличиваться плоидность ядра, а также количество ядрышек и самих ядер.

Отростки нейронов способны к регенерации, но регенерировать могут только те из них, которые после повреждения не утратили связи с телом нейрона. В перикарионе, а также в проксимальном сегменте отростка – его участке между телом и местом травмы развиваются патологические изменения: тело нервной клетки набухает; развивается тигролиз - растворение глыбок тигроида; ядро перемещается на периферию тела клетки. В дистальных сегментах отростков, не связанных с перикарионом, начинается дегенерация. Происходят фрагментация миелинового слоя волокна и распад осевого цилиндра в месте травмы. Спустя 10 суток дистальные фрагменты полностью разрушаются и фагоцитируются лейкоцитами, макрофагами и шванновскими клетками. На месте повреждения благодаря пролиферации глиоцитов образуется *глиальный рубец*. Начало регенерации проксимального сегмента отростка связано с активизацией шванновских клеток в области повреждения. В них увеличивается продукция миелина, и уже с пятого дня после травмы они переходят к митотическому делению. Размножаясь, шванновские клетки образуют вокруг отростка многочисленные утолщения, называемые *колбами роста* - капсулы, в которых концентрируется миелин. Колбы роста растут на периферию, прокладывая себе путь сквозь рубцовые разрастания. Все увеличивающаяся на месте повреждения нервного волокна популяция шванновских клеток превращается в плоский, тонкий клеточный тяж, называемый *лентой Бюнгнера*. Такие тяжи из шванновских клеток начинают расти в сторону проксимальных отрезков нервных отростков, связанных с перикарионом, прокладывая себе путь через рубец. Ленты Бюнгнера выполняют опорную и направляющую функции по отношению к отросткам нейрона. Когда колбы роста подрастают к бюнгнеровским лентам, процесс регенерации ускоряется, и они продвигаются по ним со скоростью до 2 - 4 мм в сутки. Достигая периферии, колбы роста вместе со шванновскими клетками и вырастающими в них отростками нейрона образуют новые нервные окончания. Коллатерали и терминали аксона восстанавливаются в течение нескольких месяцев. «Выживают» и образуют нервные волокна только те

отростки, которые достигают соответствующих рабочих тканей, с которыми образуют синапс.

Поврежденные нервные волокна головного и спинного мозга не регенерируют. При значительных повреждениях центральных отделов нервной системы, когда в очаге повреждения повреждаются не только отростки, но и тела нейронов, в патологическом очаге скапливается большое количество астроцитов. Они с помощью отростков стягивают рану. Погибшие перикарионы и их отростки распадаются на отдельные фрагменты и фагоцитируются клетками микроглии, а также, по некоторым данным, астроцитами, в цитоплазме которых обнаруживаются многочисленные лизосомы.

Изучение репаративной регенерации и постнатального нейрогенеза в нервной ткани имеет большое значение для медицины и нейробиологии. Поиск пролиферативных зон *НСК* в нервной системе разных животных и человека; исследование путей миграции молодых клеток в норме и при патологии; развитие методов иммуногистохимического маркирования; анализ возможностей использования *НСК* и их потомков для трансплантации и доставки лекарственных веществ – вот ключевые направления научных работ, которые в настоящее время проводятся на основе фундаментальных представлений о строении, функционировании и эмбриональном развитии нервной ткани.

ОРГАНИЗАЦИЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ ПО ТЕМЕ 2 «ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ»

Аудиторная практическая работа по теме «Развитие нервной трубки в ходе нейруляции»

Цель занятия – с помощью микроскопического метода по гистологическим препаратам познакомиться с образованием и первичной дифференцировкой нервной трубки в составе осевого комплекса органов зародыша (хорды, сомитов, кишечной трубки).

Задание 2.1. Гистологический препарат: Ранняя и поздняя нейрула лягушки (серия поперечных срезов).

Краситель: гематоксилин и пикрофуксин.

