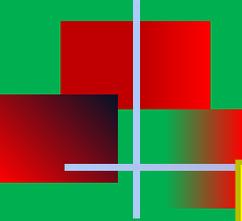


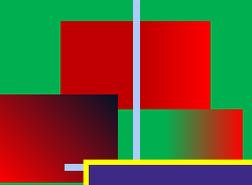
The background of the slide is a complex, glowing network of fibers and nodes, resembling a neural network or a biological structure. The fibers are thin and interconnected, with some nodes appearing as bright, multi-colored spots (yellow, green, and red) against a dark background. The overall appearance is that of a dense, interconnected web of biological or artificial structures.

Общая характеристика нервной системы человека



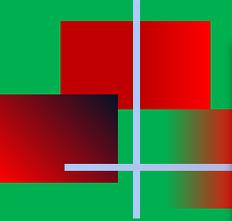
План

1. Морфологическая и функциональная характеристика нервной системы человека.
2. Нервная ткань.
3. Строение, типы, функции нейронов.



Функции нервной системы

- интегративно-координационная функция: обеспечивает функции различных органов и физиологических систем, согласует их деятельность между собой;
- обеспечивает связи организма человека с окружающей средой на биологическом и социальном уровнях;
- обеспечивает ориентацию организма во внешней среде;
- регулирует уровень обменных процессов в различных органах и тканях, а также в самой себе;
- обеспечивает психическую деятельность высшими отделами ЦНС (мышление, речь, память, восприятие, сознание и др.).
- участвует в поддержании относительного постоянства внутренней среды организма



Основным принципом функционирования ЦНС является процесс регуляции, управления физиологическими функциями, которые направлены на поддержание постоянства свойств и состава внутренней среды организма. ЦНС обеспечивает оптимальные взаимоотношения организма с окружающей средой, устойчивость, целостность, оптимальный уровень жизнедеятельности организма.

Морфологическая и функциональная характеристика нервной системы человека

- Нервная система объединяет организм человека в единое целое, регулирует и координирует функции всех органов и систем, поддерживает постоянство внутренней среды организма (*гомеостаз*), устанавливает взаимоотношения организма с внешней средой. Для нервной системы характерны точная направленность нервных импульсов, большая скорость проведения информации, быстрая и точная приспособляемость к изменяющимся условиям внешней среды. Кроме этого, у человека нервная система составляет материальную основу психической деятельности, анализа и синтеза поступающей в организм информации (мышления, речи, сложных форм социального поведения). Эти сложнейшие и жизненно важные задачи решаются с помощью нервных клеток (*нейронов*), выполняющих функцию восприятия, передачи, обработки и хранения информации. Сигналы (нервные импульсы) от органов и тканей тела человека и из внешней среды, воздействующей на поверхность тела и органы чувств, поступают по нервам в спинной и головной мозг.



В мозге человека происходят сложные процессы обработки поступившей в него информации. В результате из мозга также по нервам к органам и тканям идут ответные сигналы, вызывающие ответную реакцию организма, которая проявляется в виде мышечной или секреторной деятельности. В ответ на поступившие из мозга импульсы происходит сокращение скелетных мышц или мускулатуры в стенках внутренних органов, кровеносных сосудов, а также секреция различных желез - слюнных, желудочных, кишечных, потовых и других (выделение слюны, желудочного сока, желчи, гормонов железами внутренней секреции).



Нервная система обеспечивает эффективное приспособление организма к изменениям окружающей среды, формирует целенаправленное поведение. Она представлена спинным, продолговатым, средним, промежуточным мозгом, варолиевым мостом, мозжечком, базальными ганглиями и корой полушарий головного мозга. Каждая из этих структур имеет морфологическую и функциональную специфику. Но у всех структур, наряду с этим, есть ряд общих свойств и функций, к которым относятся: нейронное строение; электрическая или химическая синаптическая связь между нейронами; образование локальных сетей из нейронов, реализующих специфическую функцию; множественность прямых и обратных связей между структурами; способность нейронов всех структур к восприятию, обработке, хранению и передаче информации; преобладание числа входов для ввода информации над числом выходов для вывода информации; способность к параллельной обработке разной информации; способность к саморегуляции; функционирование на основе рефлекторного доминантного принципа.

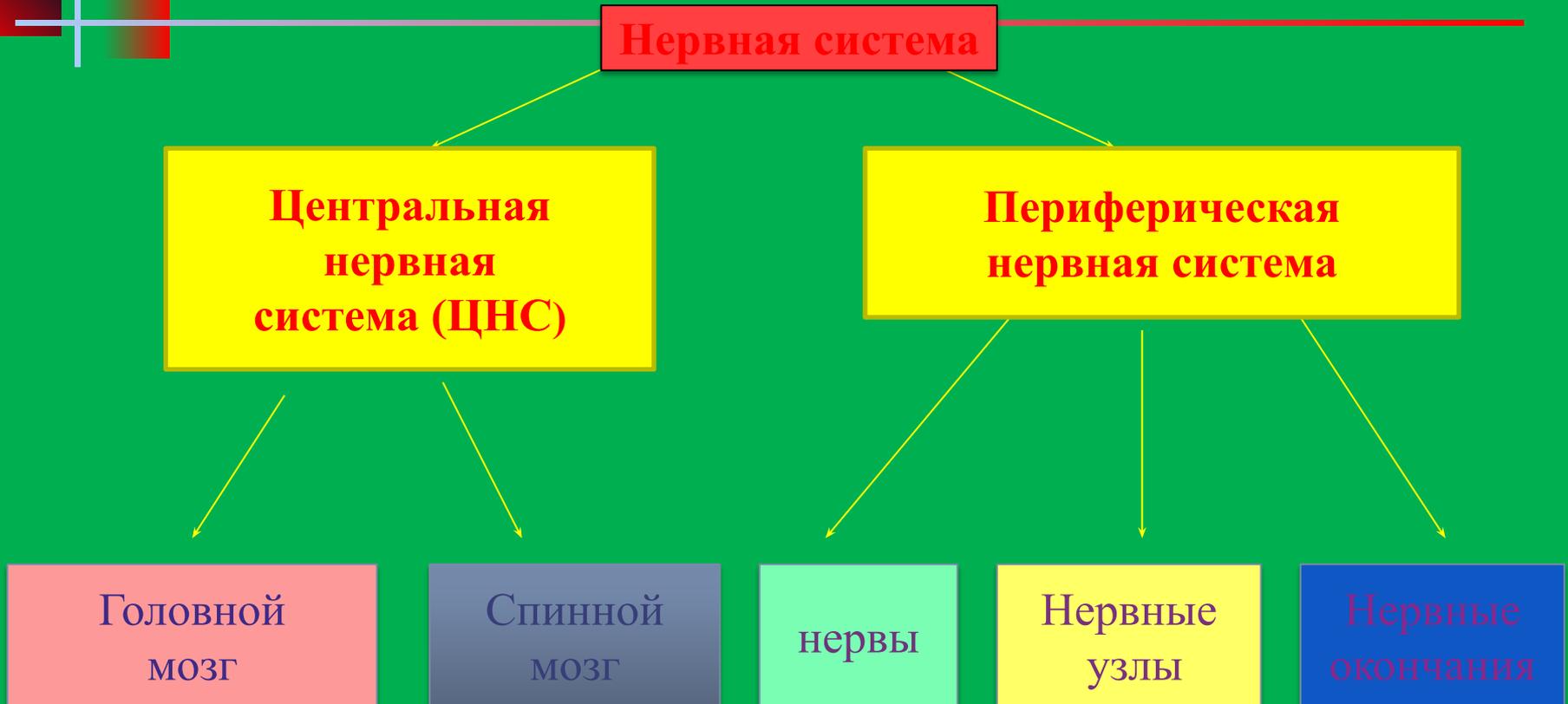
Число нервных элементов, будучи очень ограниченным у примитивных организмов, в процессе эволюционного развития нервной системы достигает многих миллиардов у приматов и человека (нервных клеток - 60 %, клеток нейроглии - 40% от объема нервной ткани). При этом количество синаптических контактов между нейронами приближается к астрономической цифре - 10^{15} . Сложность организации ЦНС проявляется также в том, что структура и функции нейронов различных отделов мозга значительно варьируют. Тем не менее результаты исследования различных отделов мозга или клеток нервной системы животных, стоящих на разных уровнях эволюционного развития, позволяют выделить ряд общих закономерностей, определяющих течение основных нервных процессов: возбуждения и торможения в нейронах и синапсах ЦНС.

Различают два основных вида регуляции:

- *Гуморальный процесс управления предусматривает изменение физиологической активности организма под влиянием химических веществ, которые доставляются жидкими средами организма. Источником передачи информации являются химические вещества – утилизоны, продукты метаболизма, информоны, гормоны желез внутренней секреции, местные или тканевые гормоны.*

- *Нервный процесс регуляции предусматривает управление изменения физиологических функций по нервным волокнам при помощи потенциала возбуждения под влиянием передачи информации.*

Строение нервной системы



Функциональное деление нервной системы

Нервная система

Соматическая

Вегетативная

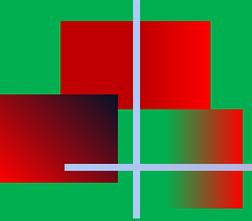
Подчинена воле
человека

Не подчинена воле

Регулирует работу
скелетных мышц

Регулирует работу
скелетных мышц

Вегетативная нервная система

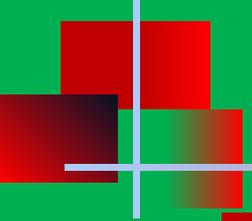


Симпатическая

Включается во время интенсивной работы, требующей затрат энергии

Парасимпатическая

Способствует восстановлению запасов энергии во время сна и отдыха



Развитие нервной системы

- **ИСТОЧНИК РАЗВИТИЯ** – эктодерма (**нейроэктодерма**):
- нервная пластинка – нервные валики – нервный желобок – нервная трубка и нервный гребень.

НЕРВНАЯ ТРУБКА

Вентрикулярная (эпендимная) зона

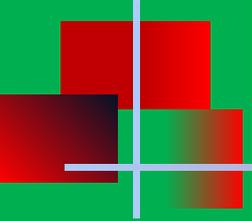
- делящиеся клетки цилиндрической формы.

Промежуточная (плащевая, мантийная) зона

- нейробласты и глиобласты.

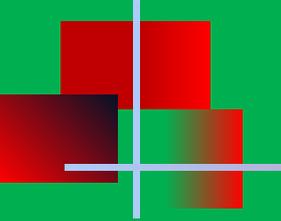
Маргинальная (краевая вуаль) зона

- отростки нейробластов.



ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ СТРОЕНИЯ

1. Большинство нервных клеток являются длинноотростчатыми.
 2. Нейроны характеризуются полярностью.
 3. Наличие межклеточных соединений синапсов.
 4. Совокупность нейронов формирует трёхмерные сети.
-



НЕРВНЫЕ ТКАНИ

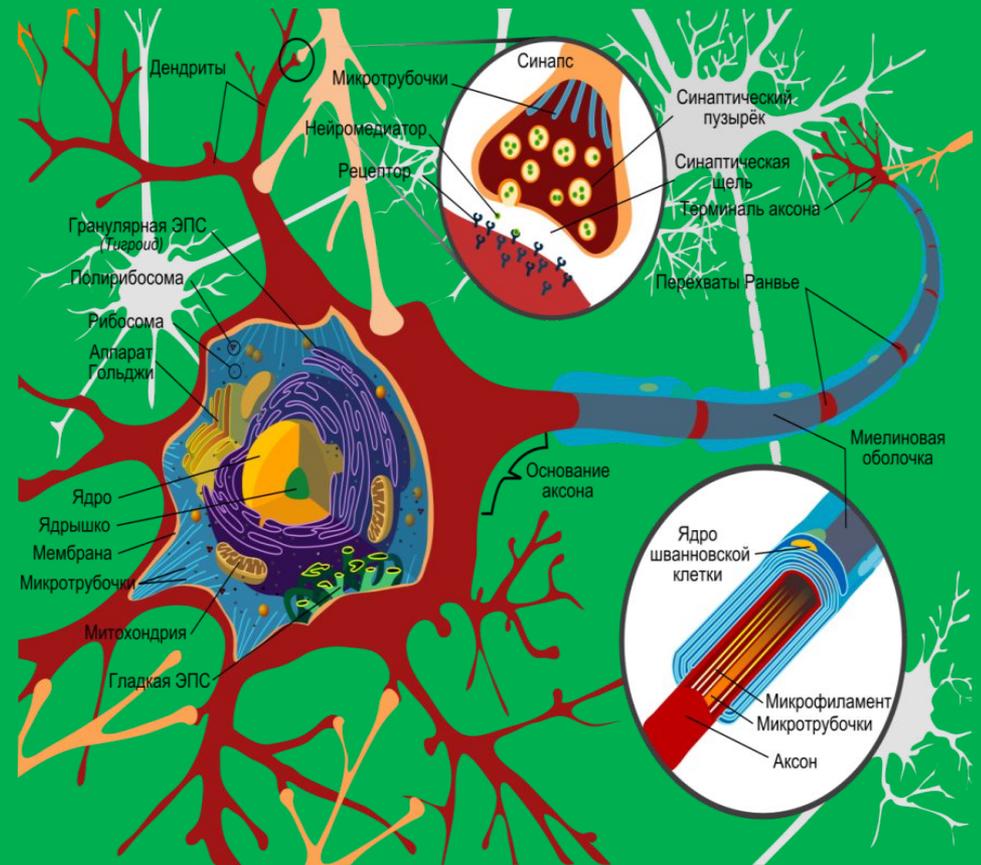
(от греческого *neuron* – жила, струна, нейрон) – это *система* взаимосвязанных нервных клеток и нейроглии, обеспечивающих специфические функции

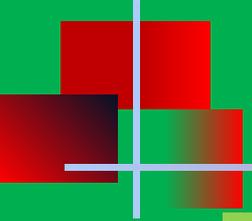
Нервная ткань

*Основу нервной ткани составляют
нервные клетки –
НЕЙРОНЫ*

Основным структурным элементом нервной системы является **нейрон**. Через нейроны осуществляется передача информации от одного участка нервной системы к другому.

- В нейронах происходят сложнейшие процессы обработки информации. С их помощью формируются ответные реакции организма (рефлексы) на внешние и внутренние раздражения





Функции нейронов

- *1) генерализация нервного импульса;*
- *2) получение, хранение и передача информации;*
- *3) способность суммировать возбуждающие и тормозящие сигналы (интегративная функция).*

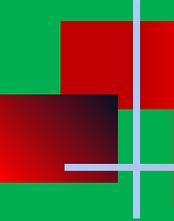
Структурно-функциональной единицей нервной системы является *нейрон* - специализированная клетка, способная принимать, обрабатывать, кодировать, передавать и хранить информацию, реагировать на раздражения, устанавливать контакты с другими нейронами и клетками органов. Уникальными особенностями нейронов является способность генерировать электрические разряды и наличие специализированных окончаний - синапсов, служащих для передачи информации.

Нейрон (нервная клетка, нейроцит) состоит из клеточного *тела* (перикариона, сомы) и отростков, обеспечивающих проведение нервных импульсов - *дендритов*, приносящих импульсы к телу нейрона, и *аксона* (нейрита), несущего импульсы от тела нейрона. Функционально в нейроне выделяют три части - воспринимающую, интегративную и передающую. К воспринимающей части относят дендриты и перикарион, к интегративной - перикарион (сому) и *аксонный холмик*, а к передающей - аксонный холмик и аксон.

Общее количество нейронов в нервной системе человека превышает 100 млрд. (10^{11}), а по некоторым оценкам достигает одного триллиона (10^{12}).

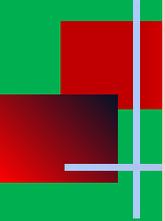
При этом на одном нейроне может быть до 10 000 синапсов, т.е. входов.

К рождению нейроны утрачивают способность к делению, поэтому в течение постнатальной жизни их количество не увеличивается, а, напротив, в силу естественной убыли клеток, постепенно снижается.



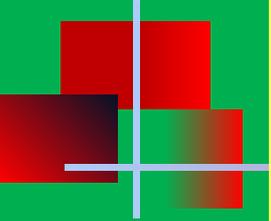
Гибель (*апоптоз*) нейронов в физиологических условиях у взрослого человека сравнительно невелика и осуществляется механизмом апоптоза. Избыточной потере нейронов препятствует их относительно высокая устойчивость к развитию апоптоза. Заметим, что подобная устойчивость характерна для всех необновляемых клеток. Гибель нейронов значительно ускоряется в старости, приводя к потере 20-40 % клеток в некоторых участках головного мозга. Вместе с тем гибель нейронов при дегенеративных заболеваниях нервной системы (болезнях Альцгеймера, Гентингтона, Крейцфельда-Якоба, паркинсонизме, боковом амиотрофическом склерозе и др.) осуществляется вследствие ненормально высокой активности апоптоза, что приводит к резкому снижению их содержания в определенных участках ЦНС. Развитие неврологических нарушений, которые выявляются у 90 % больных СПИДом, связано с потерей 40-50 % нейронов в коре головного мозга, которые также погибают путем апоптоза.

Собственно нервные клетки, или *нейроциты*, без их отростков - это клетки различной формы (округлой, овальной, уплощенной, яйцевидной или пирамидной) и различных размеров, которые варьируют от самых мелких с диаметром тела 4-5 мкм - до наиболее крупных с диаметром тела около 140-150 мкм. Длина отростков нервных клеток варьирует от десятых долей миллиметра до 1,5 м.



Нейрон развивается из небольшой клетки - предшественницы, которая перестает делиться еще до того, как выпустит свои отростки. Как правило, первым начинает расти аксон, а дендриты образуются позже. На конце развивающегося отростка нервной клетки появляется утолщение неправильной формы, которое, видимо, и прокладывает путь через окружающую ткань. Это утолщение называется *конусом роста* нервной клетки. Он состоит из уплощенной части отростка нервной клетки с множеством тонких шипиков. Микрошипики имеют толщину от 0,1 до 0,2 мкм и могут достигать 50 мкм в длину, широкая и плоская область конуса роста имеет ширину и длину около 5 мкм, хотя форма ее может изменяться. Промежутки между микрошипиками конуса роста покрыты складчатой мембраной. Микрошипики находятся в постоянном движении - некоторые втягиваются в конус роста, другие удлиняются, отклоняются в разные стороны, прикасаются к субстрату и могут прилипнуть к нему.

Конус роста заполнен мелкими, иногда соединенными друг с другом мембранными пузырьками неправильной формы. Непосредственно под складчатыми участками мембраны и в шипиках находится плотная масса перепутанных актиновых филаментов. Конус роста содержит также митохондрии, микротрубочки и нейрофиламенты, имеющиеся в теле нейрона.



Среди нейронов встречаются самые крупные клеточные элементы организма. Размеры их поперечника колеблются от 6-7 мк (мелкие зернистые клетки мозжечка) до 70 мк (моторные нейроны головного и спинного мозга). Плотность их расположения в некоторых отделах центральной нервной системы очень велика. Например, в коре больших полушарий человека на 1 мм³ приходится почти 40 тыс. нейронов. Тела и дендриты нейронов коры занимают в целом примерно половину объема коры.

В крупных нейронах почти 1/3 - 1/4 величины их тела составляет ядро. Оно содержит довольно постоянное количество дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Входящие в его состав ядрышки участвуют в снабжении клетки рибонуклеиновыми кислотами (РНК) и протеинами. В моторных клетках при двигательной деятельности ядрышки заметно увеличиваются в размерах.

В нейроне выделяют:

Воспринимающую часть.

Дендриты – основное воспринимающее поле нейрона. Мембрана дендрита способна реагировать на медиаторы. Нейрон имеет несколько ветвящихся дендритов. Через специализированные контакты информация поступает от одного нейрона к другому

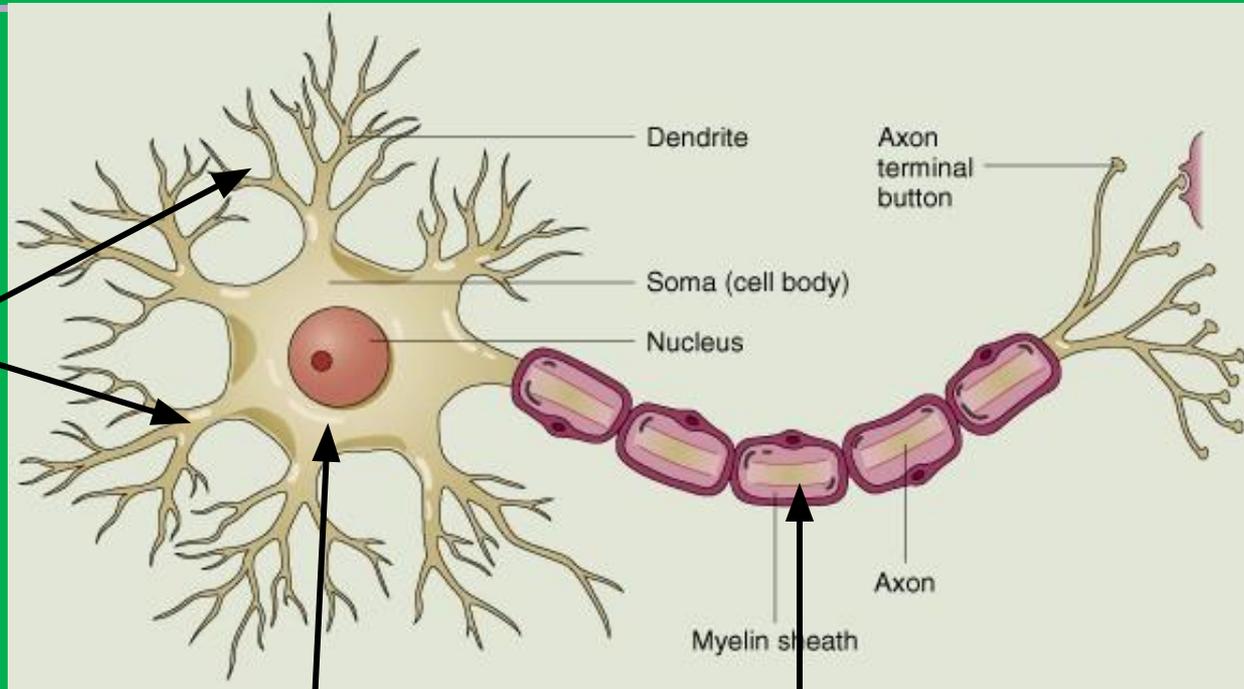
■ Интегративную часть

- **Аксонный холмик** – место выхода аксона из нейрона.
- Сoma нейрона выполняет наряду с информационной и трофическую функцию относительно своих отростков и синапсов. Сoma обеспечивает рост дендритов и аксонов.

■ Передающая часть

- **Аксон** – вырост цитоплазмы, приспособленный для проведения информации, которая собирается дендритами и перерабатывается в нейроне. Аксон дендритной клетки имеет постоянный диаметр и покрыт миелиновой оболочкой.

Строение нейрона

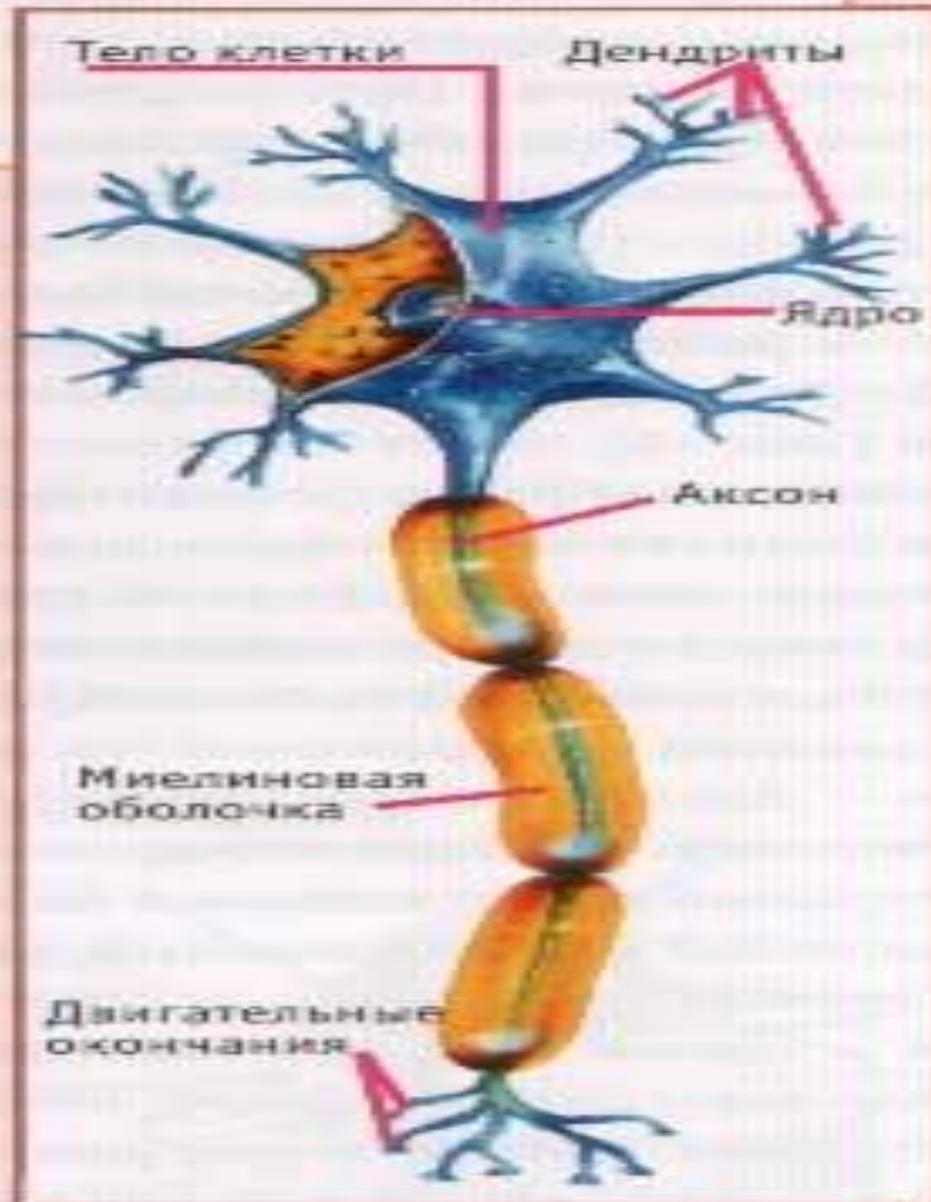


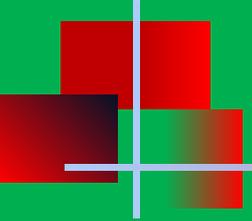
дендриты

тело
нейрона

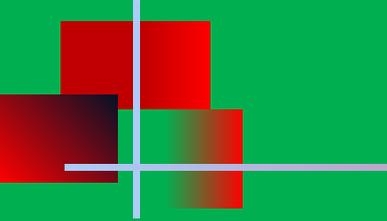
аксон

Рис. 2
Строение нейрона





**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА
НЕЙРОНОВ**



Строение перикариона (тела) нейроцита

Плазмолемма
*(обеспечивает проведение
нервного импульса)*

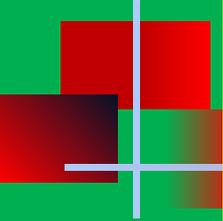
- **ионные каналы**

Перикарион:

- *ядро*
- *органойды общего назначения*
- *включения пигмента (липофусцин)*
- *базофильная субстанция (тигроид)*
- *нейрофибриллы*

Перикарион, или сома нейрона, имеет клеточную мембрану и содержит ядро, рибосомы, лизосомы, вещество Ниссля, аппарат Гольджи, митохондрии, микротрубочки и другие внутриклеточные органеллы.

Плазмолемма нейрона окружает цитоплазму нейрона. Она имеет типичное строение, описанное выше. Благодаря плазмолемме все нейроны имеют мембранный потенциал, кратковременное изменение которого представляет собой потенциал действия, который получил название нервного импульса. Мембрана нейрона содержит набор ионных каналов (натриевых, калиевых, хлорных, кальциевых), ионных насосов (Na^+ - K^+ -насос, Cl^- -насос, Ca^{2+} -насос), функционирующих за счет энергии гидролиза АТФ, а также набор многочисленных белков-рецепторов, способных улавливать в области синапса наличие различных медиаторов (ацетилхолина, норадреналина, адреналина, дофамина, серотонина, АТФ, ГАМК, глицина, пептидов и других веществ). Многие из этих рецепторов относятся к семейству G-рецепторов, т.е. передают сигнал внутрь нейрона с участием ГТФ-связывающего белка. За счет этих клеточных рецепторов нейрон получает всю необходимую информацию от других нейронов, а также меняет свое функциональное состояние, переходя из состояния покоя в состояние возбуждения или торможения.



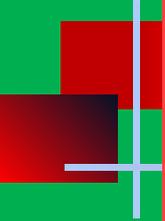
Ядро в большинстве нейронов расположено в центре тела клетки. Как правило, ядро крупное, сферической формы, светлое, с мелкодисперсным хроматином (преобладанием эухроматина), одним, иногда 2-3 крупными ядрышками. Эти особенности отражают высокую активность процессов транскрипции в ядре нейрона. Ядро нейрона окружено двухслойной мембраной, через поры которой происходит обмен между *нуклеоплазмой* и цитоплазмой. При активации нейрона ядро за счет выпячиваний увеличивает свою поверхность, что усиливает ядерно-плазматические отношения, стимулирующие функции нервной клетки. Ядро нейрона содержит генетический материал. Генетический аппарат обеспечивает дифференцировку, конечную форму клетки, а также типичные для данной клетки связи. Другой существенной функцией ядра является регуляция синтеза белка нейрона в течение всей его жизни. Нейроны также содержат ядрышко, которое содержит большое количество РНК. Около ядрышка в нейронах у лиц женского пола часто выявляется *тельце Барра* - крупная глыбка хроматина, содержащая конденсированную X-хромосому. Она особенно заметна в клетках коры полушарий большого мозга и симпатических нервных узлов.

В нейронах хорошо развита *гранулярная эндоплазматическая сеть*, что говорит о высокой интенсивности синтетических процессов. Важной особенностью нейронов является то, что ее цистерны часто образуют отдельные комплексы из параллельно лежащих уплощенных анастомозирующих сегментов, которые на светооптическом уровне при окраске анилиновыми красителями имеют вид *базофильных глыбок*. Эти глыбки получили название хроматофильной субстанции, или базофильного вещества *Ниссля* (синонимы - *субстанции Ниссля, тельца Ниссля, тигроидное вещество, тигроид*). Эти морфологические структуры впервые описаны в конце XIX века немецким невропатологом Францем Нисселем. Эти комплексы из уплощенных цистерн содержат многочисленные свободные и прикрепленные к мембранам рибосомы и полирибосомы, они богаты РНК и являются местом синтеза белковых компонентов клетки. Характер распределения телец Ниссля варьируют в отдельных типах нейронов и во многом определяется функциональной активностью нейрона. Например, у новорожденных нейроны лобной доли коры большого мозга не имеют телец Ниссля, в то время как в структурах, обеспечивающих жизненно важные рефлексy (спинной мозг, ствол головного мозга), нейроны содержат большое количество телец Ниссля. Существует определенная зависимость между развитием в онтогенезе телец Ниссля и формированием первичных поведенческих реакций у человека. Это обусловлено тем, что активность нейронов, установление контактов с другими нейронами зависят от их синтетической деятельности

У взрослых людей наиболее крупных размеров тельца Ниссля достигают в мотонейронах. Показано, что при длительном раздражении или повреждении нейрона комплексы цистерн эндоплазматического ретикулума распадаются на отдельные элементы, что на светооптическом уровне проявляется исчезновением телец Ниссля, т.е. *хроматолизом*, или *тигролизом*. Это означает, что длительное возбуждение нейрона приводит к прекращению синтеза специфического белка.

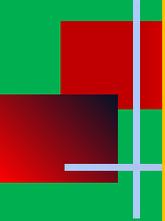
Установлено, что тельца Ниссля аксоплазматическим током из перикариона нейрона перемещаются в аксон. Если аксон случайно перерезан, то в перикарионе телец Ниссля временно исчезают, и ядро сдвигается к одной стороне нейрона. В случае регенерации аксона тельца Ниссля появляются вновь.

Агранулярная эндоплазматическая сеть в нейронах образована трехмерной сетью анастомозирующих цистерн и трубочек, участвующих в синтетических процессах и внутриклеточном транспорте веществ.



Комплекс, или аппарат, Гольджи хорошо развит в нейронах (его первое описание было дано на основе исследования нейронов). Он состоит из множественных *диктиосом* (пластинчатых образований), расположенных вокруг ядра в виде сети. Считается, что аппарат Гольджи участвует в синтезе нейросекреторных и других биологически активных соединений клетки.

Митохондрии - очень многочисленны, особенно их много у аксонного холмика и в области синапсов, т.е. в наиболее активных областях цитоплазмы нейрона. Митохондрии, за счет образования большого количества АТФ в процессе окислительного фосфорилирования обеспечивают высокие энергетические потребности нейрона, связанные со значительной активностью синтетических процессов, проведением нервных импульсов, деятельностью ионных насосов. Митохондрии нейронов обычно имеют палочковидную форму и характеризуются быстрым изнашиванием и обновлением, т.е. коротким жизненным циклом. При активной деятельности нейрона количество митохондрий возрастает.



Лизосомальный аппарат, или аппарат внутриклеточного переваривания, нейронов обладает высокой активностью и представлен *эндосомами* и многочисленными *лизосомами* различных размеров. Интенсивные процессы аутофагии (гидролиза) обеспечивают постоянное обновление компонентов цитоплазмы нейрона. При дефектах ряда лизосомальных ферментов в цитоплазме нейронов накапливаются непереваренные продукты, что нарушает их функции и вызывает болезни накопления, например, ганглиозидоз (болезнь Тэй-Закса).

Цитоскелет нейронов хорошо развит. Он представлен типичными элементами - *микротрубочками* (*нейротрубочками*), промежуточными филаментами (*нейрофиламентами*) и *микрофиламентами*. Они образуют трехмерную опорно-сократительную сеть, играющую важную роль в поддержании формы этих клеток и, в особенности, их длинного отростка - аксона.

Микротрубочки, или нейротрубочки, благодаря которым поддерживается форма перикариона и особенно отростков нейронов, образуются в клеточном центре. Их диаметр достигает 24 нм. Высказано предположение, что нейротрубочки перикариона принимают участие в хранении и передаче информации

Промежуточные филаменты (*нейрофиламенты*) имеют диаметр около 10 нм. Они связаны друг с другом и с нейротрубочками поперечными мостиками. При гистологической фиксации нейронов промежуточные филаменты склеиваются в пучки, которые окрашиваются солями серебра. Такие образования (фактически являющиеся артефактами) на светооптическом уровне описаны под названием *нейрофибрилл* - нитей толщиной 0.5-3 мкм, образующих сеть в перикарионе. Основная их функция - создание скелета нейрона.

Пигменты (включения) нейронов представлены липофусцином и меланином. *Липофусцин* - это желто-коричневый пигмент, который находится в нейроне в виде липидных капель, или гранул. Липофусцин нередко называют пигментом старения, или пигментом изнашивания. Однако это название, вероятно, неправильное, так как липофусцин выявляется в нейронах плодов. На постнатальном этапе развития пигмент сначала появляется в нервных клетках ганглиев, а позже - в нейронах ЦНС. Этот пигмент, действительно, накапливается с возрастом, но его значение для функции нейрона остается неясным. Полагают, что он представляет собой продукт «изнашивания», который не может быть удален с помощью лизосом и поэтому накапливается в остаточных тельцах на протяжении всей длительности жизни нервной клетки.

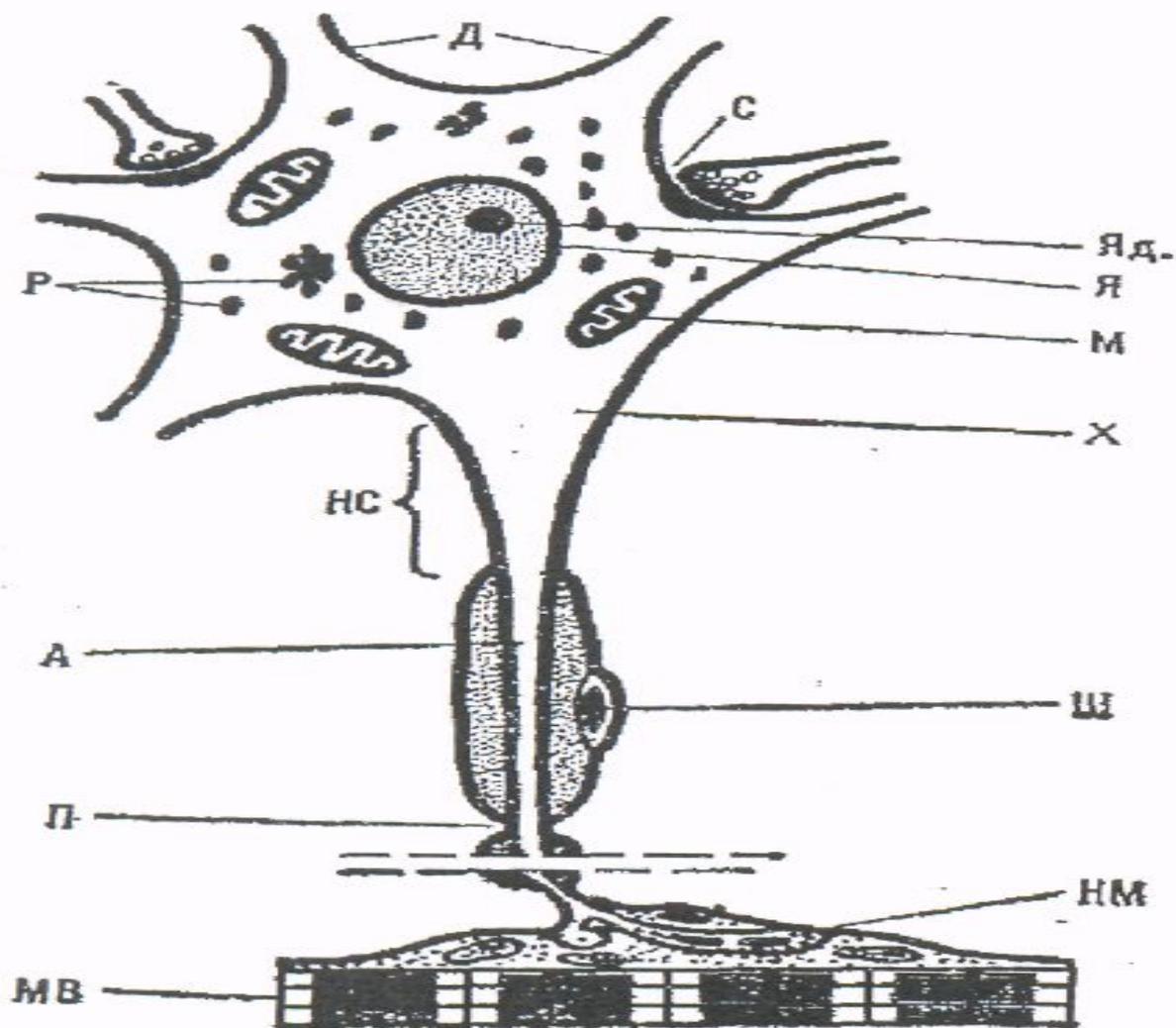
Второй пигмент нейронов - *меланин* (иногда его называют *нейромеланин*). Он встречается в виде темно-коричневого пигмента, но не во всех нейронах, а лишь в некоторых нейронах ствола мозга, в том числе, в дофаминергических нейронах черной субстанции и норадренергических нейронах голубого пятна, а также в нейронах симпатической системы и блуждающего нерва. Функциональное значение меланина, содержащегося в телах нейронов, неизвестно.

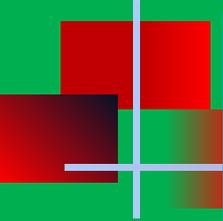
Белки нейронов служат для пластических и информационных целей. В ядре нейрона содержится ДНК, в цитоплазме преобладает РНК. РНК сосредоточена преимущественно в базофильном веществе (тельца Ниссля). Интенсивность обмена белков в ядре выше, чем в цитоплазме. Скорость обновления белков в филогенетически более новых структурах нервной системы выше, чем в более старых. Наибольшая скорость обмена белков в сером веществе коры большого мозга, меньшая - в мозжечке, наименьшая - в спинном мозге.

Липиды нейронов служат энергетическим и пластическим материалом. Кроме того, липиды, входя в состав миелиновой оболочки нервных волокон, обеспечивают высокое электрическое сопротивление таких оболочек. У некоторых нейронов это сопротивление достигает 1000 Ом/см^2 поверхности. Обмен липидов в нервной клетке происходит медленно. Возбуждение нейрона приводит к уменьшению количества липидов. Обычно после длительной умственной работы, при утомлении количество фосфолипидов в клетке уменьшается.

Углеводы являются основным источником ресинтеза АТФ, т.е. основным источником энергии нейронов. Глюкоза, поступая в нервную клетку, превращается в гликоген. При необходимости гликоген под влиянием ферментов гликогенолиза, находящихся в нейроне, вновь превращается в глюкозу. Вследствие того, что запасы гликогена при работе нейрона не обеспечивают полностью его энергетические траты, источником энергии для нервной клетки служит глюкоза крови.

Я - ядро. Яд. - ядрышко, М - митохондрии, Р - отдельные рибосомы и их скопления, Д - дендриты, С - синапсы, Х-аксонный холмик, НС- начальный сегмент, А - аксон, Ш- Шванновская клетка, составляющая миелиновую оболочку аксона, и ее ядро, П - перехват Ранвье, НМ - нервно-мышечное окончание, МВ - мышечное волокно





Строение отростков

Аксон

у нейрона всегда один маловетвящийся (осевой) толстый отросток, чаще длинный, отсутствует тигроид, проводит нервный импульс от тела нейрона

Дендриты

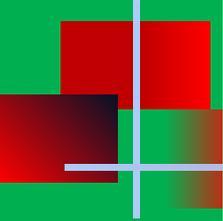
у нейронов количество различное
сильно ветвящиеся (древовидные)
относительно тонкие
чаще относительно короткие
наличие тигроида
проводит нервный импульс к телу нейрона

Рассмотрим морфологические особенности дендритов. Отростки, по которым к телу нервной клетки поступает возбуждение от рецепторов, называются дендритами (от греч. дендроп - дерево). Они *дихотомически* (от греч. диха - надвое, томе - разрез) наподобие ветвей дерева ветвятся, при этом их ветви расходятся под острыми углами, так что имеется несколько порядков ветвления, и концевые веточки очень тонкие. У типичного двигательного нейрона спинного мозга обычно насчитывается от 5 до 15 крупных дендритов, у отдельных нейронов их может быть до 1500. Установлено, что примерно 80-90 % поверхности нейрона приходится на долю дендритов, поэтому для приема импульсов потенциально доступна значительная часть поверхности клетки. В целом, необходимость такого ветвления обусловлена тем, что нейрон как информационная структура должен иметь большое количество входов. Как видно, у нейрона может быть до 1500 входов информации и один выход.

В большинстве случаев дендриты имеют относительно небольшую длину и сильно ветвятся вблизи тела нейрона. Крупные стволовые дендриты содержат все виды органелл, по мере снижения их диаметра в них исчезают элементы комплекса Гольджи, а цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума сохраняются. Нейротрубочки и нейрофиламенты многочисленны и располагаются параллельными пучками; они обеспечивают дендритный транспорт, который осуществляется из тела клетки вдоль дендритов со скоростью около 3 мм/ч. В целом, дендриты имеют тот же комплекс органелл, что и перикарион.

Дендриты проводят импульсы к телу нейрона, получая сигналы от других нейронов через многочисленные межнейронные контакты (аксо-дендритические синапсы), расположенные на них в области особых цитоплазматических выпячиваний - *дендритных шипиков*. Во многих шипиках имеется особый шипиковый аппарат, состоящий из 3-4 уплощенных цистерн, разделенных участками плотного вещества. Шипики представляют собой лабильные структуры, которые разрушаются и образуются вновь; их число резко падает при старении, а также при снижении функциональной активности нейронов. Если данный шипик или группа шипиков длительное время перестает получать информацию, то эти шипики исчезают.

Чем сложнее в эволюционном отношении функция нервной системы, чем больше разных сенсорных структур посылают информацию к данной структуре, тем больше шипиков на дендритах нейронов. Больше всего шипиков содержится на пирамидных нейронах двигательной зоны коры большого мозга - здесь на каждом нейроне их число достигает нескольких тысяч. Шипики занимают до 43 % поверхности мембраны сомы и дендритов. За счет шипиков воспринимающая поверхность нейрона значительно возрастает и может достигать, например, у клеток Пуркинье, 250 000 мкм².



Аксон (от лат. аксис - ось), или нейрит, - это центральный, или осевой, отросток нейрона, по которому нервный импульс направляется к другой нервной клетке или к рабочему органу. Аксон всегда один. Он отходит от утолщенного участка тела нейрона, не содержащего хроматофильной субстанции (вещества Ниссля), но богатого филаментами и микротрубочками. Это место выхода аксона из тела нейрона называется аксонным холмиком, или начальным сегментом. Именно в этом участке происходит возбуждение нейрона, т.е. генерация потенциалов действия, так как именно эта часть нейрона обладает наибольшей возбудимостью.

Длина аксона у человека варьирует от 1 мм до 1,5 м. Аксон данной клетки имеет постоянный диаметр, который варьирует от 1 до 20 мкм. Чем больше диаметр аксона, тем выше скорость распространения возбуждения по нему.