Изучите препарат при малом увеличении микроскопа и расположите нейрулу дном вниз. Дно отличается от крыши крупными размерами многоугольных клеток с включениями желтка. В дорсальной части зародыша рассмотрите, как из материала эктодермы образуется нервная пластинка. На стадии ранней нейрулы нервная пластинка отграничена от покровной эктодермы нервными валиками. На разных стадиях заметно, как нервная пластинка прогибается в сторону хорды, и образуются нервный желобок и нервные валики. К стадии поздней нейрулы в результате смыкания на спинной стороне нервных валиков образуется нервная трубка. На препарате поздней стадии нейрулы рассмотрите окружение нервной трубки, которое составляет осевой комплекс: 1) зачаток хорды, расположенный под нервной трубкой; 2) по обе стороны от хорды и нервной трубки – сомиты – дорзальную мезодерму; 3) в вентральной части зародыша (под зачатком хорды) кишечную трубку. При большом увеличении микроскопа обратите внимание на форму и соотношение размеров клеток стенки нервной трубки, покровной эктодермы, кишечной трубки, хорды. Зарисуйте раннюю и позднюю нейрулы (рис. 2.4).

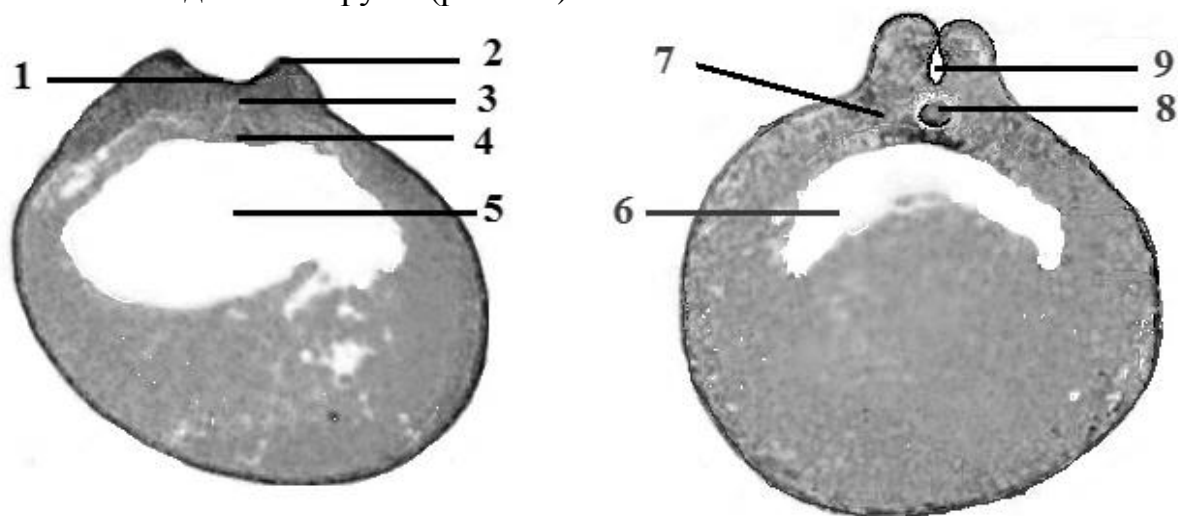


Рис. 2.4. Ранняя (А) и поздняя (Б) нейрула лягушки :
1 - нервный желобок, 2 – нервный валик, 3 – нервная пластинка, 4 – энтодерма, 5 - гастроцель, 6 - полость вторичного кишечника, 7 – область сомитов - дорзальная мезодерма, 8 – хорда, 9 - нервная трубка и невроцель

Задание 2.2. Гистологический препарат: Поздняя нейрула у курицы (поперечный срез зародыша через 48 часов инкубации).

Краситель: гематоксилин-эозин.

При малом увеличении микроскопа изучите поперечный срез зародыша курицы, который лежит на желтке. Расположите объект желтком вниз, а нервной трубкой вверх. Найдите листки покровной эктодермы, кишечной энтодермы, а также нервную трубку, хорду и структуры мезодермы. Нервная трубка имеет форму овала с щелевидной полостью - невроцелем. В составе стенки нервной трубки заметны вытянутые клетки – медуллобласты.

Обратите внимание на расположение нервной трубки относительно осевых структур зародыша. Над ней лежит покровная эктодерма (трубка уже погружилась под нее). Между покровной эктодермой и нервной трубкой обнаруживаются клетки ганглионарной пластинки. Под нервной трубкой находится хорда, под хордой – энтодерма, из которой образуется кишечная трубка. Средняя кишка у птиц еще долго остается не замкнутой. Рассмотрите сегментированную часть мезодермы, представленную сомитами, которые лежат по бокам от нервной трубки и хорды. Заметны сегментные ножки - нефрогонотомы, а также несегментированная мезодерма - спланхнотом, состоящий из париетального (наружного) и висцерального (внутреннего) листков. Париетальный листок спланхнотома обращен к эктодерме, а висцеральный - к энтодерме. Между листками спланхнотома находится вторичная полость тела – целом. Обратите внимание на форму и размеры клеток дифференцирующихся зачатков.

Зарисуйте срез зародыша с вышеуказанными структурами (рис. 2.5).

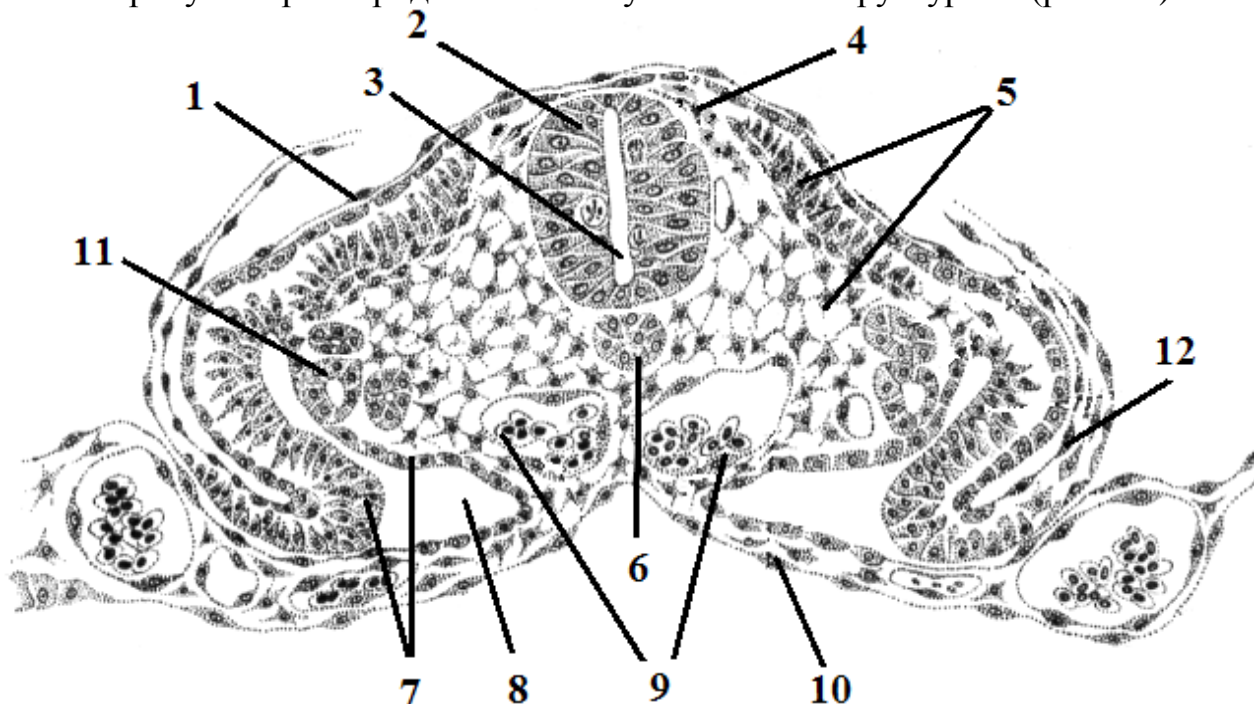


Рис. 2.5. Поперечный срез зародыша курицы через 48 часов инкубации :

- 1 – покровная эктодерма, 2 – клетки нервной трубки, 3 – невроцель,
- 4 – клетки ганглионарной пластинки, 5 – структуры сомитов, 6 - хорда,
- 7 – париетальный и висцеральный листки спланхнотома, 8 – целом, 9 – аорта,
- 10 – кишечная энтодерма, 11 - нефрогонотом, 12 – начало формирования амниона

Задание 2.3. Гистологический препарат 3: Зародыш курицы на стадии закладки сомитов (тотальный препарат через 33 - 38 часов инкубации).

Краситель: гематоксилин и эозин.