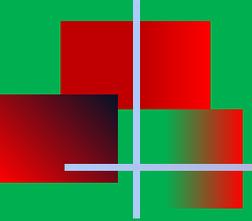
Характеристика аксоплазмы аксона

- В крупных нейронах аксон может содержать до 99 % объема цитоплазмы нейрона. Центральная часть цитоплазмы аксона (*аксоплазма*) содержит пучки нейрофиламентов (толщиной до 10 нм), ориентированных вдоль его длины. Вдоль всего аксона ближе к периферии располагаются пучки микротрубочек, цистерны агранулярной эндоплазматической сети (они представлены в виде мелких аксоплазматических пузырьков), нитевидные митохондрии, сложная сеть микрофиламентов. В то же время в аксоплазме практически отсутствует гранулярная эндоплазматическая сеть (и, следовательно, тельца Ниссля и рибосомы), а также элементы аппарата Гольджи. Это указывает на то, что аксон зависит от перикариона (тела нейрона) в отношении снабжения его белками; поэтому белки и некоторые другие макромолекулярные вещества, синтезированные в теле клетки, постепенно транспортируются к окончаниям аксона при помощи процесса, который называется аксонным транспортом.



Аксон может по своему ходу давать ответвления, или *коллатерали* (от лат. *collateralis* - боковой). Коллатеральные ветви, если они есть, отходят от аксона почти под прямым углом, а затем делают более или менее прямоугольный поворот и продолжают идти вдоль аксона, от которого они ответвились, в прежнем или обратном направлении (возвратные коллатерали). Разветвления играют исключительно важную роль, так как увеличивают возможность передачи информации в ЦНС. Так, показано, что один аксон, идущий к коре большого мозга от нижележащих структур мозга, за счет своих разветвлений контактирует с нейронами коры, занимающими объем $0,1 \text{ мм}^3$, т.е. один аксон может передать сигнал к 5000 нейронов.

В конечном участке аксон нередко распадается на тонкие веточки (телодендрии). Все веточки аксона заканчиваются специализированными терминалями (нервными окончаниями, или синапсами) на других нейронах или клетках рабочих органов. Эти терминали богаты митохондриями и секреторными образованиями. Передача возбуждения или торможения осуществляется с участием синапса.



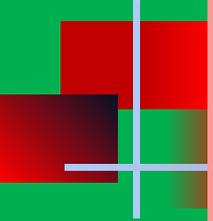
На основании числа и
расположения отростков нейроны
делятся

униполярные

псевдоунипо
лярные

биполярные

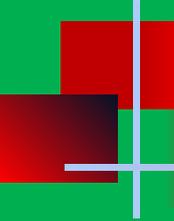
мультиполяр
ные



Существует большое многообразие нейронов ЦНС. Поэтому предложены и различные варианты их классификации. Чаще всего эта классификация осуществляется по трем признакам - морфологическим, функциональным и биохимическим.

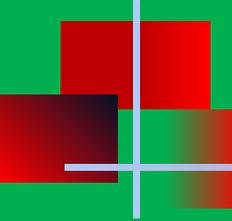
Морфологическая классификация нейронов учитывает количество отростков у нейронов и подразделяет все нейроны на три типа - униполярные, биполярные и мультиполярные.

Униполярные нейроны (от лат. унус - один; синонимы - одноотростчатые, или однополюсные, нейроны) имеют один отросток. По мнению одних исследователей, в нервной системе человека и других млекопитающих нейроны этого типа не встречаются. Однако некоторые авторы полагают, что униполярные нейроны отмечаются у человека в период раннего эмбрионального развития, а в постнатальном онтогенезе они встречаются в мезэнцефалическом ядре тройничного нерва (обеспечивают проприоцептивную чувствительность жевательных мышц). Ряд исследователей к униполярным клеткам относят амакриновые нейроны сетчатки глаза и межклубочковые нейроны обонятельной луковицы.



Биполярные нейроны (синонимы - двухотросчатые, или двухполюсные, нейроны) имеют два отростка - аксон и дендрит, обычно отходящие от противоположных полюсов клетки. В нервной системе человека собственно биполярные нейроны встречаются в основном в периферических частях зрительной, слуховой и обонятельной систем, например, биполярные клетки сетчатки глаза, спирального и вестибулярного ганглиев. Биполярные нейроны дендритом связаны с рецептором, аксоном - с нейроном следующего уровня организации соответствующей сенсорной системы.

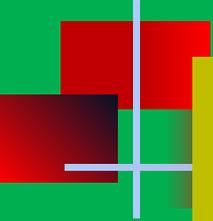
Однако значительно чаще в ЦНС человека и других животных встречается разновидность биполярных нейронов - так называемые *псевдоуниполярные*, или *ложноуниполярные*, нейроны. У них оба клеточных отростка (аксон и дендрит) отходят от тела клетки в виде единого выроста, который далее Т-образно делится на дендрит и аксон: первый идет с периферии от рецепторов, второй направляется в ЦНС. Эти клетки встречаются в сенсорных спинальных и краниальных ганглиях. Они обеспечивают восприятие болевой, температурной, тактильной, проприоцептивной, барорецептивной и вибрационной сигнализации.



Мультиполярные нейроны имеют один аксон и много (2 и более) дендритов. Они наиболее распространены в нервной системе человека. Описано до 60-80 вариантов этих клеток. Однако все они представляют разновидности веретенообразных, звездчатых, корзинчатых, грушевидных и пирамидных клеток.

По длине аксона выделяют клетки Гольджи I типа (с длинным аксоном) и клетки Гольджи II типа (с коротким аксоном).

С точки зрения локализации нейронов их можно разделить на нейроны ЦНС, т.е. находящиеся в спинном (спинальные нейроны) и головном мозге (бульбарные, мезенцефальные, церебеллярные, гипоталамические, таламические, корковые), а также за пределами ЦНС, т.е. входящие в состав периферической нервной системы - это нейроны вегетативных ганглиев, а также нейроны, составляющие основу метасимпатического отдела вегетативной нервной системы.



Нейроны (по выполняемым функциям)

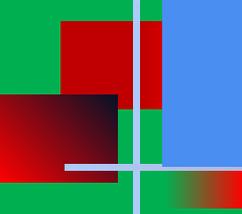
```
graph TD; A[Нейроны (по выполняемым функциям)] --> B[Чувствительные (афферентные)]; A --> C[Двигательные (эфферентные)]; A --> D[вставочные];
```

**Чувствительные
(афферентные)**

**Двигательные
(эфферентные)**

вставочные

- Чувствительные нейроны проводят импульс от рецепторов – нервных окончаний в ЦНС
- Двигательные проводят импульс из ЦНС к органу
- Вставочные соединяют между собой чувствительные и двигательные пути



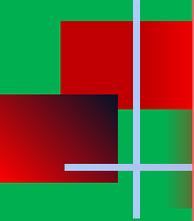
Эфферентные нейроны связаны с передачей нисходящих влияний от вышележащих этажей нервной системы к нижележащим или из центральной нервной системы к рабочим органам. Для эфферентных нейронов характерны разветвленная сеть дендритов и один длинный отросток — аксон.

- **Афферентный нейрон** имеет ложноуниполярную форму, т. е. оба его отростка выходят из одного полюса клетки. Далее нейрон разделяется на длинный дендрит, образующий на периферии воспринимающее образование — рецептор, и аксон, входящий через задние рога в спинной мозг. К афферентным нейронам относят также нервные клетки, аксоны которых составляют восходящие пути спинного и головного мозга.
- **Промежуточные нейроны** — это, как правило, более мелкие клетки, осуществляющие связь между различными нейронами. Они передают нервные влияния в горизонтальном направлении и в вертикальном. Благодаря многочисленным разветвлениям аксона промежуточные нейроны могут одновременно возбуждать большое число других нейронов.

Функциональная классификация нейронов разделяет их по характеру выполняемой ими функции (в соответствии с их местом в рефлекторной дуге) на три типа: афферентные (чувствительные), эфферентные (двигательные) и ассоциативные.

1. **Афферентные** нейроны (синонимы - чувствительные, рецепторные, центростремительные), как правило, являются ложноуниполярными нервными клетками. Тела этих нейронов располагаются не в ЦНС, а в спинномозговых узлах или чувствительных узлах черепно-мозговых нервов. Один из отростков, отходящий от тела нервной клетки, следует на периферию, к тому или иному органу и заканчивается там сенсорным рецептором, который способен трансформировать энергию внешнего стимула (раздражения) в нервный импульс. Второй отросток направляется в ЦНС (спинной мозг) в составе задних корешков спинномозговых нервов или соответствующих чувствительных волокон черепно-мозговых нервов. Как правило, афферентные нейроны имеют небольшие размеры и хорошо разветвленный на периферии дендрит. Функции афферентных нейронов тесно связаны с функциями сенсорных рецепторов. Таким образом, афферентные нейроны генерируют нервные импульсы под влиянием изменений внешней или внутренней среды. Часть нейронов, принимающих участие в обработке сенсорной информации, которые можно рассматривать как афферентные нейроны высших отделов мозга, принято делить в зависимости от чувствительности к действию раздражителей на моносенсорные, бисенсорные и полисенсорные.

Моносенсорные нейроны располагаются чаще в первичных проекционных зонах коры и реагируют только на сигналы своей сенсорности. Например, значительная часть нейронов первичной зоны зрительной области коры полушарий головного мозга реагирует только на световое раздражение сетчатки глаза.



Моносенсорные нейроны подразделяют функционально по их чувствительности к разным качествам одного раздражителя. Так, отдельные нейроны слуховой зоны коры больших полушарий головного мозга могут реагировать на предъявления тона 1000 Гц и не реагировать на тоны другой частоты. Они называются мономодальными. Нейроны, реагирующие на два разных тона, называются бимодальными, на три и более - полимодальными.

Бисенсорные нейроны чаще располагаются во вторичных зонах коры какого-либо анализатора и могут реагировать на сигналы как своей, так и другой сенсорности. Например, нейроны вторичной зоны зрительной области коры больших полушарий головного мозга реагируют на зрительные и слуховые раздражения.

Полисенсорные нейроны - это чаще всего нейроны ассоциативных зон мозга; они способны реагировать на раздражение слуховой, зрительной, кожной и других рецептивных систем.

Эфферентные нейроны (синонимы - двигательные, моторные, секреторные, центробежные, сердечные, сосудодвигательные и пр.) предназначены для передачи информации от ЦНС на периферию, к рабочим органам. Например, эфферентные нейроны двигательной зоны коры большого мозга - пирамидные клетки - посылают импульсы к альфа-мотонейронам передних рогов спинного мозга, т.е. они являются эфферентными для этого отдела коры большого мозга. В свою очередь альфа-мотонейроны спинного мозга являются эфферентными для его передних рогов и посылают сигналы к мышцам.

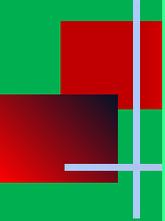
По своему строению эфферентные нейроны - это мультиполярные нейроны, тела которых находятся в сером веществе ЦНС (или на периферии в вегетативных узлах различных порядков). Аксоны этих нейронов продолжают в виде соматических или вегетативных нервных волокон (периферических нервов) к соответствующим рабочим органам, в том числе к скелетным и гладким мышцам, а также к многочисленным железам. Основной особенностью эфферентных нейронов является наличие длинного аксона, обладающего большой скоростью проведения возбуждения.

Эфферентные нейроны разных отделов коры больших полушарий связывают между собой эти отделы по аркуатным связям. Такие связи обеспечивают внутрислоушарные и межполушарные отношения. Все нисходящие пути спинного мозга (пирамидный, руброспинальный, ретикулоспинальный и т.д.) образованы аксонами эфферентных нейронов соответствующих отделов ЦНС. Нейроны автономной нервной системы, например, ядер блуждающего нерва, боковых рогов спинного мозга также относятся к эфферентным нейронам.

Вставочные нейроны (синонимы - интернейроны, контактные, ассоциативные, коммуникативные, объединяющие, замыкательные, проводниковые, кондукторные) осуществляют передачу нервного импульса с афферентного (чувствительного) нейрона на эфферентный (двигательный) нейрон. Суть этого процесса состоит в передаче полученного афферентным нейроном сигнала эфферентному нейрону для исполнения в виде ответной реакции организма. И. П. Павлов определил сущность этого как «явление нервного замыкания».

Вставочные нейроны располагаются в пределах серого вещества ЦНС. По своему строению - это мультиполярные нейроны. Считается, что в функциональном отношении это наиболее важные нейроны ЦНС, так как на их долю приходится 97 %, а по некоторым данным, - даже 98-99 % от общего числа нейронов ЦНС. Область влияния вставочных нейронов определяется их строением, в том числе длиной аксона и числом коллатералей. Например, многие вставочные нейроны имеют аксоны, которые заканчиваются на нейронах своего же центра, обеспечивая, прежде всего, их интеграцию.

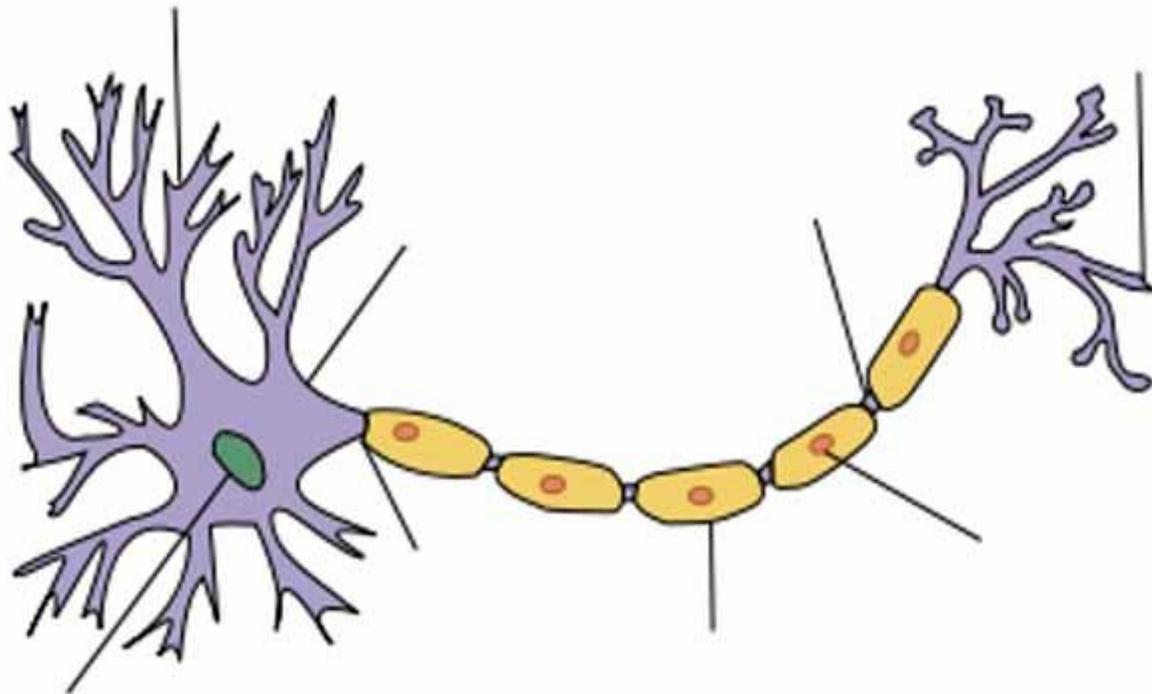
Одни вставочные нейроны получают активацию от нейронов других центров и затем распространяют эту информацию на нейроны своего центра. Это обеспечивает усиление влияния сигнала за счет его повторения в параллельных путях и удлиняет время сохранения информации в центре. В итоге центр, куда пришел сигнал, повышает надежность воздействия на исполнительную структуру.



Биохимическая классификация нейронов основана на химических особенностях нейромедиаторов, используемых нейронами в синаптической передаче нервных импульсов. Выделяют много различных групп нейронов, в частности, холинергические (медиатор - ацетилхолин), адренергические (медиатор - норадреналин), серотонинергические (медиатор - серотонин), дофаминергические (медиатор - дофамин), ГАМК-ергические (медиатор - гамма-аминомасляная кислота - ГАМК), пуринергические (медиатор - АТФ и его производные), пептидергические (медиаторы - субстанция Р, энкефалины, эндорфины, вазоактивный интестинальный пептид, холецистокинин, нейротензин, бомбезин и другие нейропептиды). В некоторых нейронах терминали содержат одновременно два типа нейромедиатора, а также нейромодуляторы. Распределение нейронов, использующих различные медиаторы, в нервной системе неравномерно. Нарушение выработки некоторых медиаторов в отдельных структурах мозга связывают с патогенезом ряда нервно-психических заболеваний. Так, содержание дофамина снижено при паркинсонизме и повышено при шизофрении, снижение уровня норадреналина и серотонина типично для депрессивных состояний, а их повышение - для маниакальных.

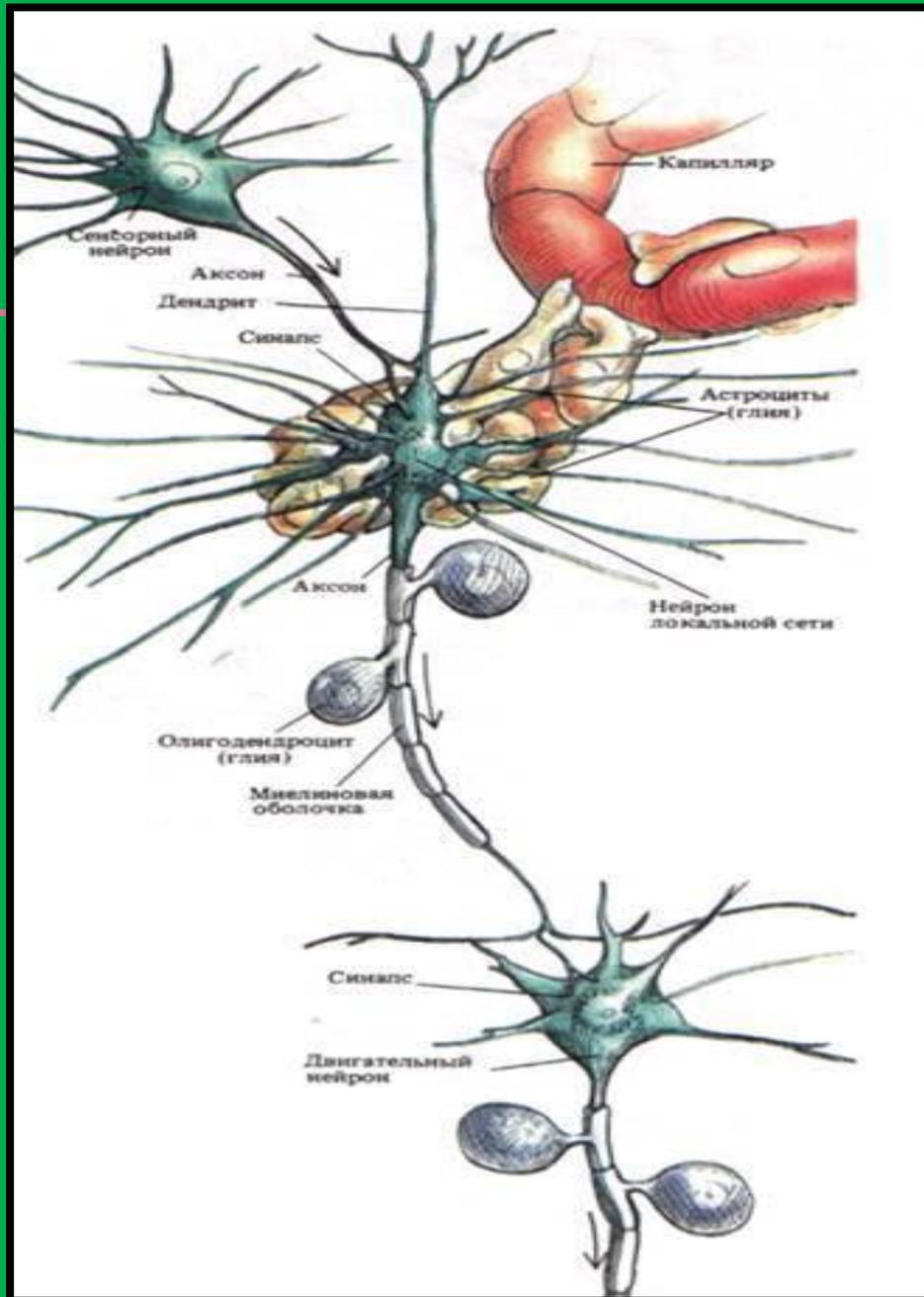
Другие виды классификаций нейронов. Нервные клетки разных отделов нервной системы могут быть активными вне воздействия, т.е. обладают свойством автоматии. Их называют фоновоактивными нейронами. Другие нейроны проявляют импульсную активность только в ответ на какое-либо раздражение, т.е. они не обладают фоновой активностью.

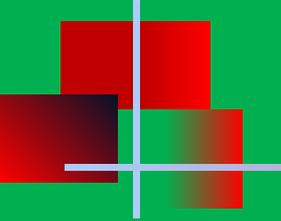
Некоторые нейроны, по причине их особой значимости в деятельности мозга, получили дополнительные названия по имени исследователя, впервые описавшего соответствующие нейроны. Среди них - пирамидные клетки Беца, локализованные в новой коре большого мозга; грушевидные клетки Пуркинье, клетки Гольджи, клетки Лугано (все - в составе коры мозжечка); тормозные клетки Реншоу (спинной мозг) и ряд других нейронов.



нейроглия

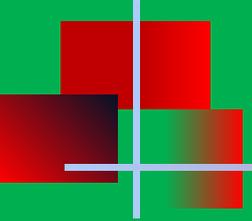
Нейроглия - комплекс клеточных элементов, выполняющих в нервной ткани опорную, разграничительную, трофическую, секреторную и защитную функции. В составе нейроглии различают макроглию и микроглию.





НЕЙРОГЛИЯ (греческое *neuron* – нерв, *glia* – клей) – термин, введенный для описания связующих элементов между нейронами.

ГЛИОЦИТЫ – разнообразные вспомогательные клетки нервных тканей.



ФУНКЦИИ НЕЙРОГЛИИ

- опорная
- трофическая
- разграничительная
- поддержание постоянства среды вокруг нейронов
- секреторная
- защитная

Классификация нейроглии

- Микроглиальные клетки Микроглиальные клетки, хоть и входят в понятие «глия», не являются собственно нервной тканью, так как имеют мезодермальное происхождение. Они представляют собой мелкие отростчатые клетки, разбросанные по белому и серому веществу мозга и способные к фагоцитозу.
- Макроглия Макроглия — производная глиобластов, выполняет опорную, разграничительную, трофическую и секреторную функции.
 - Эпендимальные клетки (некоторые ученые выделяют их из глии вообще, некоторые — включают в макроглию) напоминают однослойный эпителий, лежат на базальной мембране и имеют кубическую или призматическую форму.
 - Олигодендроциты — полигональные крупные клетки, имеющие 1-5 слабо ветвящихся отростков, в зависимости от их расположения, выделяют:
 - Астроциты - небольшие клетки, имеющие многочисленные ветвящиеся отростки.

Виды астроцитов

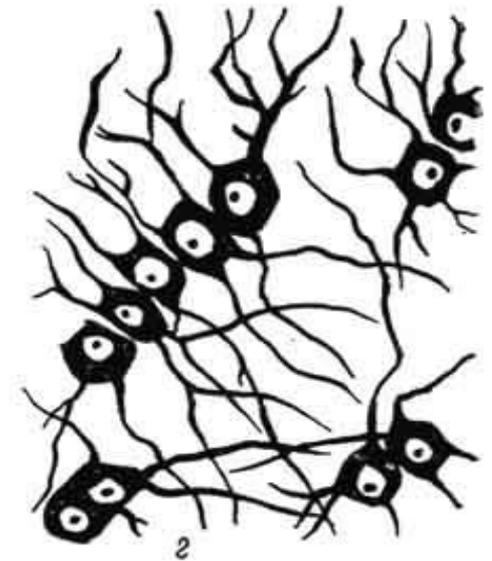
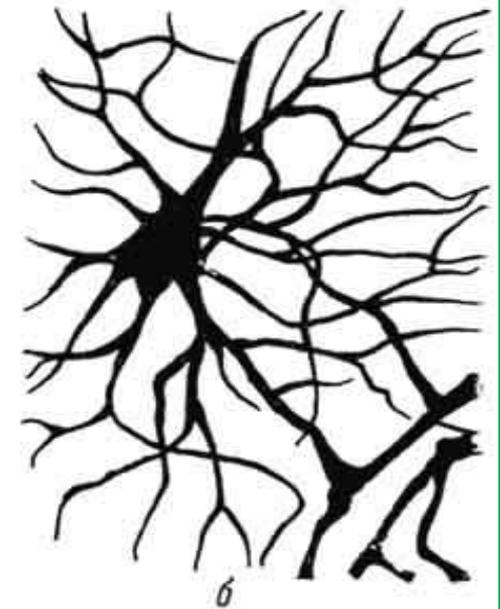
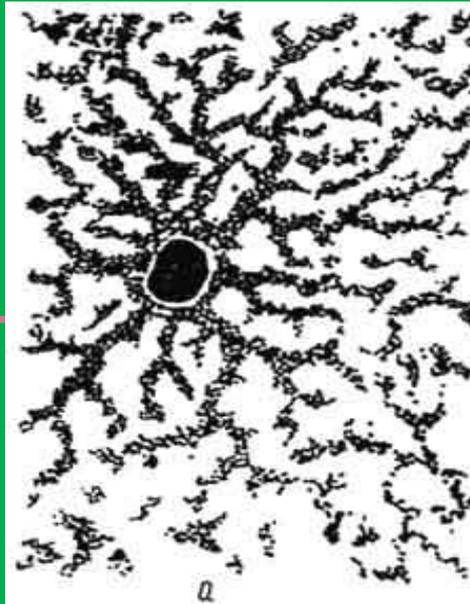
Различные виды нейроглии:

а - плазматические астроциты;

б - волокнистые астроциты;

в - олигодендроглиоциты;

г - глиальные макрофаги.



Морфология нейроглии

- **Нейроглия** - это обширная разнородная группа клеток (глиоцитов, или глиальных клеток) нервной ткани, обеспечивающая деятельность нейронов и выполняющая опорную, трофическую, разграничительную, барьерную, секреторную и защитную (иммунологическую) функции.
- Становится все очевиднее, что без нейроглии нейроны не могут существовать и функционировать. При этом взаимоотношения между нейронами и нейроглией складываются, начиная с раннего эмбриогенеза нервной ткани. На первом этапе развития глиальные клетки вытягивают свои отростки перпендикулярно к плоскости зоны размножения и поэтому называются радиальными глиальными клетками. Нейрон обхватывает своим телом отросток глиальной клетки и медленно как бы взбирается по нему, все более удаляясь от места своего первоначального возникновения к месту своего окончательного расположения (так эквилибрист взбирается по канату под купол цирка).
- Происхождение термина нейроглия (от гр. neuron - нерв, и glia - клей) связано с первоначальным представлением о наличии некоего вещества, заполняющего пространство между нейронами и нервными волокнами и связывающего их воедино наподобие клея. Нейроглия была открыта в 1846 году немецким ученым Р. Вирховым. Он назвал ее межуточным веществом, содержащим веретенообразные и звездчатые клетки, трудно отличимые от мелких нейронов. Он же впервые увидел, что нейроглия отделяет нервную ткань от кровеносного русла.

Глиальные клетки по размерам в 3-4 раза меньше, чем нейроны. В мозге человека содержание глиоцитов в 5-10 раз превышает число нейронов, причем все глиоциты занимают около половины объема мозга. Соотношение между числом глиоцитов и нейронов у человека выше, чем у животных. Это означает, что в ходе эволюции количество глиальных клеток в нервной системе увеличилось более значительно, чем число нейронов.

В отличие от нейронов, глиоциты взрослого способны к делению. В поврежденных участках мозга они размножаются, заполняя дефекты и образуя глиальный рубец (глиоз). С возрастом у человека в мозге число нейронов уменьшается, а число глиальных клеток увеличивается. Опухоли из глиоцитов (глиомы) составляют 50 % внутричерепных образований.

Нейроглия включает *макроглию и микроглию*. Макроглия в эмбриональном периоде подобно нейронам развивается из эктодермы. *Макроглия* подразделяется на астроцитарную, олигодендроцитарную и эпендимоцитарную глию. Соответственно, основу этих видов макроглии составляют астроциты, олигодендроциты и эпендимоциты. В свою очередь астроциты подразделяются на протоплазматические (плазматические) и волокнистые (фиброзные, фибриллярные). Олигодендроциты подразделяются на три типа - крупные светлые клетки, мелкие темные и клетки промежуточной величины и электронной плотности (в раннем возрасте численность их одинакова, но у взрослого встречаются лишь темные олигодендроциты). Эпендимоциты делятся на три вида - собственно эпендимоциты, хороидные эпендимоциты и танициты.

На долю *астроцитов* (или звездчатых глиальных клеток) приходится около 40% от всех глиоцитов. *Астроциты* - это многоотростчатые клетки, их размеры колеблются от 7 до 25 мкм. Это самые крупные формы глиоцитов. Они встречаются во всех отделах ЦНС, но их количество различно - в коре больших полушарий их содержится 61,5%, в мозолистом теле - 54%, в стволе мозга - 33%.

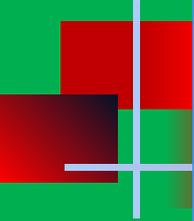
Астроциты характеризуются овальным ядром, которое содержит ДНК, цитоплазмой и умеренно развитыми важнейшими органеллами (включая аппарат Гольджи, митохондрии), многочисленными гранулами гликогена и промежуточными филаментами. Эти филаменты из тела астроцитов проникают в отростки и содержат особый глиальный фибриллярный кислый белок (ГФКБ), который служит маркером астроцитов. На концах отростков имеются пластинчатые расширения, или «ножки», которые, соединяясь друг с другом в виде мембран, окружают сосуды и нейроны. Астроциты образуют щелевые соединения между собой, а также с клетками олигодендроглии и эпендимной глии.



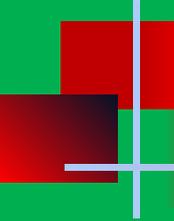
Астроциты выполняют четыре основные функции - опорную, разграничительную (транспортную и барьерную), метаболическую (регуляторную) и защитную (иммунную и репаративную).

Опорная функция астроцитов заключается в формировании опорного каркаса ЦНС, внутри которого располагаются другие клетки и волокна. Иначе говоря, в спинном и головном мозге именно астроциты берут на себя функцию, которую в других органах выполняют клетки соединительной ткани. В ходе эмбрионального развития именно астроциты служат опорными и направляющими элементами, вдоль которых происходит миграция развивающихся нейронов. Направляющая функция связана также с секрецией ростовых факторов и продукцией определенных компонентов межклеточного вещества, распознаваемых эмбриональными нейронами и их отростками.

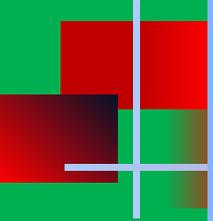
Разграничительная функция астроцитов, которая включает транспортную и барьерную функции, направлена на создание оптимального микроокружения нейронов. Эта функция, прежде всего, заключается в том, что астроциты участвуют в образовании периваскулярных пограничных мембран вокруг капилляров. С этой целью уплощенные концевые участки отростков астроцитов охватывают снаружи капилляры (в виде футляра). Тем самым формируется основа гематоэнцефалического барьера (ГЭБ), благодаря которому из крови в ткань мозга не проникают многие вещества. Кроме того, астроциты (совместно с олигодендроцитами и другими элементами глии) участвуют в образовании поверхностной пограничной глиальной мембраны, или краевой глии мозга. Эта структура расположена под мягкой мозговой оболочкой. Аналогично, отростки астроцитов (совместно с эпендимоцитами) участвуют в формировании пограничной глиальной мембраны под слоем эпендимы. Эта мембрана является компонентом нейроликворного барьера, который отделяет нейроны от спинномозговой жидкости, т.е. от ликвора. Наконец, отростки астроцитов участвуют в образовании перинеурональных оболочек. Такие оболочки окружают тела нейронов, а также области синапсов. При этом отростки астроцитов изолируют тела нейронов и их дендриты, а также аксонные окончания, предотвращая тем самым влияние на них других нервных структур. Подобная изолирующая функция астроцитов в сочетании с другими их функциями обеспечивает оптимальное микроокружение нейронов.



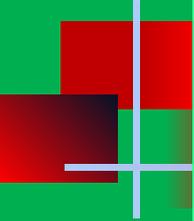
Метаболическая функция астроцитов, включающая в себя и регуляторную функцию - это одна из наиболее важных функций астроцитов. Именно с участием астроцитов осуществляется поддержание определенных концентраций ионов K^+ и медиаторов в микроокружении нейронов. Астроциты (совместно с олигодендроцитами) принимают участие в метаболизме медиаторов (норадреналина, адреналина, дофамина, гамма-аминомасляной кислоты, или ГАМК, пептидов, аминокислот). В частности, именно с помощью своих отростков астроциты активно захватывают медиаторы из синаптической щели после того, как они выделяются в эту щель и осуществляют синаптическую передачу. Медиаторы и продукты их переработки после захвата возвращаются нейрону также с участием астроцитов.



Защитная (иммунная и репаративная) функция астроцитов заключается в формировании различных защитных реакций при повреждении нервной ткани. Прежде всего, это выражается в том, что астроциты (подобно клеткам микроглии) обладают выраженной фагоцитарной активностью. Подобно моноцитам крови и тканевым макрофагам астроциты способны после переработки чужеродного вещества произвести его процессинг и тем самым представить антиген Т- и В- лимфоцитам. Астроциты, подобно моноцитам и Т-лимфоцитам, способны вырабатывать цитокины, т.е. модуляторы и регуляторы иммунных реакций. На завершающих этапах воспалительных реакций в ЦНС астроциты, разрастаясь, формируют на месте поврежденной ткани глиальный рубец - тем самым они выполняют репаративную функцию. Например, при поверхностном повреждении головного мозга пролиферирующие астроциты образуют рубец, который изолирует нервную ткань от структур мягкой мозговой оболочки. При этом астроциты проявляют признаки фагоцитоза, поглощая внеклеточные продукты распада

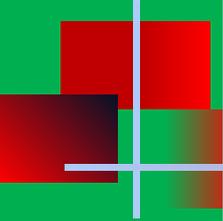


Олигодендроциты - это обширная группа разнообразных мелких клеток с короткими немногочисленными отростками. Олигодендроцитов в коре больших полушарий содержится 29%, в мозолистом теле - 40%, в стволе головного мозга - 62%. Они встречаются в белом и сером веществе ЦНС. В белом веществе ЦНС олигодендроциты располагаются рядами, вплотную к проходящим здесь нервным волокнам (интерфасцикулярно). В сером веществе они расположены вдоль миелинизированных нервных волокон (перифасцикулярно). Кроме того, в сером веществе они также располагаются вокруг тел нейронов, образуя с ними тесный контакт, и выступают здесь в роли клеток-сателлитов - перинейрональных клеток. Таким образом, олигодендроциты окружают тела нейронов, а также входят в состав нервных волокон и нервных окончаний. В целом, олигодендроциты изолируют эти образования от соседних структур и тем самым способствуют проведению возбуждения.



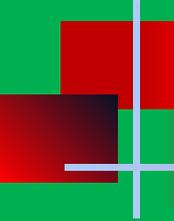
Олигодендроциты выполняют две основные функции - 1) образование миелина как компонента изолирующей оболочки у нервных волокон в ЦНС и 2) трофическую функцию, включающую и участие в регуляции метаболизма нейронов.

Функция образования миелина олигодендроцитами интенсивно проявляется уже в эмбриональном периоде. В этом аспекте важно отметить, что олигодендроциты в эмбриогенезе появляются раньше, чем возникают миелинизированные оболочки у отростков нейронов. После рождения олигодендроциты также продолжают выполнять эту функцию. Необходимо подчеркнуть, что формирование изолирующего слоя у аксонов, находящихся в ЦНС, осуществляемое с участием олигодендроцитов, в определенной степени отличается от процесса миелинизации нервных волокон в периферической нервной системе, который совершается с помощью шванновских клеток. Одним из отличий является характер распределения миелина в перехватах Ранье - в ЦНС миелин образует лишь узкий гребешок, а не сплошную трубку (как у волокон периферических нервов). На внутренней поверхности миелиновой оболочки волокон ЦНС цитоплазма также довольно часто не образует сплошного слоя.

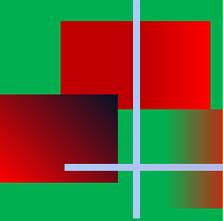


Эпендимоциты - еще одна разновидность глиоцитов. Они образуют эпендимную глию, или эпендиму (от греч. *ependyma* - верхняя одежда, т.е. выстилка). *Эпендима* - это однослойная выстилка полостей желудочков мозга и центрального канала спинного мозга (в которых содержится спинномозговая жидкость, или ликвор), состоящая из эпендимоцитов.

Эпендимоциты представляют собой клетки кубической или цилиндрической формы. Ядро эпендимоцитов округлой или овальной формы. Оно содержит плотный хроматин. Цитоплазма содержит умеренно развитые органоиды и включения. Апикальная поверхность эпендимоцитов несет реснички, которые своими движениями перемещают ликвор, а от базального полюса некоторых клеток отходит длинный отросток, протягивающийся до поверхности мозга и входящий в состав поверхностной пограничной глиальной мембраны (краевой глии). Некоторые авторы предлагают эпендимную глию рассматривать как эпителий (эпендимоглиального типа по Н.Г. Хлопину), так как эпендимоциты, образуя пласты клеток, своими боковыми поверхностями связаны между собой таким же способом, как и клетки эпителия.

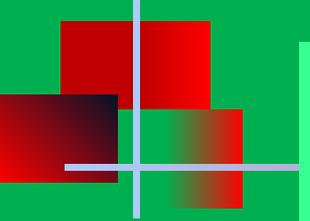


Микроглия представляет собой совокупность мелких удлинённых звездчатых клеток (микроглиоцитов) с плотной цитоплазмой и сравнительно короткими немногочисленными ветвящимися отростками. Микроглиоциты располагаются преимущественно вдоль капилляров в ЦНС. Они представлены в сером и белом веществе и являются вариантом блуждающих клеток. Количество микроглиоцитов в разных отделах головного мозга относительно невысокое - в коре больших полушарий – 9,5%, в мозолистом теле - 6%, в стволе головного мозга - 8% от всех видов глиоцитов. В отличие от клеток макроглии, они имеют мезенхимное происхождение, развиваясь непосредственно из моноцитов крови (или периваскулярных макрофагов мозга), и относятся к макрофагально-моноцитарной системе. Поэтому микроглиоциты нередко называют глиальными макрофагами. Для них характерны ядра (неправильной треугольной или овальной формы) с преобладанием гетерохроматина и высокое содержание лизосом в цитоплазме.



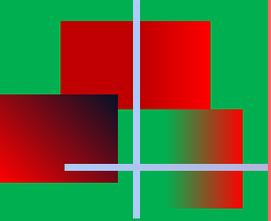
Основная функция микроглии - защитная (в том числе иммунная). Клетки микроглии - это, по сути, специализированные макрофаги ЦНС, обладающие значительной подвижностью. Они могут активироваться и размножаться при воспалительных и дегенеративных заболеваниях нервной системы. Для выполнения фагоцитарной функции микроглиоциты утрачивают отростки и увеличиваются в размерах. Они способны фагоцитировать остатки погибших клеток (детрит). Активированные клетки микроглии ведут себя подобно макрофагам - они представляют антигены для Т- и В- лимфоцитов, секретируют ряд цитокинов.

Таким образом, мозг, отделившись от «общей» иммунной системы гематоэнцефалическим барьером (поэтому мозг рассматривается как забарьерный в отношении иммунной защиты орган), имеет собственную автономную иммунную систему, которая представлена микроглиоцитами, а также лимфоцитами спинномозговой жидкости. Именно эти клетки становятся активными участниками всех патологических процессов, сопровождающихся деструкцией мозговой ткани с образованием субстрата, который становится антигеном для соответствующих тканей мозга.

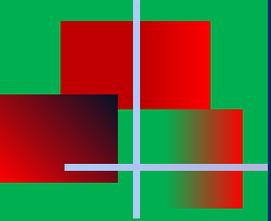


Клетки-сателлиты (мантйные клетки) охватывают тела нейронов в спинальных, черепно-мозговых и вегетативных ганглиях. Они имеют уплощенную форму, мелкое круглое или овальное ядро. Обеспечивают барьерную функцию, регулируют метаболизм нейронов, захватывают нейромедиаторы.

Леммоциты (шванновские клетки) в периферической нервной системе (подобно олигодендроцитам ЦНС) участвуют в образовании нервных волокон, изолируя отростки нейронов. Они обладают способностью к выработке миелиновой оболочки

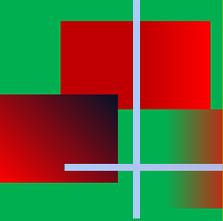


Нейропиль - это понятие морфофункциональное. Оно отражает пространство мозговой ткани, расположенное между телами нейронов, отростками нейронов, глиальными клетками и кровеносными сосудами, включая капилляры. По сути - это межклеточное пространство мозга. На его долю приходится около 10-20% от всего мозга. В этом пространстве содержатся гликозаминогликаны, в том числе гиалуроновая кислота, хондроитинсульфат и гепаринсульфат. Именно эти вещества обеспечивают, подобно гелю, диффузный обмен между капиллярами кровеносного русла и нейронами. При различного рода физиологических и патологических состояниях организма, которые сопровождаются недостатком кислорода или низкой концентрацией сахара в крови, нейропиль как целостная система реагирует раньше, чем тела нервных клеток, и даже независимо от них.

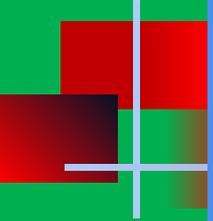


Нервы – скопления отростков нейронов вне ЦНС, заключённые в общую оболочку и проводящие нервные импульсы

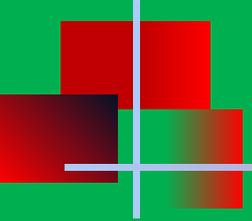
Нервные узлы – скопления тел нейронов вне ЦНС



Нервом называется анатомическое образование, состоящее из нервных волокон, имеющих общую оболочку. Нервы образованы отростками нервных клеток, тела которых лежат в пределах головного и спинного мозга, а также в нервных узлах периферической нервной системы. Снаружи нервы и их ветви покрыты рыхлой соединительнотканной оболочкой - *эпиневрием*, образованной коллагеновыми и эластическими волокнами. В эпиневрии встречаются жировые клетки, проходят кровеносные, лимфатические сосуды и тонкие пучки нервных волокон. В свою очередь нерв состоит из пучков нервных волокон, окруженных тонкой оболочкой - *периневрием*. Каждое нервное волокно также имеет тонкую соединительнотканную оболочку - *эндоневрий*.



Нервы бывают различной длины и толщины, более длинные нервы расположены в тканях конечностей, особенно нижних. Самым длинным черепным нервом является блуждающий. Нервы большого диаметра называют *нервными стволами*, ответвления нервов - *ветвями*. Например, на середине плеча локтевой нерв содержит 13000-18000 нервных волокон, срединный - 19000-32000, мышечно-кожный - 3000-12000 нервных волокон. В крупных нервах волокна по ходу нерва могут переходить из одного пучка в другой, поэтому толщина пучков, количество нервных волокон в них неодинаковы на всем протяжении. Нервные волокна, образующие нерв, не всегда идут в нем прямолинейно. Нередко они имеют зигзагообразный ход, что предохраняет их от перерастяжения при движениях туловища и конечностей.



нервы

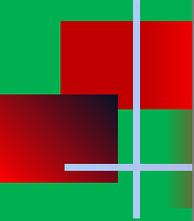


двигатель
ные

чувствитель
ные

Вегетатив
ные

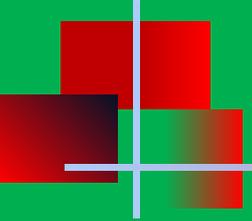
смешанные



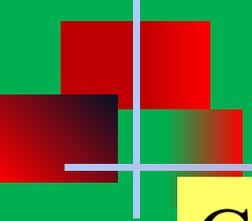
Двигательные нервы состоят из волокон клеток передних рогов спинного мозга или из ядер ствола мозга (глазодвигательный, подъязычный нервы и др.).

Смешанные нервы содержат как двигательные, так и чувствительные волокна (тройничный, лицевой, слуховой; блуждающий и языкоглоточный нервы; последние содержат и вегетативные волокна). Двигательные нервы иннервируют поперечнополосатые мышцы, а через ганглии автономной системы и гладкие мышцы внутренних органов и желез. Волокна корешков спинномозговых нервов выходят через межпозвоночные отверстия и образуют сегментарные (межреберные) нервы, сплетения (подмышечное или крестцовое), затем разделяются на крупные стволы с отходящими от них нервами, иннервирующими отдельные мышцы, надкостницу и кожу.

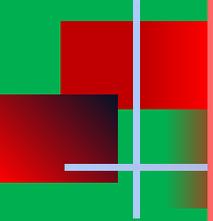
Нервы очень эластичны, подвижны и устойчивы к повреждениям. Часто они проходят вместе с сосудами, образуя сосудисто-нервный пучок.



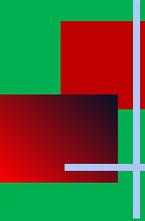
Аксон, заключенный в глиальную оболочку, называется *нервным волокном*



Совокупность нервных волокон образует нервные пучки, совокупность которых, в свою очередь, формирует нервный ствол, или *нерв*.



Все аксоны покрыты глиальной оболочкой, однако эта оболочка устроена по разному - в одних случаях она содержит миелин, а в других - нет. В связи с этим все нервные волокна подразделяются на два вида - *миелиновые (миелинизированные, или мякотные, волокна)* и *безмиелиновые (немиелинизированные, безмякотные волокна)*. Диаметр миелиновых волокон колеблется от 1 до 25 мкм, а безмиелиновых - от 0,5 до 2 мкм. Оба вида нервных волокон состоят из центрально лежащего отростка нейрона - аксона. В составе нервного волокна он получает название *осевого цилиндра*. Цилиндр окружен оболочкой, которая образована совокупностью клеток *олигодендроглии* (или ее плоскими отростками). В периферической нервной системе эти клетки называются *леммоцитами, или швановскими клетками*.