Под малым увеличением рассмотрите тотальный препарат зародыша курицы, который проходит стадию нейруляции. Зародыш (вид сверху) лежит на желтке, располагаясь посередине зародышевого диска. Передний конец зародыша ограничен головной складкой, переходящей в туловищные складки. Найдите нервную трубку. В ее головном конце заметны три мозговых пузыря: передний, средний и задний. Передний мозговой пузырь – самый крупный, имеет боковые выпячивания (будущие большие полушария и таламус), а его боковые стенки несут зачатки глаз. Задний мозговой пузырь переходит в спинной мозг, по обе стороны которого сегментарно лежат сомиты (8 - 10 пар). На заднем конце нервная трубка еще не замкнулась: заметен задний невропор, продолжается гастрюляция, и даже наблюдаются структуры первичной полоски – скопления клеток бластодермы. Впереди от сомитов под задним мозговым пузырем найдите зачаток сердца и желточные вены. В периферической части зародышевого диска рассмотрите многочисленные кровяные островки. Зарисуйте поле зрения микроскопа (рис. 2.6).

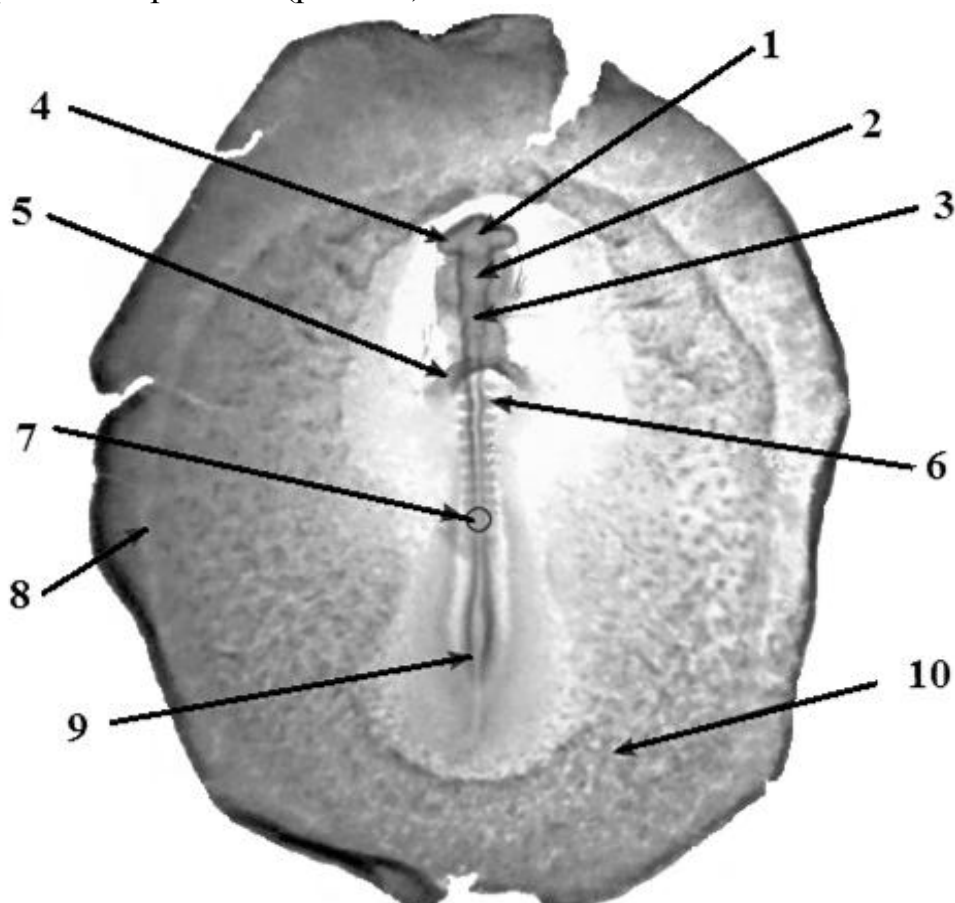


Рис. 2.6. Тотальный препарат зародыша курицы на стадии закладки сомитов через 33-38 часов инкубации :

- 1 - передний мозговой пузырь, 2 – средний мозговой пузырь, 3 - задний мозговой пузырь, 4 - боковые глазные выпячивания, 5 – желточные вены, 6 – сомиты около спинной нервной трубки, 7 – задний невропор, 8 – край обрастания, 9 – первичная полоска, 10 – кровяные островки

Внеаудиторные задания

Задание 2.4. Проблемно-ориентированные задачи.