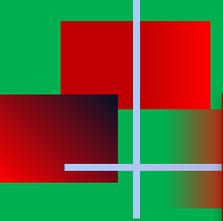
Безмиелиновые нервные волокна у взрослого располагаются преимущественно в составе вегетативной нервной системы и характеризуются сравнительно низкой скоростью проведения нервных импульсов (0,5-2 м/с). Они образуются путем погружения осевого цилиндра (аксона) в цитоплазму леммоцитов, располагающихся в виде тяжей. При этом плазмолемма леммоцита прогибается, окружая аксон, и образует дубликатуру - *мезаксон*. Нередко в цитоплазме одного леммоцита могут находиться до 10-20 осевых цилиндров. Такое волокно напоминает электрический кабель и поэтому называется волокном *кабельного типа*. Поверхность волокна покрыта базальной мембраной.

В ЦНС, в особенности, в ходе ее онтогенетического развития, описаны безмиелиновые волокна, состоящие из «голового» аксона, лишённого оболочки из леммоцитов.



Миелиновые нервные волокна - это большая часть всех нервных волокон. Они встречаются в ЦНС и в периферической нервной системе и характеризуются высокой скоростью проведения нервных импульсов (5-120 м/с). Собственно, совокупность миелиновых волокон и образует белое вещество ЦНС. Миелиновые волокна обычно толще безмиелиновых и содержат осевые цилиндры большего диаметра.

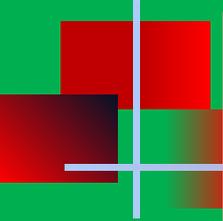
В миелиновом волокне осевой цилиндр также окружается глиальными клетками, но эти клетки вырабатывают миелин, который и окружает плазмолемму аксона. Таким образом, в миелиновых волокнах осевой цилиндр (аксон) непосредственно окружен особой миелиновой оболочкой, вокруг которой располагается тонкий слой нейролеммы. *Нейролемма* представляет собой цитоплазму и ядро леммоцита, т.е. шванновской клетки. Снаружи волокно также покрыто базальной мембраной.



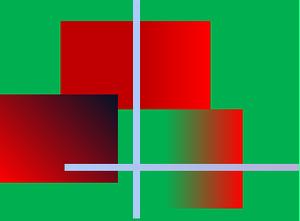
Миелиновая оболочка на 80 % состоит из липидов, обладающих высоким омическим сопротивлением, и на 20 % из белка. Она интенсивно окрашивается осмиевой кислотой, имея под световым микроскопом вид однородного слоя. Однако под электронным микроскопом обнаруживается, что она возникает в результате слияния многочисленных (до 300) мембранных витков (пластин). Во всех случаях образование миелиновой оболочки происходит при взаимодействии осевого цилиндра и клеток олигодендроглии (леммоцитов).

По длине волокна миелиновая оболочка имеет прерывистый ход, благодаря чему формируются *узловые перехваты*, или *перехваты Ранвье*.

Узловые перехваты (Ранвье) расположены на границе соседних леммоцитов. В этих участках миелиновая оболочка отсутствует, а аксон прикрыт лишь отростками соседних леммоцитов. Узловые перехваты повторяются по ходу миелинового волокна с определенными интервалами. Длина участков между узловыми перехватами зависит от толщины нервного волокна - чем оно толще, тем длиннее расстояние между перехватами. Например, в нервном волокне диаметром 10-20 мкм длина промежутка между перехватами Ранвье составляет 1-2 мм. В тонких волокнах диаметром 1-2 мкм эти участки имеют длину около 0,2 мм. В области узлового перехвата аксон часто расширяется, а в его плазмолемме присутствуют многочисленные натриевые каналы (которые отсутствуют вне перехватов под миелиновой оболочкой).

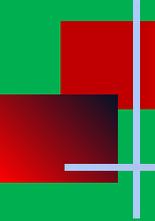


Перехваты Ранвье играют важную роль в процессе проведения возбуждения по нервному волокну как в ЦНС, так и в периферической нервной системе. Распространение деполяризации в миелиновом волокне осуществляется скачками от перехвата к перехвату (сальтаторно). Деполяризация в области одного узлового перехвата сопровождается ее быстрым пассивным распространением по аксону к следующему перехвату (так как утечка тока в межузловом участке минимальна благодаря высоким изолирующим свойствам миелина). В области следующего перехвата импульс вызывает включение имеющихся ионных каналов и возникает новый участок локальной деполяризации и т.д.



Критерием структурно-функциональной зрелости мякотных и безмякотных нервных волокон является увеличение их толщины и уменьшение проницаемости клеточной мембраны, что оказывает существенное влияние на свойства нервного волокна. Однако главными критериями оценки зрелости мякотных нервных волокон являются их миелинизация, интенсивно происходящая к концу антеннатального периода, и увеличение расстояния между перехватами Ранвье. Изменяется и распределение ионных каналов.

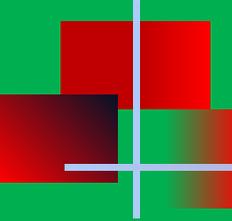
У плода и ребенка первых лет жизни при неполной миелинизации нервных волокон натриевые и калиевые каналы в мембране распределяются равномерно. После завершения миелинизации ионные каналы концентрируются в области перехватов Ранвье. Это обусловлено перераспределением в мембране белковых молекул, являющихся основой каналов.



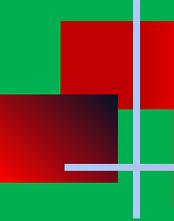
В безмякотных волокнах распределение ионных каналов остается равномерным по всей длине волокна. К моменту рождения двигательные окончания в мышцах руки достигают более высокого уровня дифференцировки, чем в мышцах груди или спины, а также голени. Филогенетически старые пути миелинизируются раньше, чем филогенетически новые.

У новорожденного в нервах голени, например, количество миелинизированных волокон составляет около $1/3$, в седалищном нерве детей 2-3 лет - от $1/3$ до $1/2$ их общего числа, свойственного взрослому организму. Передние спинномозговые корешки у детей достигают состояния, присущего взрослым, между 2 и 5 годами жизни, а задние спинномозговые корешки - между 5 и 9 годами. Миелинизация в целом близка к завершению в 9 лет.

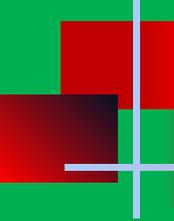
Число аксонов в нерве с возрастом не изменяется, но в результате его созревания возбудимость, скорость проведения возбуждения и лабильность повышаются.



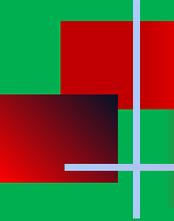
Мембрана аксона разделяет жидкие среды, различающиеся по содержанию ионов натрия и калия (в жидкой среде, окружающей аксон, в 10 раз больше ионов натрия, чем ионов калия, внутри аксона - обратное соотношение). Встроенные в аксональную мембрану протеины играют роль селективных ионных каналов, пропускающих через мембрану ионы натрия или калия. В состоянии покоя, когда передача нервного импульса отсутствует, оба вида каналов закрыты и ионный (натрий-калиевый насос) поддерживает неравномерное (указанное выше) соотношение ионов натрия и калия, выкачивая наружу ионы натрия в обмен на ионы калия. Внутренняя поверхность мембраны в состоянии покоя заряжена отрицательно (приблизительно на 70 мВ) по отношению наружной мембране. При уменьшении заряда вследствие возникновения нервного импульса открываются натриевые каналы, пропускающие ионы натрия внутрь аксона. Вслед за этим натриевые каналы закрываются и открываются калиевые, выпускающие на наружную поверхность мембраны ионы калия. Ионные каналы последовательно открываются и закрываются, что обеспечивает распространение нервного импульса



Распространению нервного импульса вдоль аксона способствует локализованное поступление внутрь аксона ионов натрия с последующим выходом ионов калия через каналы, которые открываются и закрываются под влиянием изменения разности потенциалов. Зарождение нервного импульса, который далее распространяется по аксону, происходит в теле нейрона. При небольшом изменении разности потенциалов открываются отдельные натриевые каналы, что еще больше увеличивает разность потенциалов. В месте поступления ионов натрия внутрь аксона внутренняя мембрана становится положительно заряженной. Возникающие изменения разности потенциалов приводят к тому, что натриевые каналы закрываются, открываются калиевые, калий выходит на наружную поверхность мембраны. Результатом этого процесса является быстрое восстановление отрицательного заряда внутренней мембраны. Изменение разности потенциалов носит название «потенциал действия». Потенциал действия распространяется по аксону. После короткого рефрактерного периода может возникать второй импульс.

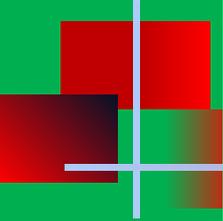


Возбудимость нервных волокон плода и новорожденного значительно ниже, чем у взрослого, но с 3-месячного возраста она начинает повышаться. Величина хронаксии в несколько раз больше, чем у взрослых. Потенциал покоя у детей значительно меньше, чем у взрослых, из-за большой проницаемости клеточной мембраны для ионов. В процессе созревания нервного волокна проницаемость его мембраны уменьшается, что ведет к возрастанию ионной асимметрии. Последняя и является неосредственной причиной увеличения потенциала покоя. При этом увеличивается и потенциал действия, что также свидетельствует о функциональной зрелости нервного волокна. Небольшая величина потенциала действия новорожденного сочетается с большой его продолжительностью и часто с отсутствием реверсии, что объясняется меньшей, чем у взрослого, ионной асимметрией.



Фазовые изменения возбудимости во время возбуждения в раннем постнатальном онтогенезе также имеют особенности. В частности, длительность абсолютной рефлекторной фазы 5-8 мс, а относительной – 40-60 мс (у взрослых - 0,5-2 и 2 -10 мс соответственно).

Проводимость нерва плода и детей низкая. У новорожденных, например, скорость проведения возбуждения по нервным волокнам не превышает 50 % скорости взрослых. Так, в локтевом нерве максимальная скорость составляет у взрослых 62 м/с, у новорожденных - 31 м/с. Плохо выражена изолированность проведения возбуждения. С возрастом скорость проведения возбуждения по нервным волокнам возрастает в результате их миелинизации, увеличения толщины нервного волокна и его потенциала действия.



Скорость распространения возбуждения по нервным волокнам у детей становится такой же, как у взрослых, к 5-9 годам, что связано с завершением миелинизации различных волокон в разные сроки и окончанием увеличения диаметров осевых цилиндров.

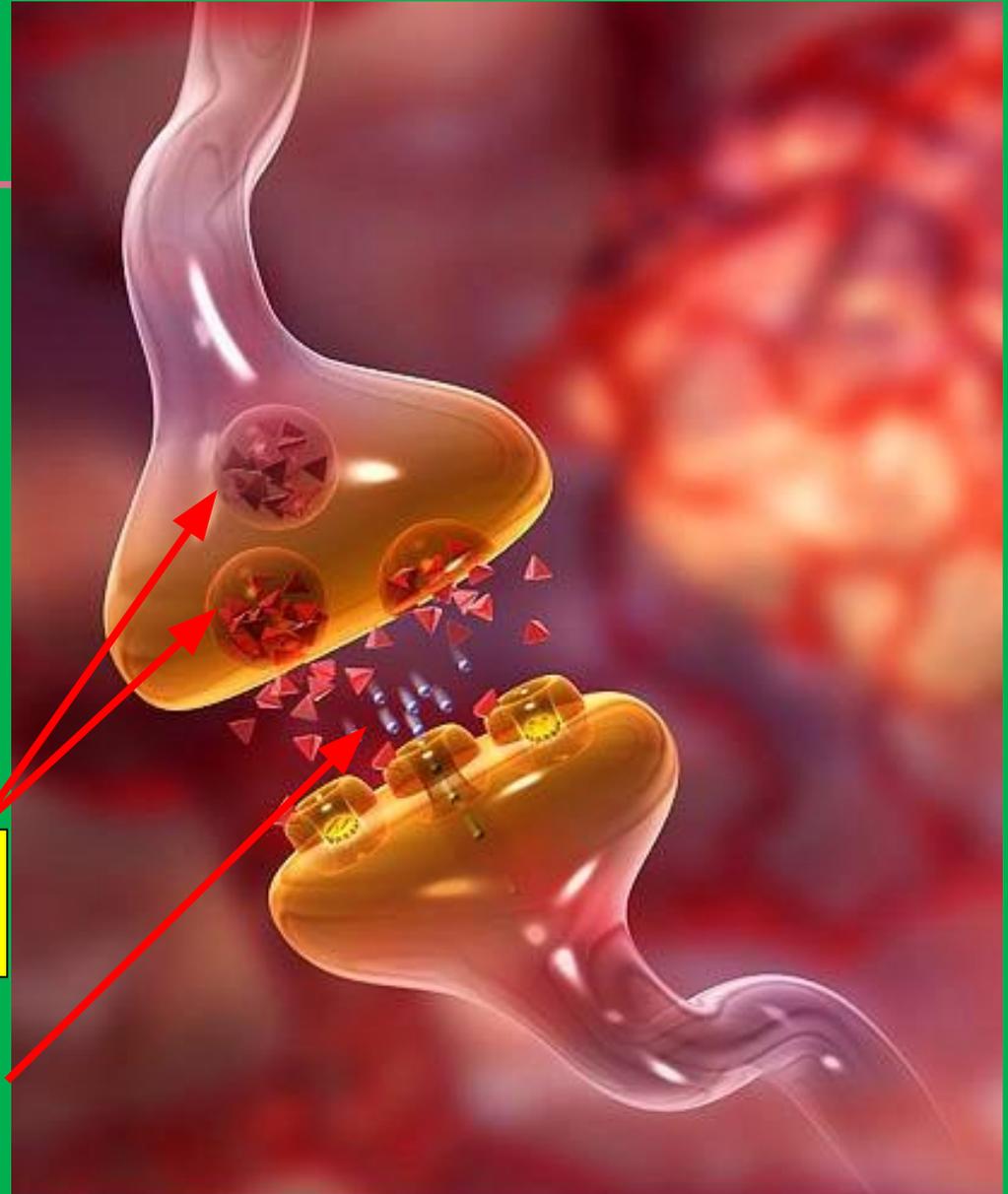
Лабильность (термин впервые сформулировал Н.Е. Введенский. Лабильность - функциональная подвижность нервной ткани - определяется максимальным ритмом возбуждения, который ткань может воспроизводить в соответствии с ритмом стимулов. Лабильность свидетельствует о скорости метаболических процессов в нервной ткани и обуславливает характер возбуждения и торможения в ней) нервного волокна у плода и детей первых лет жизни низкая. С возрастом она увеличивается: число потенциалов действия, которое способно воспроизвести волокно в 1 с у новорожденных, например, составляет 4-10, а у детей 5-9 лет приближается к норме взрослых (300-1000 импульсов).

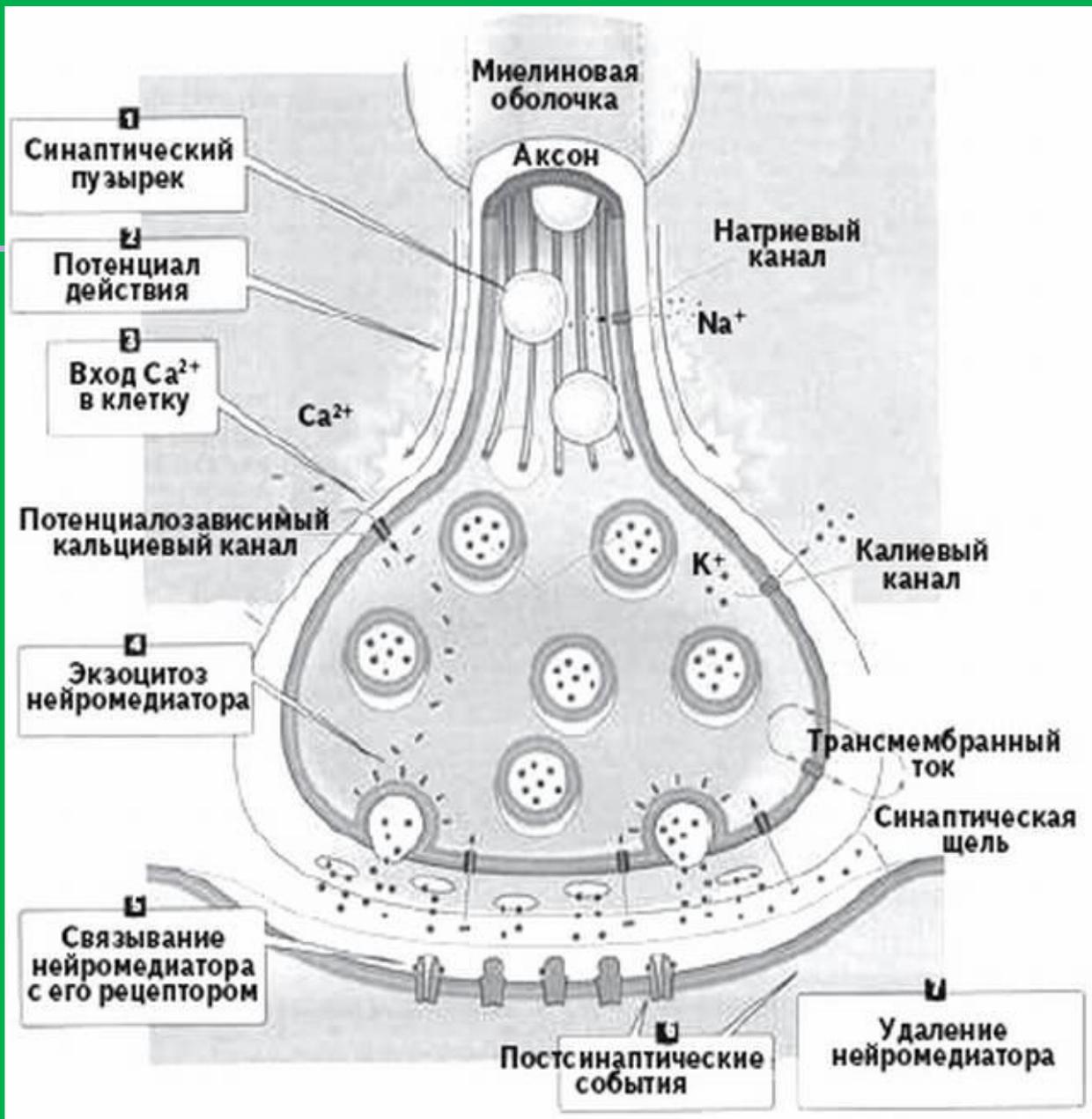
Синапс -

Место контакта
нейронов друг с
другом и с
другими
клетками

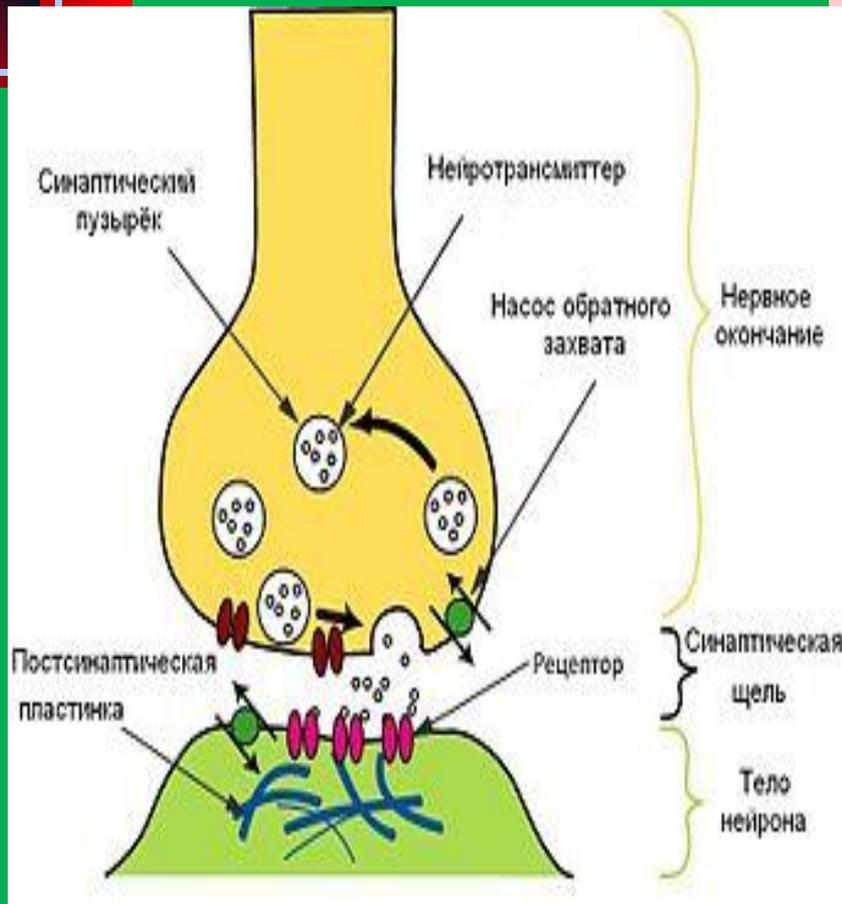
Пузырьки с
медиатором

Синаптическая щель

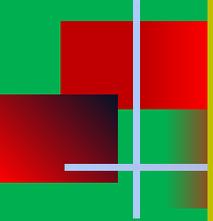




Механизм работы синапса



- Из пресинаптического окончания вниз по аксону нейрона проходит электрический заряд от передающей клетки к воспринимающей. Он запускает выброс в синаптическую щель нейротрансмиттеров. Данные медиаторы двигаются через синаптическую щель до постсинаптического окончания следующей клетки, где вступают во взаимодействие с многочисленными ее рецепторами. Данный процесс вызывает цепь биохимических реакций и, как следствие, провоцирует запуск электрического импульса с кратким изменением своего потенциала на участке клетки.



Термин и понятие «синапс», «синаптическая передача» был введен в физиологию Ч. Шеррингтоном в 1897 году. Исследуя деятельность ЦНС, он предположил, что между собой нейроны общаются с помощью специального так называемого синаптического механизма. Последующие годы подтвердили его предположение. В разработке учения о синапсах большую роль сыграли О. Леви, Г. Дейл, Д. Ленгли, Дж. Экклс, Дель-Кастильо, В. Катц, а также многие отечественные физиологи - А.Ф. Самойлов, А.В. Кибяков, Х.С. Коштоянц, Л.Г. Магазанник, Г.И. Полетаев, Е.Е. Никольский, А.Л. Зефирова, Р.А. Гиниатуллин и другие.

Синапс - это морфофункциональное образование ЦНС, которое обеспечивает передачу сигнала с нейрона на другой нейрон или с нейрона на эффекторную клетку (мышечное волокно, секреторную клетку).