1. На микропрепарате зародыша курицы отчетливо различимы толстая эктодерма и энтодерма в виде тонкого листка, представленного уплощенными клетками. По средней линии зародыша эктодерма образует впадение в виде желобка. Мезодерма располагается между экто- и энтодермой по направлению в стороны от средней линии, благодаря чему зародыш имеет трехслойное строение. Какая стадия развития зародыша представлена на данном гистологическом препарате? Как называются структуры эктодермы?

2. В эксперименте на стадии гаструлы изолировали хордальный вырост от эктодермы. Какие нарушения в развитии головастика вызовет это воздействие?

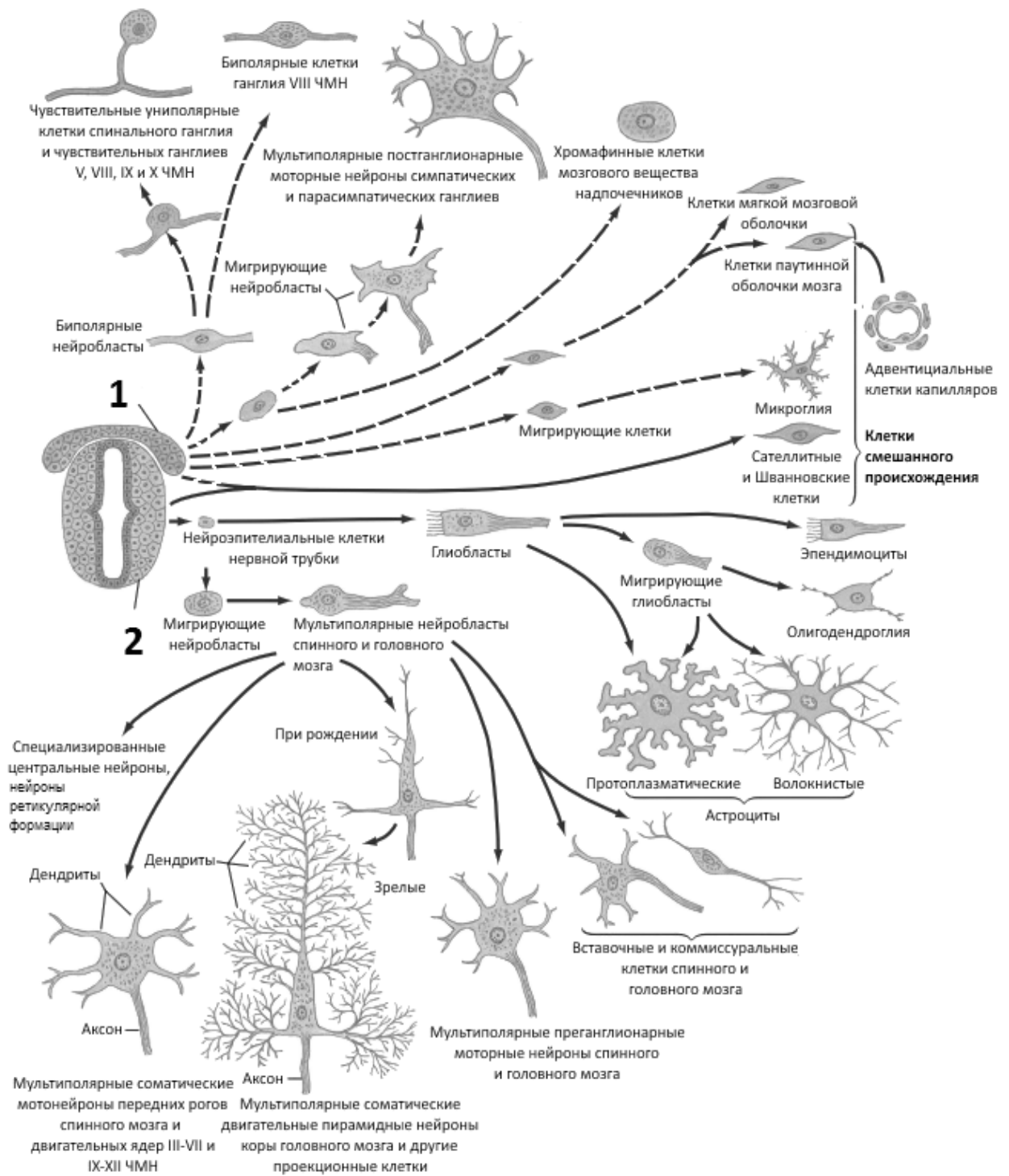
3. В эксперименте на головастике на стадии ранней гаструлы хордальный вырост пересадили под эктодерму на вентральную часть зародыша. Какие изменения произойдут в результате этого эксперимента?