Классификация синапсов

1. По локализации - центральные (головной и спинной мозг) и периферические (нервно-мышечный, нейросекреторный, синапс вегетативной нервной системы). Центральные синапсы можно в свою очередь разделить на аксо-аксональные, аксо-дендритические (дендритные), аксо-соматические, дендро-дендритические, дендро-соматические и т.п. Согласно Г. Шеперду, различают реципрокные синапсы, последовательные синапсы и синаптические гломерулы (различным способом соединенные через синапсы клетки).
2. По развитию в онтогенезе - стабильные (например, синапсы дуг безусловного рефлекса) и динамичные, появляющиеся в процессе индивидуального развития.
3. По конечному эффекту - тормозные (тормозящие) и возбуждающие.
4. По механизму передачи сигнала - электрические, химические, смешанные.

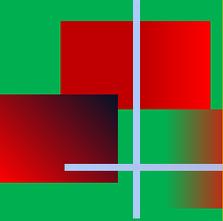
Классификация химических синапсов

а) по форме контакта - терминальные (колбообразные соединения) и проходящие (варикозные расширения аксона);

б) по природе медиатора - холинергические (медиатор - ацетилхолин), адренергические (норадреналин, в отдельных случаях адреналин), дофаминергические (дофамин), серотонинергические (серотонин), ГАМК-ергические (медиатор - гамма-аминомасляная кислота), глицинергические (глицин), глутаматергические (глутамат), пептидергические (медиатор - пептиды, например, вещество P), пуринергические (медиатор - АТФ), азотергические (медиатор - оксид азота NO) и другие.

Общие представления о строении и механизмах функционирования химического синапса

- Химические синапсы (далее по тексту - синапсы) представляют собой окончания аксона (терминальные синапсы) или его варикозную часть (проходящие синапсы).
- Химический синапс состоит из трех компонентов (или элементов: *пресинаптической* части, *постсинаптической* части и *синаптической щели*). В пресинаптической части содержится *медиатор (трансмисмиттер)*, который под влиянием нервного импульса выделяется в синаптическую щель и, связываясь с рецепторами в постсинаптической части, вызывает ряд физиологических эффектов, в том числе изменение ионной проницаемости постсинаптической мембраны, что приводит к ее деполяризации (в возбуждающих синапсах) или гиперполяризации (в тормозных синапсах).

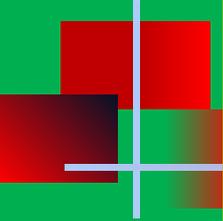


Пресинаптическая часть (или пресинаптический элемент, пресинапс) образуется аксоном по его ходу (проходящий синапс) или представляет собой расширенную конечную часть аксона (концевой бутон). В ней содержатся митохондрии, агранулярная эндоплазматическая сеть, нейрофиламенты, нейротрубочки и синаптические пузырьки диаметром 20-65 нм, в которых находится нейромедиатор. Форма и характер содержимого пузырьков зависят от находящихся в них нейромедиаторов. Круглые светлые пузырьки обычно содержат ацетилхолин, пузырьки с компактным плотным центром - норадреналин, крупные плотные пузырьки со светлым подмембранным ободком - пептиды. Медиаторы вырабатываются в теле нейрона и механизмом быстрого аксонного транспорта переносятся в окончания аксона, где происходит их депонирование. Частично синаптические пузырьки образуются в самом синапсе путем отщепления от цистерн агранулярной эндоплазматической сети. На внутренней стороне плазмолеммы, обращенной к синаптической щели, т.е. пресинаптической мембраны имеется пресинаптическое уплотнение, образованное фибриллярной гексагональной белковой сетью, ячейки которой способствуют равномерному распределению синаптических пузырьков по поверхности мембраны.



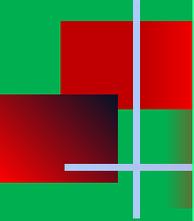
Постсинаптическая часть (или постсинаптический элемент) представлена постсинаптической мембраной, содержащей особые комплексы интегральных белков - синаптические рецепторы (мембранные рецепторы), связывающиеся с нейромедиатором. Мембрана утолщена за счет скопления под ней плотного филаментозного белкового материала (постсинаптическое уплотнение). По обе стороны от постсинаптической мембраны располагаются внесинаптические области, которые играют исключительно важную роль в процессах дальнейшего проведения возбуждения от постсинаптической мембраны.

Синаптическая щель - это еще один компонент синапса. Ее ширина обычно варьирует от 20-30 нм до 50 нм. Во многих синапсах синаптическая щель содержит поперечно расположенные гликопротеиновые интрасинаптические филаменты толщиной 5 нм, которые являются элементами специализированного гликокаликса. За счет этих элементов обеспечиваются адгезивные связи пре- и постсинаптических частей, а также направленная диффузия медиатора.

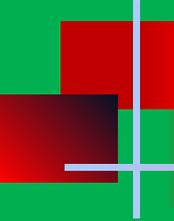


В литературе существует большое разнообразие в названиях синапсов. Например, *синаптическая бляшка* - это синапс между нейронами, *концевая пластинка* - это постсинаптическая мембрана мионеврального синапса, *моторная бляшка* - это пресинаптическое окончание аксона на мышечном волокне.

Любой химический синапс, независимо от природы медиатора и хеморецептора, активируется под влиянием потенциала действия, распространяющегося к пресинапсу от тела нейрона. Под влиянием потенциала действия происходит деполяризация пресинаптической мембраны, что повышает проницаемость кальциевых каналов пресинаптической мембраны и приводит к увеличению входа в пресинапс ионов Ca^{2+} . В ответ на это происходит высвобождение (выход из пресинапса) 100-200 порций, или квантов, медиатора, что осуществляется путем экзоцитоза. Выйдя в синаптическую щель, медиатор взаимодействует со специфическими рецепторами постсинаптической мембраны. Во многих синапсах основная масса рецепторов - это ионотропные рецепторы. Активированные медиатором они непосредственно регулируют проницаемость ионных каналов постсинаптической мембраны.

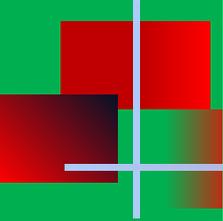


Кроме того, в ряде синапсов имеются metabotropic рецепторы, при активации которых (за счет вторичных посредников и протеинкиназ) меняется активность внутриклеточных белков-эффекторов, в том числе ионных каналов и ионных насосов. В целом, взаимодействие медиатора с постсинаптическими рецепторами изменяет ионную проницаемость. В синапсах, в которых осуществляется возбуждение постсинаптической структуры, обычно происходит повышение проницаемости для ионов Na^+ или Ca^{2+} , что вызывает деполяризацию постсинаптической мембраны. Эта деполяризация получила название возбуждающий постсинаптический потенциал, или ВПСП (в нервно-мышечном синапсе - потенциал концевой пластинки, или ПКП). Если его величина достигает критического уровня деполяризации, то во внесинаптических областях генерируется ПД. В тормозных синапсах в результате взаимодействия медиатора с рецепторами, наоборот, происходит гиперполяризация (за счет, например, увеличения проницаемости для ионов калия и хлора). Этот вид изменения мембранного потенциала получил название тормозной постсинаптический потенциал, или ТПСП. В гиперполяризованном состоянии клетка снижает свою возбудимость и благодаря этому прекращает отвечать на внешние раздражители или (если она обладала свойством автоматии) уменьшает спонтанную активность.



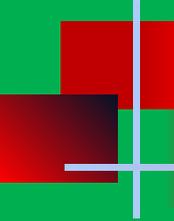
Одновременно, выделившийся в синаптическую щель медиатор может взаимодействовать с рецепторами, расположенными на пресинаптической мембране. Таким способом регулируется интенсивность последующего высвобождения медиатора, т.е. процесс экзоцитоза. Это получило название антидромного эффекта, или явления обратной связи.

После каждого цикла проведения нервного импульса медиатор разрушается с участием специфического фермента и подвергается удалению. Например, ацетилхолин разрушается ацетилхолинэстеразой, норадреналин - моноаминоксидазой (МАО) и катехол-О-метилтрансферазой (КОМТ). Одновременно происходит обратный захват медиатора (например, норадреналина) или продуктов его расщепления (например, холина при разрушении ацетилхолина) в пресинаптическую структуру (это называется нейрональный захват) либо в постсинаптическую структуру (экстранейрональный захват). Кроме того, снижение концентрации медиатора в синаптической щели достигается путем его простой диффузии во внесинаптические пространства.



Рассмотрим, каким образом происходит активация постсинаптических рецепторов, а также вторичные посредники, принимающие участие в передаче нервного сигнала. Каждый рецептор постсинаптической мембраны имеет сайт (активный центр) для связывания медиатора (агониста). Кроме того, рецептор может иметь сайты для связывания модуляторов или комедиаторов, благодаря чему сродство данного рецептора к медиатору может существенно изменяться. Например, в крови и ликворе есть эндогенный сенсibilизатор бета-адренорецепторов (его функцию выполняют гистидин, триптофан, тирозин), повышающий в 10-100 раз чувствительность этих рецепторов к норадреналину и адреналину, а также эндогенный блокатор М-холинорецепторов, снижающий чувствительность М-холинореактивных структур к ацетилхолину.

Для активации большинства рецепторов необходимо более одной молекулы агониста (медиатора). Например, для активации одного холинорецептора нужны две молекулы ацетилхолина, что объясняется наличием двух симметричных агонист-связывающих альфа-субъединиц в составе холинорецептора.



При активации ионотропных рецепторов, содержащих внутри себя ионные каналы, происходит изменение проницаемости этих каналов, что в конечном итоге приводит к деполяризации или гиперполяризации постсинаптической мембраны. При активации metabotropicных рецепторов происходит опосредованное изменение проницаемости ионных каналов, изменение активности ионных насосов или ферментов метаболических процессов в данной клетке. При активации metabotropicных рецепторов передача сигнала внутрь клетки осуществляется с участием *вторичных посредников* - мелких, подвижных молекул (цАМФ, цГМФ, инозитол-3-фосфат, диацилглицерол), способных активировать протеинкиназы (ферменты, переносящие фосфатную группу от АТФ на белок-мишень). Фосфорилированный белок (ионный канал, ионный насос, фермент метаболической цепочки и др.) меняет свою активность и тем самым обеспечивает передачу синаптического сигнала. Образованию вторичных посредников предшествует передача сигнала от мембранного рецептора через ГТФ-связывающий белок (G-белок) к внутриклеточному примембранному ферменту (аденилатциклазе или гуанилатциклазе). При этом G-белок может активировать или ингибировать этот фермент (разновидности этого белка обозначают соответственно как G_s-белок и G_i-белок).

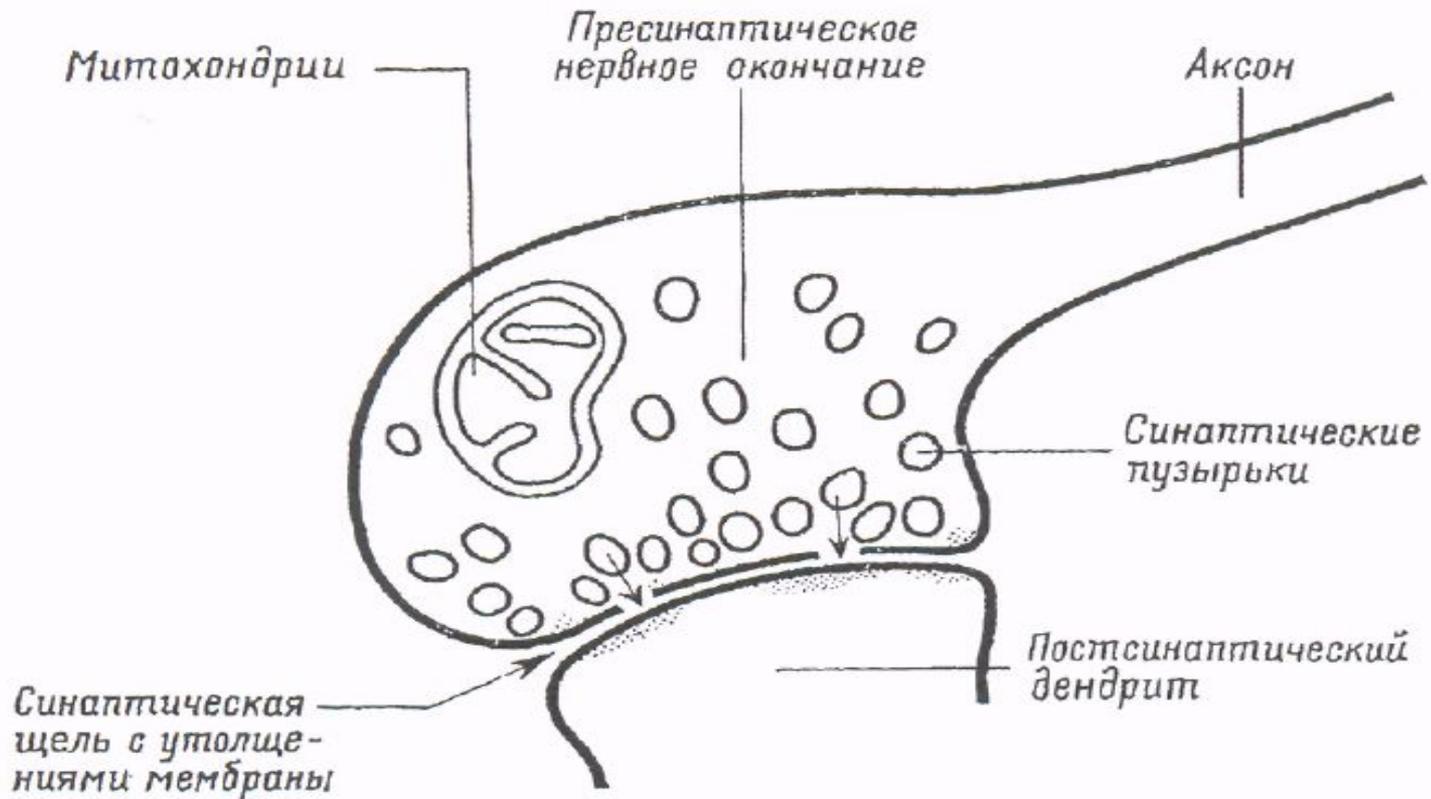
Для различных синапсов существует своя последовательность передачи сигнала (медиатор, G-белок, вторичный посредник, протеинкиназа, белок-эффектор). Например, для моноаминов (адреналина, норадреналина, серотонина) она выглядит так:

$G_s \rightarrow$ аденилатциклаза \rightarrow цАМФ \rightarrow протеинкиназа А \rightarrow ионные каналы, ферменты обмена углеводов и др. Для ацетилхолина: $G_s \rightarrow$ гуанилатциклаза \rightarrow цГМФ \rightarrow протеинкиназа Г \rightarrow калиевые ионные каналы, кальциевые насосы. Для моноаминов и пуринов: $G_i \rightarrow$ фосфолипаза С \rightarrow инозитол-3-фосфат/диацилглицерол \rightarrow протеинкиназа С и рецепторы инозитол-3-фосфата \rightarrow кальциевый ионный канал. Для пуринов: $G_i \rightarrow$ фосфолипаза С \rightarrow арахидоновая кислота \rightarrow калиевые ионные каналы.

В роли *медиатора* выступают десятки и даже сотни химических веществ. Для того чтобы назвать вещество медиатором, используют следующие критерии:

1. Вещество выделяется из клетки при ее активации.
 2. В клетке имеются ферменты для синтеза данного вещества.
 3. В соседних клетках имеются белки-рецепторы, активируемые данным медиатором.
 4. Фармакологический (экзогенный) аналог имитирует действие медиатора.
- Наряду с медиаторами в синапсе есть *модуляторы*, т.е. вещества, которые прямо не участвуют в процессе передачи сигнала от нейрона к нейрону, но могут, однако, этот процесс существенно усиливать или ослаблять.

Схема строения синапса

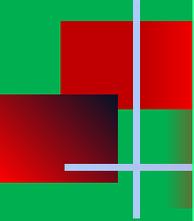


Локализация медиаторов и соответствующих нейронов ЦНС

- В разных отделах ЦНС расположены нейроны, имеющие различные медиаторы. *Ацетилхолин* является медиатором альфа-мотонейронов спинного мозга и ствола (их аксоны заканчиваются нервно-мышечным синапсом), нейронов коры больших полушарий, ретикулярной формации мозга, преганглионарных нейронов вегетативной (симпатической и парасимпатической) нервной системы, ганглионарных нейронов парасимпатической нервной системы, а также нейронов сетчатки.
- *Дофамин* является медиатором нейронов, сконцентрированных в среднем мозге (черная субстанция, покрышка мозга), в гипоталамусе, в симпатических ганглиях и в сетчатке. Аксоны дофаминергических нейронов достигают нейронов базальных ганглиев, лимбической системы, коры больших полушарий. *Норадреналин* является медиатором нейронов, локализованных в голубом пятне ствола мозга (с проекцией в кору мозга, гипоталамус, мозжечок, спинной мозг), а также ганглионарных нейронов симпатической нервной системы. *Серотонин* является медиатором серотонинергических нейронов, локализованных, главным образом, в ядрах шва ствола мозга (проекция аксонов в кору головного мозга, гипоталамус, мозжечок, спинной мозг) и в сетчатке.

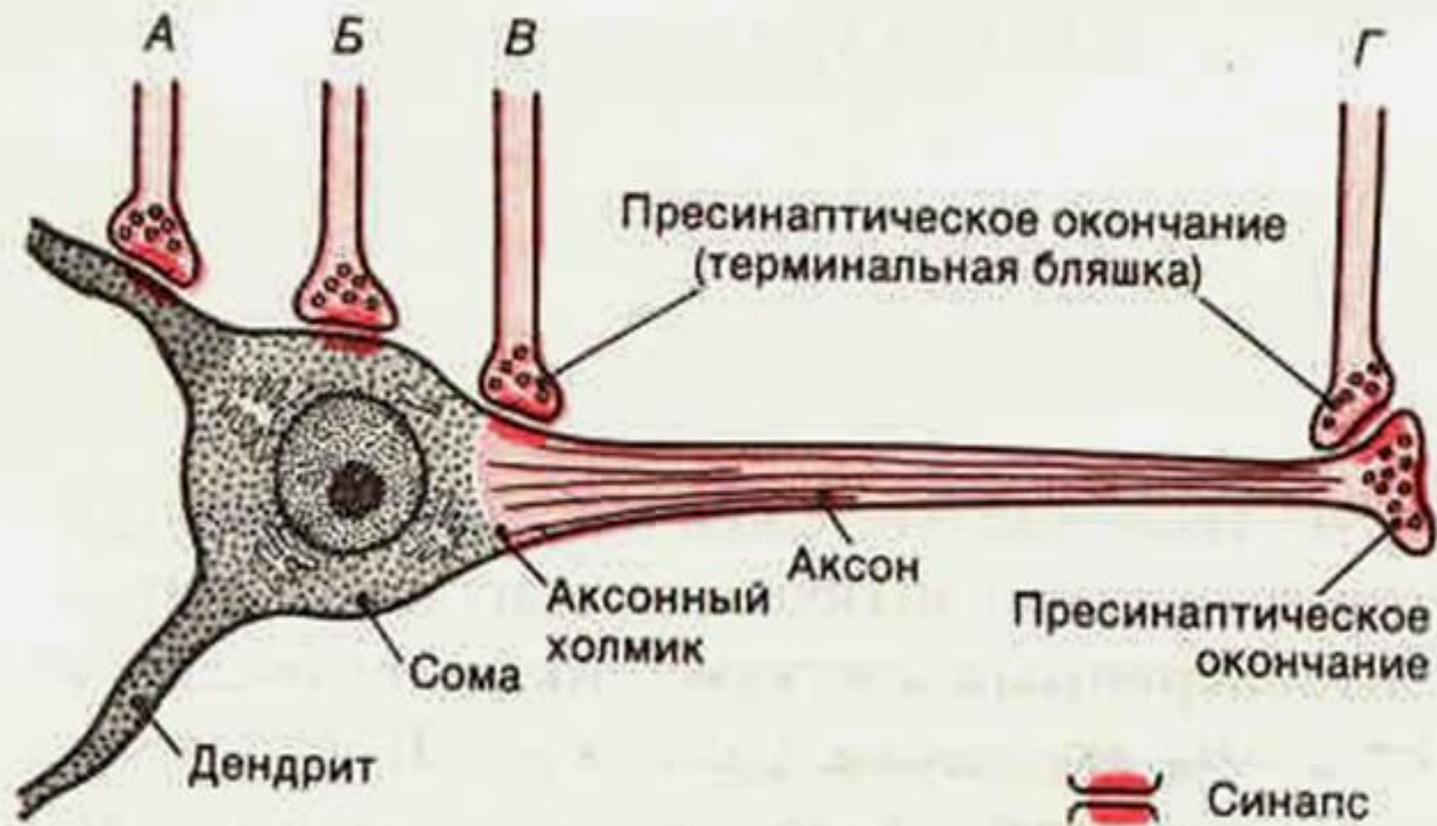
Гистамин является медиатором нейронов сосцевидных телец гипоталамуса. Аксоны гистаминаргических нейронов проецируются в кору мозга, таламус, базальные ганглии, мозжечок, спинной мозг. *Глутамат* является медиатором возбуждающих нейронов, локализованных в различных отделах коры больших полушарий, в таламусе, базальных ганглиях, мозжечке, гипоталамусе, стволе мозга, спинном мозге, а также в сетчатке. *Глицин* является медиатором тормозных нейронов, расположенных главным образом в спинном мозге и в сетчатке. *ГАМК* является медиатором тормозных нейронов коры мозга, мозжечка, ствола мозга, спинного мозга (совместно с глицином) и сетчатки. *АТФ* является медиатором возбуждающих нейронов уздечки головного мозга, спинного мозга, афферентных нейронов, а также симпатических нейронов.

В роли медиаторов могут выступать и *нейропептиды*. Для них характерна следующая локализация в ЦНС. *Субстанция Р* - головной мозг, окончания афферентных нейронов в ноцицептивной (отвечающей за передачу болевых ощущений) системе. *Вазопрессин, окситоцин* - задний гипофиз, продолговатый мозг, спинной мозг. *Кортиколиберин* - медиальное возвышение гипоталамуса и другие отделы мозга. *Тиреолиберин* - гипоталамус, сетчатка.



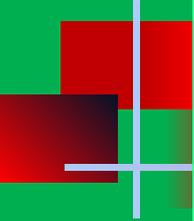
Соматостат - гипоталамус и другие отделы мозга, желатинозная субстанция, сетчатка. *Гонадолиберин* - гипоталамус, хеморецептивные зоны желудочков мозга, преганглионарные окончания, сетчатка. *Эндотелин* - задний гипофиз, ствол мозга. *Энкефалины* - желатинозная субстанция, многие другие отделы ЦНС, сетчатка. *Эндорфины* - гипоталамус, ствол мозга, сетчатка. *Вазоактивный интестинальный полипептид* - ганглионарные холинергические нейроны, некоторые чувствительный нейроны, гипоталамус, кора больших полушарий головного мозга, сетчатка. *Нейротензин* - гипоталамус, сетчатка. *Гастрин* - гипоталамус, продолговатый мозг. *Глюкагон* - гипоталамус, сетчатка. *Мотилин* - гипоталамус, таламус, обонятельная луковица, ствол мозга, перегородка, гиппокамп, стриатум. *Пептид, генетически родственный кальцитонину* - окончания первичных афферентов, вкусовой анализатор. *Нейропептид Y* - симпатические нейроны вегетативной нервной системы. *Ангиотензин II* – гипоталамус, миндалевидное тело, ствол мозга. *Галанин* - гипоталамус. *Атриопептин* - гипоталамус, ствол мозга.