4. Предположите, что произойдет, если в эксперименте на лягушке перед самым образованием нервной трубки в эмбрион ввести препарат, способный проникать в ее клетки и нарушать работу микрофиламентов. Какие дефекты нервной трубки могут возникнуть в результате этого воздействия?

5. У человека формирование нервной трубки начинается в районе будущей шеи на уровне четвертого сомита (4 сегмента шейного отдела позвоночника). Нейруляция начинается через 16 суток после оплодотворения и завершается на 21-22 сутки. Смыкание нервной трубки происходит в 3 этапа. Сначала замыкается спинной отдел нервной трубки, затем смыкание происходит на головном участке, а на последнем этапе замыкается крестцовый отдел. При нарушении нейруляции на этапах смыкания нервной трубки обнаруживаются врожденные пороки. Предположите, какие последствия для зародыша могут возникнуть, если нарушается смыкание нервной трубки на втором этапе нейруляции?

6. К концу внутриутробного периода у зародыша человека образуется около триллиона нейронов, и митотические деления нервных клеток прекращаются почти по всему объему нервной ткани. Дифференцирующиеся в нейроны нейробласты образуют колоссальное количество синапсов. Очень небольшая часть нейробластов сохраняет стволовой характер. В ходе онтогенеза значительная часть нервных клеток (от 30 до 80%) погибает путем апоптоза. Эта запрограммированная физиологическая гибель клеток наблюдается как в центральной, так и в периферической нервной системе. Головной мозг взрослого человека ежедневно может терять около 0.1 % нейронов. Объясните возможные адаптивные причины апоптоза? К каким возможным последствиям может привести возрастное снижение количества нейронов в нервной системе?

7. Рассмотрите рисунок. Какие процессы показаны стрелками, и какие структуры обозначены на рисунке под цифрами 1 и 2?



8. После рождения у ребенка в строении нейронов резко возрастает количество дендритов и синапсов. Объясните возможные причины и функциональное значение этого процесса?

9. Объясните результат исследования, полученный американскими учеными. Выяснилось, что с наступлением сезона спаривания у самок канареек в ядрах мозга, связанных с вокализацией и обучением, резко возрастает число нейронов.

10. Развивающийся головной мозг эмбрионов крыс обработан антителами, связывающимися с отростками клеток Бергмана по всей их длине. К каким нарушениям нейрогенеза может привести такое воздействие?

11. У пациента вследствие геморрагического инсульта (кровоизлияния) в одном из участков коры головного мозга образовался очаг некроза (омертвения) нервной ткани. Назовите основные группы клеток нервной ткани, которые могут быть повреждены. Какие клетки специализированы для уничтожения некротизированных масс? Дайте обоснованное с позиций закономерностей постэмбрионального гистогенеза и регенерации нервной ткани заключение о перспективах и природе заживления постинсультного дефекта вещества мозга.

12. После экспериментальной денервации нескольких поперечнополосатых мышц у крысы, в половине таких препаратов шванновские клетки были удалены, а в оставшейся части, напротив, сохранены. Вероятно ли восстановление сократительной функции мышц при этих условиях? К чему приведёт внедрение дополнительных шванновских клеток в область неповреждённого нервно-мышечного соединения?

13. У человека с возрастом в нейронах постепенно накапливаются тельца бурого цвета, которые не наблюдаются в молодости. Как они называются? Как называется бурый пигмент, придающий им цвет? При распаде каких органелл нейрона они образуются? Снижением активности каких органелл нервной клетки обусловлено их накопление?

Задание 2.5. Тест. Выполните тест, выбрав один правильный ответ.

1. Нервная трубка закладывается в поздней гастрале у

- а) дождевого червя
- б) гидры
- в) росянки
- г) беззубки
- д) ланцетника
- е) морского ежа.

2. Выберите верную последовательность цифр. Из эктодермы у человека формируются: 1) плакоды; 2) волосы; 3) эндотелий кровеносных сосудов; 4) сетчатка глаза; 5) гладкая мускулатура кишечника; 6) матка.

- а) 1, 2, 6
- б) 1, 2, 3
- в) 1, 2, 4
- г) 4, 5, 6.

3. В эксперименте на зародыше лягушки разрушен дорзальный участок эктодермы. Какая морфологическая структура из перечисленных не будет в дальнейшем развиваться у головастика?

- а) эпидермис
- б) сомиты

- в) нефротом
- г) спланхнотом
- д) нервная пластинка.

4. Из нервной трубки в эмбриогенезе образуются

- а) нейроны и астроциты
- б) астроциты и эпендимоглиоциты
- в) нейроны и все макроглиоциты
- г) шванновские клетки
- д) нейроны, все макроглиоциты и микроглиоциты.

5. Производными нервной трубки являются

- а) псевдоуниполярные нейроны спинномозговых ганглиев
- б) нейроны вегетативных ганглиев
- в) меланоциты
- г) эпендимоциты.

6. Нейроны развиваются из

- а) медуллобластов
- б) нейральных плакод
- в) мезодермы
- г) спонгиобластов
- д) хордального отростка.

7. Клетки нервной трубки дифференцируются в нейробласты и спонгиобласты. Вследствие перемещения этих клеток в нервной трубке образуются слои. В составе какого из слоев преимущественно локализуются тела нейробластов?

- а) мантийного слоя
- б) вентрикулярного
- в) краевой вуали
- г) белого вещества
- д) мягкой оболочке спинного мозга.

8. Зона нервной трубки, в которой происходит наиболее активная пролиферация клеток, называется

- а) мантийной
- б) плащевой
- в) краевой
- г) вентрикулярной
- д) субвентрикулярной.

9. Из нейроэпителлия, изнутри выстилающего нервную трубку, развиваются

- а) клетки микроглии
- б) олигодендроциты

- в) протоплазматические астроциты
- г) фиброзные астроциты
- д) шванновские клетки
- е) клетки-сателлиты
- ж) эпендимные клетки.

10. Из крыловидной пластинки образуются

- а) ассоциативные нейроны спинного мозга
- б) двигательные нейроны спинного мозга
- в) ядра промежуточного мозга
- г) нейроны спинномозговых узлов.

11. Из базальной пластинки образуются

- а) чувствительные нейроны спинного мозга
- б) двигательные нейроны спинного мозга
- в) нейроны вегетативных ганглиев
- г) кора конечного мозга.

12. Чувствительные псевдоуниполярные нейроны образуются из

- а) мезодермы сомитов
- б) нейрогенных плакод
- в) нервной трубки
- г) нервного гребня.

13. Из ганглионарной пластинки в эмбриогенезе образуются

- а) нейроны чувствительных ганглиев
- б) нейроны вегетативных ганглиев
- в) нейроны коры больших полушарий и подкорковых структур
- г) двигательные нейроны и клетки микроглии
- д) моноциты и шванновские клетки
- е) нейроны чувствительных и вегетативных ганглиев.

14. Признаком начавшейся специализации нервных клеток считают

- а) появление в цитоплазме пучков нейрофиламентов и нейротрубочек
- б) развитие лизосом
- в) степень развития гладкой ЭПС
- г) появление в цитоплазме пластинчатого комплекса
- д) появление митохондрий.

15. Что такое первичная эмбриональная индукция?

- а) расслоение внутренней клеточной массы на гипо- и эпибласт
- б) воздействие клеток латеральной мезодермы на энтодерму
- в) образование первичной полоски
- г) влияние нервной трубки на клетки вентро-медиальной части сомита
- д) влияние хордомезодермы на эктодерму с последующей нейруляцией.