Синапсы на нейроне



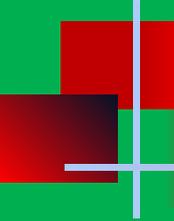
Нервно-мышечный синапс

- Структурно-функциональное созревание нервно-мышечных синапсов охватывает почти весь период антенатального и раннего постнатального периодов развития. Оно имеет свои особенности для пресинапса и постсинапса (пре- и постсинаптических мембран).
- Рассмотрим созревание пресинапса. Двигательные нервные окончания в мышцах появляются на 13- 14-й неделе внутриутробного развития. Формирование их продолжается длительное время и после рождения. Мышечные волокна новорожденного, как и взрослого человека, «монотерминальны», т.е. имеют один синапс в виде типичной концевой бляшки. Созревание пресинапса проявляется увеличением терминального разветвления аксона, усложнением его формы, увеличением площади всего окончания. Степень созревания нервных окончаний значительно увеличивается к 7-8 годам; при этом появляются более быстрые и разнообразные движения. Однако и в данном возрасте еще не достигается степень развития движений, наблюдаемая у взрослых.
- Мышцы с преимущественно динамическими функциями, обеспечивающие точные разнообразные движения, имеют более многообразные и сложные по форме концевые разветвления в двигательных бляшках, чем мышцы, обеспечивающие однообразные движения.



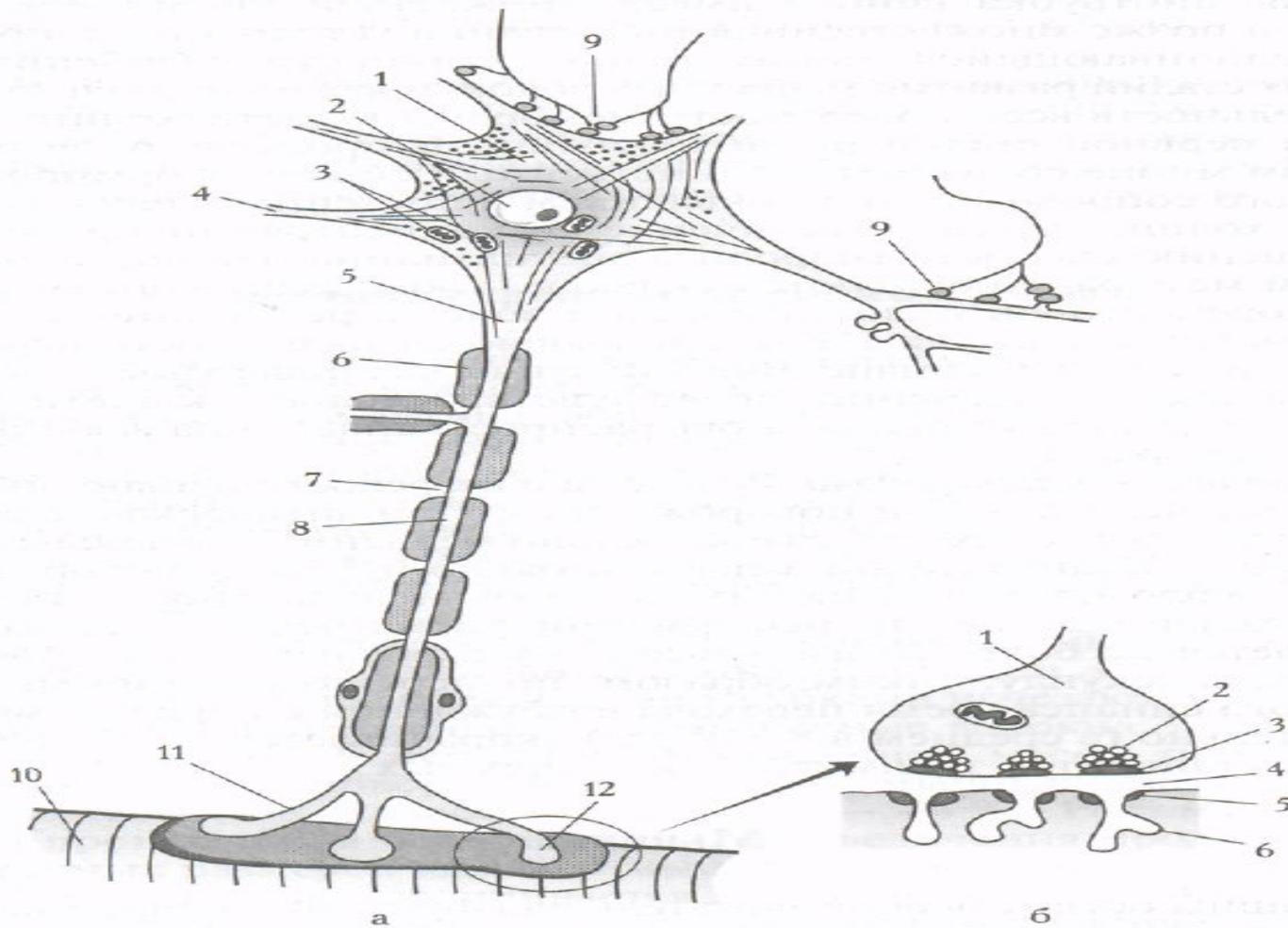
В процессе развития усиливается синтез ацетилхолина в мотонейронах, возрастает количество активных зон в пресинаптическом окончании и количество квантов медиатора, выделяющегося в синаптическую щель.

Созревание постсинапса: когда окончание аксона достигает миотрубки, в соответствующих ее участках появляется скопление митохондрий, рибосом, трубчатых образований. На поверхности миотрубки образуются выемки, в которых помещается окончаний аксона. Формируется примитивное нервно-мышечное соединение. В ходе становления моторной иннервации существует этап, когда каждая миотрубка (мион) имеет множественную иннервацию. Однако позже множественная иннервация устраняется в процессе увеличивающейся двигательной активности. Особенностью ранних стадий развития мышечных волокон является разлитая чувствительность всей поверхности мембраны к ацетилхолину, присущая нервной стадии развития мышц. В процессе развития на каждом мионе сохраняется единственный синапс, формирование которого сопровождается появлением в постсинаптической мембране холинэстеразы. Увеличение ее концентрации приводит к повышению скорости гидролиза ацетилхолина.



На постсинаптической мембране образуются складки, происходит концентрация холинорецепторов в синаптической зоне, в результате чего увеличивается амплитуда потенциала концевой пластинки (ПКП) и повышается надежность передачи возбуждения через синапс. Внесинаптическая поверхность мышечного волокна постепенно теряет чувствительность к ацетилхолину. После денервации она вновь распространяется на всю поверхность мембраны.

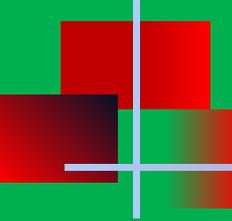
Вследствие незрелости нервно-мышечного синапса у плода и новорожденного синаптическая передача возбуждения происходит относительно медленно: у взрослых длительность синаптической задержки около 0,5 мс, у новорожденных - около 4,5 мс. Соответственно низка и лабильность синапсов новорожденных. Без трансформации ритма через такой синапс передается не более 20 импульсов, а у взрослых – 100-150 импульсов в секунду. Таким образом, по мере созревания мионеврального синапса время перехода возбуждения с нерва на мышцу значительно (в среднем в 8 -10 раз) укорачивается и к 7 -8 годам жизни становится таким же, как у взрослых.



Строение нейрона с нервно-мышечным синапсом (схема): а - строение нейрона: 1 - тело нейрона, 2 - ядро, 3 - митохондрии, 4 - дендрит, 5 - аксон, 6 - миелиновая оболочка, 7 - перехват Ранвье, 8 - аксоплазма, 9 - синаптическое окончание, 10 - мышца, 11 - нервное окончание, 12 - нервно-мышечный синапс; б - строение нервно-мышечного синапса: 1 - пресинаптическое окончание, 2 - синаптические пузырьки, содержащие ацетилхолин, 3 - пресинаптическая мембрана, 4 - синаптическая щель, 5 - холинорецепторы на постсинаптической мембране, 6 - складки на постсинаптической мембране

В основе работы нервной системы лежит рефлекс

- *Рефлекс – ответ организма на раздражение, который осуществляется и контролируется ЦНС*



Деятельность коры головного мозга осуществляется по типу условных рефлексов, И.П. Павловым были сформулированы основные принципы, на которые опирается рефлекторная теория в ее современном виде:

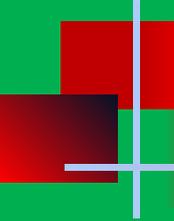
- 1) принцип детерминизма, т.е. предопределенности, повода, причины всякого действия;
- 2) принцип анализа и синтеза, т.е. первичного разложения целого на части, единицы и затем снова постепенного сложения целого из единиц;
- 3) принцип структурности, т.е. расположения действия силы в пространстве;
- 4) принцип сигнализации, т.е. сигнальное значение условных раздражителей;
- 5) принцип подкрепления как обязательного условия для формирования и сохранения условно-рефлекторных реакций.

Основные законы проведения возбуждения по периферическим нервам

- 1. Возбуждение по нерву распространяется только при условии его анатомической и физиологической целостности. Это связано с тем, что распространение волны возбуждения по существу сводится к воспроизведению этого процесса в каждой новой точке нервного волокна.
- 2. В смешанном нервном стволе возбуждение распространяется по волокнам изолированно, т.е. переходит с одного волокна на другое.
- 3. Возбуждение по периферическим нервным волокнам распространяется в обоих направлениях. Закон двухстороннего проведения возбуждений впервые был сформулирован А.И. Бабухиным в результате опытов на электрическом органе нильского сома. В настоящее время закон двустороннего проведения возбуждения по нервным волокнам доказывается электрофизиологическими методами: раздражая любой периферический нерв, можно обнаружить появление биотоков возбуждения с обеих сторон от места раздражения. Способность нервных волокон проводить возбуждение в обоих направлениях лежит в основе так называемого аксон - рефлекса.
- 4. Возбуждение по периферическим нервам распространяется с определенной скоростью, неодинаковой для разных волокон.
- 5. Различные нервные волокна обладают неодинаковой функциональной лабильностью, т.е. способностью возбуждаться в соответствии с ритмом подающихся на волокно раздражителей.

Особенности центральных отделов нервной системы

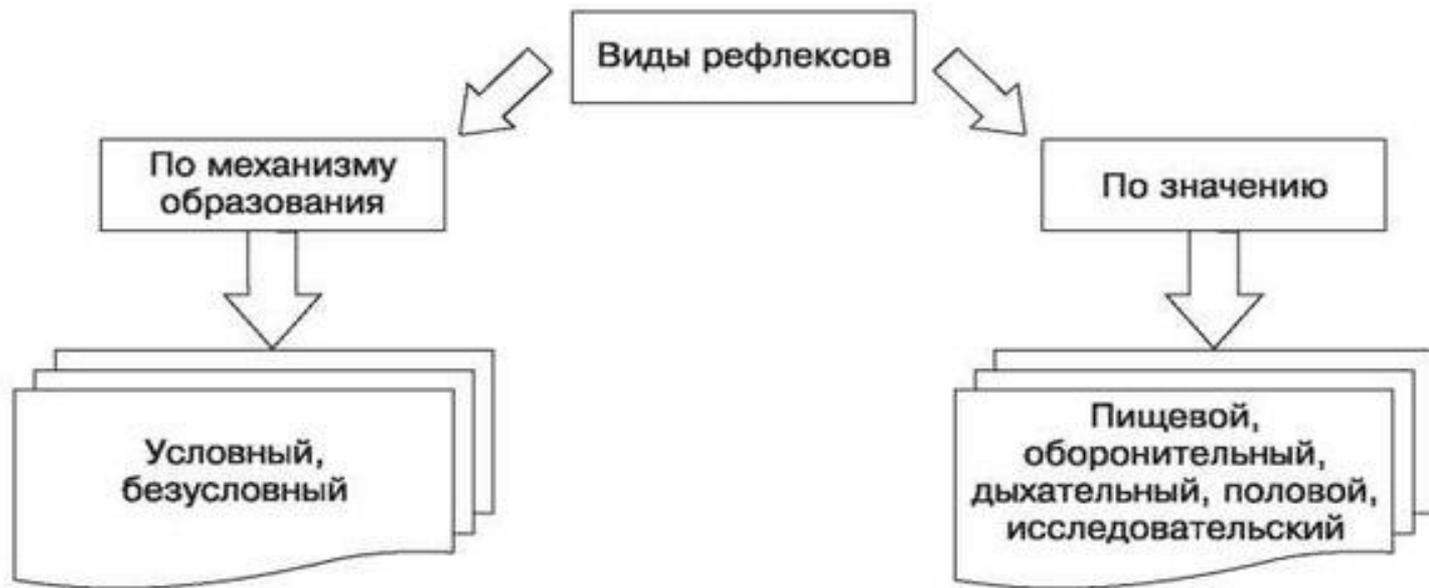
- 1. Возбуждение в пределах рефлекторной дуги распространяется в одном направлении.
- 2. Возбуждение в центральной нервной системе, распространяется медленнее, чем в периферических нервах (центральная и синаптическая задержка).
- 3. Возбуждение в центральной нервной системе, способно к суммации, в связи с чем нервная клетка может реагировать на серию раздражителей, каждый из которых имеет подпороговую силу. Суммация возбуждений - одна из причин трансформации частоты возбуждений в центральной нервной системе.
- 4. Другая причина трансформации ритма возбуждений в центральной нервной системе - явление дисперсии, обусловленное распространением возбуждения по нервным цепочкам, имеющим вид замкнутых колец с различным количеством промежуточных нейронов.
- 5. Нейронные цепочки могут быть так устроены, что возбуждение всякий раз будет возвращаться к оному и тому же эфферентному нейрону.
- 6. Различные отделы центральной нервной системы избирательно чувствительны к действию разнообразных химических веществ.
- 7. В центральной нервной системе сравнительно легко возникает тормозный процесс.

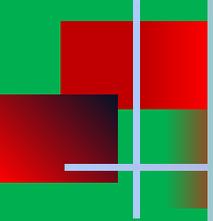


Из мозга к рабочим органам (мышцам, железам и другим) нервные импульсы также следуют по цепям нейронов. Ответную реакцию организма на воздействия внешней среды или изменения его внутреннего состояния, выполняемая с участием нервной системы, называют **рефлексом** (от лат. reflexus - отражение, ответная реакция). Путь, состоящий из цепей нейронов, по которому нервный импульс проходит от чувствительных нервных клеток до рабочего органа, называют **рефлекторной дугой**. Вся деятельность нервной системы строится на основе рефлекторных дуг, которые могут быть простыми или сложными. У каждой рефлекторной дуги можно выделить *первый* нейрон - **чувствительный (афферентный)**, или приносящий), который воспринимает воздействия, образует нервный импульс и приносит его в мозг (центральную нервную систему). Следующие нейроны (один или несколько) являются **вставочными, проводниковыми** нейронами, расположенными в центральной нервной системе, в мозге. Вставочные нейроны проводят нервные импульсы от приносящего, чувствительного нейрона к последнему, **выносящему, эфферентному** нейрону. Последний нейрон проводит нервный импульс из мозга к рабочему органу (мышце, железе), включает этот орган в работу, вызывает эффект действия. Поэтому последний нейрон называют также **эффекторным** нейроном.

Виды рефлексов

Безусловные	Условные
<ul style="list-style-type: none">- Врождённые, наследственно передающиеся реакции- Рефлекторные центры находятся на уровне спинного мозга и в стволе головного	<ul style="list-style-type: none">- Приобретённые в процессе жизнедеятельности, не наследуемые реакции организма- Возникают на основе жизненного опыта организма- Рефлекторные центры находятся в коре головного мозга
Пищевой, половой, оборонительный и пр.	Слюноотделение на запах пищи
Значение: помогают выживанию, это применение «опыта предков» на практике	Значение: помогают приспособливаться к меняющимся условиям внешней среды





Элементарная рефлекторная дуга безусловного рефлекса состоит из пяти основных звеньев. Она начинается *рецепторами*, которые трансформируют энергию внешнего раздражения в энергию нервного импульса. Импульс с участием *афферентного нейрона* поступает в *центральную нервную систему*, где непосредственно или опосредовано (через *вставочный нейрон*) передается на *эфферентный* нейрон, аксон которого передает команду в виде потенциала действия *эффектору* (мышечному волокну, секреторной клетке, другому нейрону).

В зависимости от сложности рефлекторной дуги (о чем можно, в частности, судить по величине центрального времени рефлекса, ЦБР) различают моно- и полисинаптические рефлекторные дуги.

Самая простая рефлекторная дуга - моносинаптическая. Она состоит из двух нейронов - афферентного и эфферентного. Обычно латентный период (время от момента нанесения раздражителя до конечного эффекта) достигает в таком случае 50-100 мс, а центральное время рефлекса достигает 3,5 мс. Моносинаптические рефлексы - это сравнительно ограниченный круг рефлексов. Классический пример моносинаптического рефлекса - это спинальные миотатические рефлексы, возникающие в ответ на растяжение мышцы, например, коленный рефлекс.



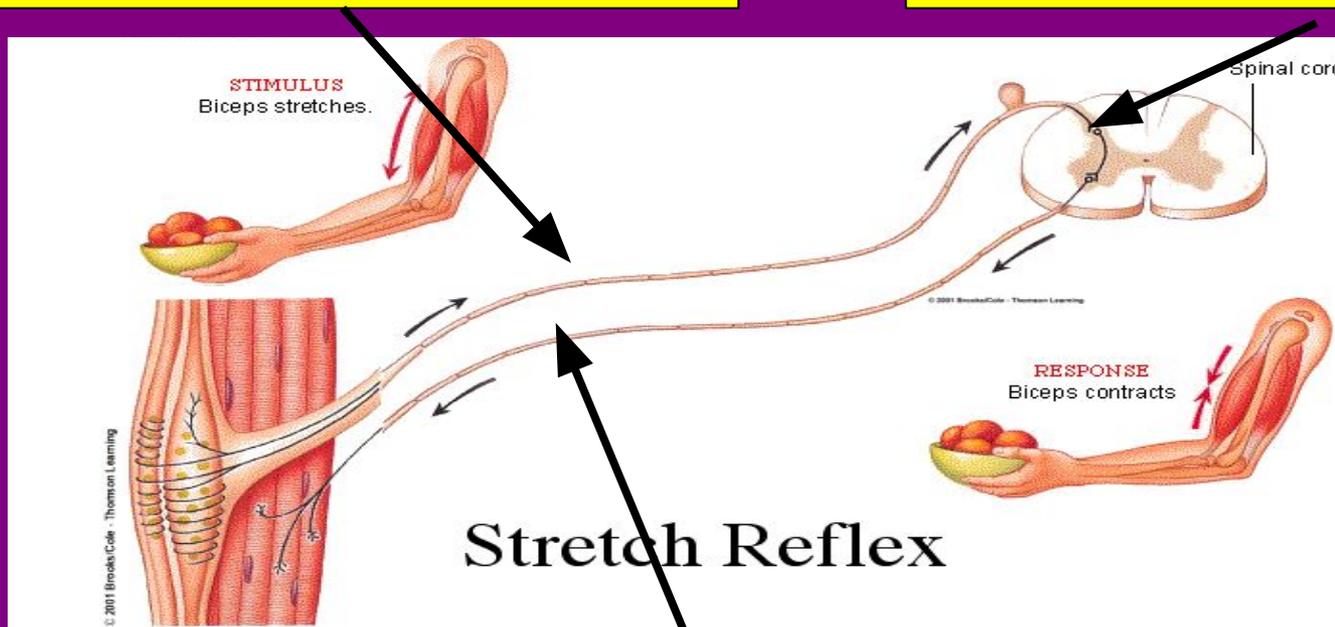
Простая рефлекторная дуга состоит из трех нейронов. Тело первого нейрона (чувствительного, приносящего) располагается в *спинномозговом узле* (или чувствительном узле черепного нерва). Периферические отростки этих чувствительных клеток (дендриты) проходят в составе соответствующих спинномозговых (или черепных) нервов на периферию, где заканчиваются чувствительными нервными окончаниями (*рецепторами*), воспринимающими раздражения. Возникший в рецепторе нервный импульс по нервному волокну передается к телу нервной клетки, а затем по ее аксону в составе *чувствительного корешка спинномозгового (или черепного) нерва* поступает в спинной или головной мозг. В спинном или головном мозге нервный импульс передается следующему, второму (вставочному) нейрону, который проводит импульс к третьему выносящему (двигательному или секреторному) нейрону. Аксон (нейрит) третьего нейрона выходит из спинного (головного) мозга в составе *переднего (двигательного) корешка спинномозгового или соответствующего черепного нерва* и направляется к рабочему органу.