16. Клетки нейроглии участвуют в регенерации нервной ткани, так как они

- а) проводят импульс
- б) развиваются из нервного гребня
- в) развиваются из мезенхимы
- г) участвуют в образовании гематоэнцефалического барьера
- д) способны делиться митозом.

17. Регенерация нервных волокон

- а) возможна только в периферической нервной системе
- б) возможна только в ЦНС
- в) невозможна
- г) возможна в любых структурах нервной системы
- д) осуществляется в результате митоза нейронов.

18. Регенерация миелиновых нервных волокон возможна, если

- а) тело нейрона не повреждено
- б) нейрон подвергается мейозу
- в) расстояние между частями поврежденного волокна велико
- г) между частями поврежденного волокна развивается фиброз
- д) часть отростка нейрона, лишенная связи с телом, разрушается.

19. Передний мозговой пузырь преобразуется в

- а) конечный мозг
- б) задний мозг
- в) средний мозг
- г) продолговатый мозг.

20. Ганглионарная пластинка образует

- а) кору конечного мозга
- б) гипоталамус
- в) мозжечок
- г) спинномозговые ганглии.

21. Туловищный отдел нервной трубки формирует

- а) вегетативные узлы
- б) спинномозговые узлы
- в) мозжечок
- г) спинной мозг.

22. Ганглии вегетативной нервной системы развиваются из

- а) краниальной части нервной трубки
- б) туловищного отдела нервной трубки
- в) нейрональных плакод
- г) ганглионарной пластинки.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ТЕМА 1. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ . .	6
1.1 Функции нервной системы	6
1.2 Общий план организации нервной ткани через призму нейронной теории	7
1.3 Строение нейрона	10
1.4 Классификация нейронов	14
1.5 Понятие о рефлекторной дуге	19
1.6 Классификация и строение синапсов	23
1.7 Строение чувствительных нервных окончаний	25
1.8 Строение двигательных нервных окончаний	32
1.9 Классификация и строение межнейронных синапсов	34
1.10 Строение и функции нейроглии	34
1.11 Строение и классификация нервных волокон	37
1.12 Строение нерва	40
1.13 Понятие об электрическом и химическом способах передачи нервного импульса в нервной системе	41
1.14 Потенциал покоя	41
1.15 Потенциал действия	44
1.16 Проведение нервного импульса	47
1.17 Синаптическая передача импульса	50
ОРГАНИЗАЦИЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ ПО ТЕМЕ 1 «СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ»	52
ТЕМА 2. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ	76
2.1 Гистогенез нервной ткани	76
2.2. Регенерация нервной ткани	84
ОРГАНИЗАЦИЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ ПО ТЕМЕ 2 «ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ»	87

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ:
ГИСТОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ, ЭМБРИОГЕНЕЗ, ЭВОЛЮЦИЯ
(МЕЖПРЕДМЕТНЫЕ АСПЕКТЫ)**

I часть.

**Строение, функционирование
и эмбриональное развитие нервной ткани**

**/ Учебно-методическое пособие для студентов
биологических и психологических факультетов /**

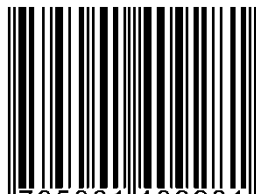
Татьяна Викторовна Перевозникова,
доцент кафедры морфологии и экологии животных
биологического факультета
СГУ имени Н. Г. Чернышевского,
кандидат биологических наук.
E-mail: Perevoznecova@yandex.ru

Геннадий Викторович Шляхтин,
профессор, заведующий кафедрой морфологии и экологии животных
биологического факультета
СГУ имени Н. Г. Чернышевского,
доктор биологических наук.
E-mail: genvic41@mail.ru

Учебное издание

Оригинал-макет изготовлен Т. В. Перевозниковой

ISBN 978-5-00140-928-1



9 785001 409281 >

Подписано в печать 29.12.2021. Формат 60×84 1/16. Гарнитура Times New Roman.
Бумага офсетная. Усл. печ. л. 5,64. Тираж 100 экз. Заказ № 5150-21/29121.

Отпечатано в соответствии с предоставленными материалами
в ООО «Амирит», 410004, г. Саратов, ул. Чернышевского, 88.
Тел.: 8-800-700-86-33 | (845-2) 24-86-33
E-mail: zakaz@amirit.ru Сайт: amirit.ru