Рефлекторная дуга -

- *Путь, по которому проводятся нервные импульсы при осуществлении рефлекса*

Чувствительный нейрон

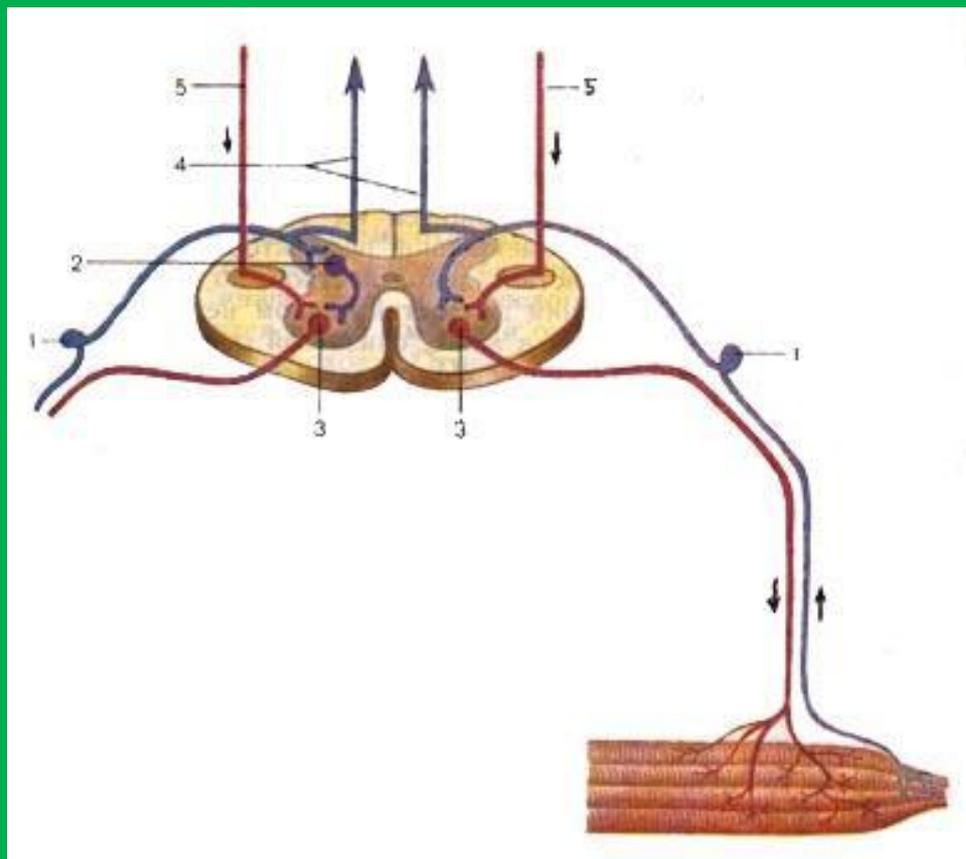
Вставочный нейрон

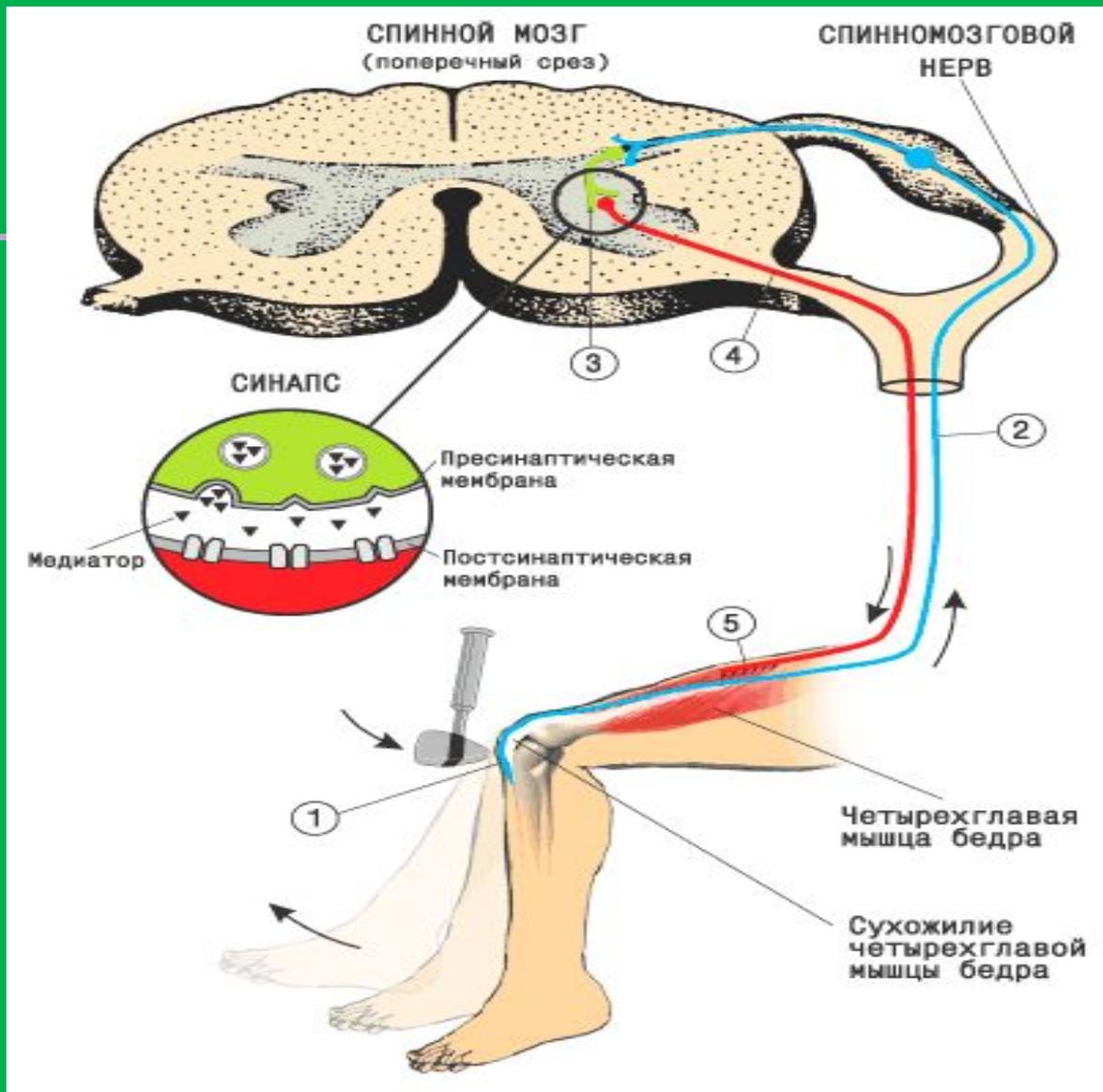


Исполнительный нейрон

простой рефлекторной дуге.

1 - чувствительный (афферентный) нейрон; 2 - вставочный (кондукторный) нейрон; 3 - двигательный (эфферентный) нейрон; 4 - нервные волокна тонкого и клиновидного пучков; 5 - волокна корково-спинномозгового пути.

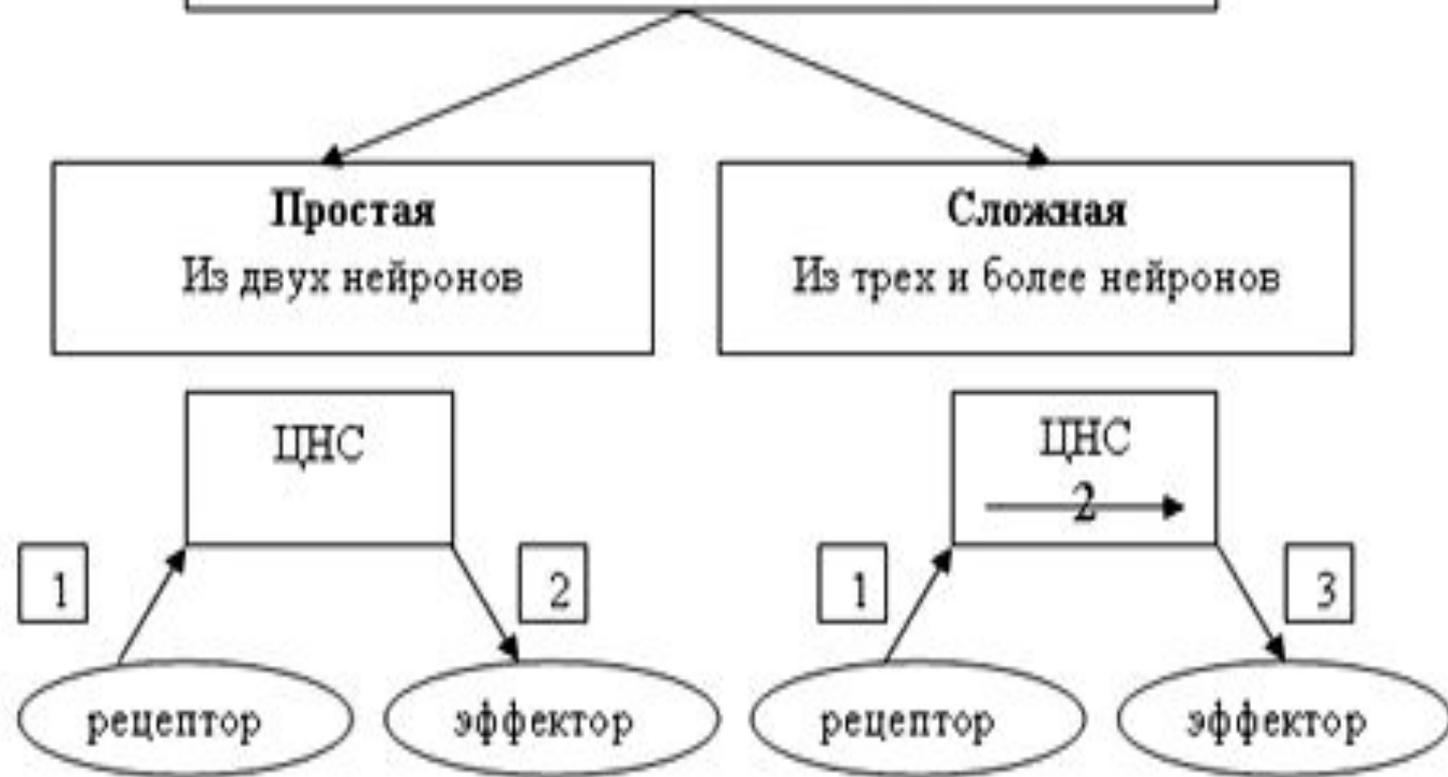




Рефлекторная дуга состоит из пяти отделов:

1. **Рецепторов**, воспринимающих раздражение и отвечающих на него возбуждением. Рецепторами могут быть окончания длинных отростков центrostремительных нервов или различной формы микроскопические тельца из эпителиальных клеток, на которых оканчиваются отростки нейронов.
2. **Чувствительного**, передающего возбуждение к центру; нейрон, имеющий данное волокно, также называется чувствительным. Тела чувствительных нейронов находятся за пределами центральной нервной системы - в нервных узлах вдоль спинного мозга и возле головного мозга.
3. **Нервного центра**, где происходит переключение возбуждения с чувствительных нейронов на двигательные, центры большинства двигательных рефлексов находятся в спинном мозге.
4. **Двигательного нервного волокна**, несущего возбуждение от центральной нервной системы к рабочему органу; Центробежное волокно - длинный отросток двигательного нейрона.
5. **Эффектора** - рабочего органа, который осуществляет эффект, реакцию в ответ на раздражение рецептора. Эффекторами могут быть мышцы, сокращающиеся при поступлении к ним возбуждения из центра, клетки желез, которые выделяют сок под влиянием нервного возбуждения, или другие органы.

Виды рефлекторных дуг



1. Центростремительный нейрон
2. Центробежный нейрон

1. Центростремительный нейрон
2. Вставочный (ассоциативный) нейрон
3. Центробежный нейрон

Безусловные рефлексы — наследственно передаваемые (врожденные) реакции организма, присущие всему виду. Выполняют защитную функцию, а также функцию поддержания гомеостаза.

Основные типы безусловных рефлексов: пищевые, защитные, ориентировочные, половые.

Примером защитного рефлекса является рефлекторное отдергивание руки от горячего объекта.



Условные рефлексы— это приобретенные в течение индивидуальной жизни организма реакции, возникающие в определенных условиях на основе безусловных рефлексов. Условные рефлексы возникают в ходе индивидуального развития и накопления новых навыков. Выработка новых временных связей между нейронами зависит от условий внешней среды. Условные рефлексы формируются на базе безусловных при участии высших отделов мозга.



Рефлекторное кольцо

- Представление о рефлексе как о целесообразной реакции организма заставляет дополнить рефлекторную дугу еще одним звеном - *обратной связью (обратной афферентацией)*, призванной установить связь между эффектором и нервным центром, который выдает исполнительные команды. Обратная связь превращает открытую рефлекторную дугу в замкнутое рефлекторное кольцо. Такая структура рефлекторной дуги формирует самонастраивающийся нервный контур регуляции физиологической функции, что совершенствует рефлекторную реакцию и, в целом, оптимизирует поведение организма.
- Таким образом, *рефлекторное кольцо, или рефлекторный круг*, - это совокупность образований, для осуществления рефлекса и передачи информации о характере и силе рефлекторного действия в ЦНС. Следовательно, рефлекторное кольцо включает в себя рефлекторную дугу и обратную афферентацию от эффекторного органа в ЦНС (например, о степени укорочения мышцы при рефлекторном сокращении). Многие авторы подчеркивают, что представление о рефлекторном кольце является дальнейшим развитием представлений о рефлекторной дуге. В то же время это понятие более простое, чем понятие «функциональная система».

Рецепторы

- В зависимости от локализации, если рассматривать организм снаружи внутрь, различают следующие виды рецепторов: 1) экстероцепторы (экстерорецепторы) воспринимают раздражение из внешней среды (от лат. экстернус - наружный). Они расположены в наружных покровах тела (коже и слизистых оболочках) и входят в состав сенсорных систем организма; 2) проприоцепторы (проприорецепторы) располагаются глубже - в опорно-двигательном аппарате, т.е. в толще стенок собственно тела (от лат. проприус - собственный). Они воспринимают раздражения в суставных капсулах, связках, фасциях, сухожилиях, мышцах; 3) интероцепторы (интерорецепторы) получают раздражения главным образом при изменениях химического состава внутренней среды организма и давления в тканях и органах (от лат. интернус - внутренний, находящийся внутри).

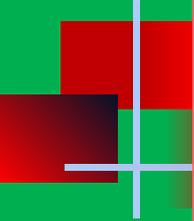
В зависимости от характера раздражения различают терморецепторы, механорецепторы, ноцирецепторы и др. Первые воспринимают изменение температуры, вторые - различные виды механических воздействий (прикосновений к коже, ее сдавление), третьи – болевые раздражения. Среди нервных окончаний различают *свободные*, лишенные глиальных клеток, и *несвободные*, или концевые, нервные тельца, содержащие наряду с окончанием нервного волокна и клетки глии.

Свободные нервные окончания имеются в коже. Подходя к эпидермису, нервное волокно теряет миелин, проникает через базальную мембрану в эпителиальный слой. При этом базальные мембраны эпителия и нейролеммоцитов переходят одна в другую. Нервные волокна разветвляются между эпителиоцитами вплоть до зернистого слоя, их веточки диаметром менее 0,2 мкм расширяются колбообразно на концах. Аналогичные концевые нервные окончания имеются в эпителии слизистой оболочки и роговицы глаза. По-видимому, концевые свободные нервные окончания воспринимают боль, тепло и холод.

Другие нервные волокна, имеющие свободные окончания, проникают таким же образом в эпидермис и подходят к *осязательным эпителиоцитам* (клеткам Меркеля). Эти клетки имеют множество пальцевидных выростов, их цитоплазма богата электронно-плотными мембранными гранулами диаметром около 100 нм. Нервное окончание расширяется и образует с клеткой Меркеля синапсоподобный контакт. Эти окончания являются механорецепторами, воспринимающими давление.

Несвободные нервные окончания могут быть *инкапсулированными* (покрытыми соединительнотканной капсулой) и *неинкапсулированными* (лишенными капсул). Неинкапсулированные нервные окончания встречаются в соединительной ткани. К ним относятся также окончания в волосяных фолликулах. Инкапсулированными нервными окончаниями являются осязательные тельца (Мейсснера), пластинчатые (Фаттера-Паччини), луковичеобразные (Гольджи-Маццони), генитальные тельца (Руффини). Все эти нервные окончания являются механорецепторами. К группе инкапсулированных нервных окончаний относятся и концевые колбы (Краузе), являющиеся терморецепторами.

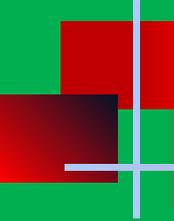
Пластинчатые тельца (Фаттера - Паччини) - самые крупные из всех инкапсулированных нервных окончаний. Они имеют овальную форму, достигают 3-4 мм в длину и 2 мм в толщину, располагаются в соединительной ткани внутренних органов и в подкожной основе. Большое число пластинчатых телец расположено в адвентиции крупных сосудов, в брюшине, сухожилиях и связках, по ходу артериоло - венулярных анастомозов. Под световым микроскопом на разрезе пластинчатые тельца напоминают луковицу, в центре которой располагается нервное волокно. Тельце снаружи покрыто соединительнотканной капсулой, имеющей пластинчатое строение и богатой гемокapиллярами. Под соединительнотканной оболочкой лежит *наружная луковица*, состоящая из 10-60 концентрических пластинок, образованных уплощенных *гексагональными перинеуральными эпителиоидными клетками*, соединенными между собой десмосомами и запирающими зонами. В пространствах между пластинками, заполненных жидкостью проходят коллагеновые микрофибриллы и единичные кровеносные капилляры. Войдя в тельце, нервное волокно вскоре теряет миелиновую оболочку, однако внутри тельца оно окружено шванновскими клетками, которые формируют *внутреннюю луковицу*. Внутренняя луковица образована двумя группами интердигитирующих полулуковиц – отростков шванновских клеток, разделенных радиальной щелью. Нервное волокно, заканчивающееся колбообразным вздутием, содержит множество мелких сферических митохондрий и светлых синаптических пузырьков. Сдавление тельца передается жидкостью, циркулирующей между пластинками, нервному окончанию, в котором возникает нервный импульс.



Мелкие (длиной 50-160 мкм, шириной около 60 мкм) овальные или цилиндрические *осязательные тельца (Мейсснера)* особенно многочисленны в сосочковом слое кожи пальцев. Они имеются также в коже губ, краев век, наружных половых органов. Тельце образовано множеством удлинённых, уплощённых или грушевидных шванновских клеток, лежащих одна на другой. Их ядра обращены кнаружи. От ядросодержащей базальной части клетки отходят уплощённые отростки цитоплазмы. Нервное волокно, входя в тельце, теряет миелин и располагается между цитоплазматическими отростками. Каждое волокно оканчивается колбообразным расширением, которое образует синапсоподобный контакт. Нервные волокна, расположенные внутри тельца, богаты митохондриями, окружены шванновскими клетками и снаружи покрыты базальной мембраной. Периневрий переходит в окружающую тельце капсулу, образованную несколькими слоями эпителиоидных периневральных клеток. Клетки тельца и капсулы как бы подвешены к эпидермису пучками коллагеновых микрофибрилл с отростками базальных эпителиоцитов эпидермиса. Сдавление последних передается мейсснеровскому тельцу, вызывая деформацию его клеток, что приводит к возникновению импульса в нервных волокнах. Таким образом, мейсснеровские тельца являются механорецепторами, воспринимающими прикосновение, сдавление кожи.

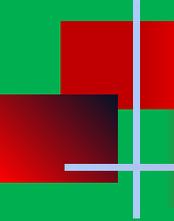
Тельца Руффини веретенообразной формы расположены в коже пальцев кисти и стопы, в капсулах суставов и стенках кровеносных сосудов. Каждое тельце окружено тонкой капсулой, образованной пластинками *эпителиоидных периневральных клеток*. Войдя в капсулу, нервное волокно теряет миелин и разветвляется на множество веточек, окруженных шванновскими клетками, которые заканчиваются колбообразными вздутиями. Нервные окончания плотно прилегают к фибробластам и коллагеновым волокнам, формирующим основу тельца. Тельца Руффини являются механорецепторами, также воспринимают тепло и являются проприорецепторами.

Концевые колбы (Краузе) расположены в коже, конъюнктиве глаза, слизистой оболочке ротовой полости. Сферические тельца окружены толстой соединительнотканной капсулой, богатой коллагеновыми волокнами и фибробластами. Войдя в капсулу, нервное волокно теряет миелиновую оболочку и разветвляется в центре колбы, образуя множество веточек. Колбы Краузе воспринимают холод; возможно, они являются и механорецепторами.



Барорецепторы представляют собой ветвящиеся свободные нервные окончания, залегающие в адвентициальном слое крупных артерий грудной полости и шеи. Наиболее важные из них – это рецепторы, залегающие в стенках дуги аорты и сонного синуса.

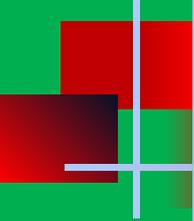
При растяжении стенки артерии под влиянием изменяющегося артериального давления они возбуждаются. Участие барорецепторов в регуляции артериального давления осуществляется по принципу обратной связи. При повышении артериального давления барорецепторы возбуждаются, афферентные импульсы направляются в продолговатый мозг и другие структуры ЦНС. Импульсы вызывают возбуждение соответствующих парасимпатических и торможение симпатических центров, что приводит к расширению сосудов, снижению артериального давления, уменьшению частоты и силы сердечных сокращений. При снижении артериального давления возбуждение барорецепторов уменьшается, что приводит к угнетению парасимпатических и возбуждению симпатических центров, в результате чего артериальное давление повышается.



Проприорецепторы воспринимают чувства сокращения мышц, натяжения сухожилий и суставных капсул, мышечной силы, необходимой для выполнения определенного движения или удержания частей тела в определенном положении. Проприорецепторы расположены в мышцах, сухожилиях и суставных сумках. Нервно-мышечные веретена расположены в брюшке мышц в их сухожилиях. Сухожильные органы (Гольджи) расположены внутри сухожилий поблизости от мышц. Мышечные веретена и сухожильные органы являются рецепторами, воспринимающими натяжение мышц.

Практически в каждой мышце находятся рецепторы растяжения, называемые из-за своей формы мышечными веретенами. Соединительнотканная капсула окружает группу мышечных волокон, которые тоньше и короче обычных. Те, что заключены в капсулу, называются интрафузальными, все прочие, составляющие основную массу мышцы и обеспечивающие ее работу, - экстрафузальными. Различия в их размерах весьма значительны: диаметр первых 15-30 мкм, длина 4-7 мм, тогда как у вторых диаметр примерно 50-100 мкм и длина от нескольких миллиметров до многих сантиметров.

Хеморецепторы отвечают появлением нервного импульса в ответ на взаимодействие между рецепторным белком и определенной химической молекулой. В каротидном, аортальном и легочном гломусах заложены хеморецепторы, которые воспринимают повышение парциального давления CO_2 (P_{CO_2}), снижение P_{O_2} и значения pH крови и преобразуют эти влияния в нервные импульсы. Гломусы представляют собой мелкие овальные или округлые тельца диаметром не более 2-3 мм, состоящие из гломусных клеток, свободных нервных окончаний, вегетативных нейронов. В гломусах имеется густая капиллярная сеть.



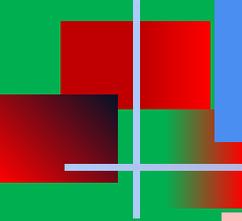
Каждым своим концом мышечное веретено прикрепляется к соединительнотканной оболочке (перимизию) пучка экстрафузальных волокон при помощи напоминающих сухожилия полосок соединительной ткани длиной 0,5-1 мм. Основная сенсорная иннервация мышечных рецепторов растяжения обеспечивается афферентными волокнами, ветви которых обвиваются несколько раз вокруг средней части интрафузальных волокон, образуя аннулоspirальные окончания. Эти толстые (диаметром около 13 мкм) миелинизированные афференты называются волокнами Ia. К каждому веретену подходит только одно такое волокно, которое ветвится, образуя несколько аннулоspirальных окончаний, называемых также первичными окончаниями мышечных веретен. Многим (хотя и не всем) веретенам свойственна также вторичная сенсорная иннервация. Ее афферентные волокна (волокна группы II диаметром около 9 мкм) тоньше образующих аннулоspirальные окончания. По аналогии с первичными окончаниями, названными так из-за принадлежности к волокнам Ia, волокнам группы II соответствуют вторичные окончания мышечных веретен. По форме они сходны с первичными, но гораздо менее однородны- часто напоминают спираль, но иногда ветвятся наподобие соцветия.

Наряду с сенсорной у интрафузальных мышечных волокон (как и у экстрафузальных) есть двигательная иннервация. Эти двигательные аксоны тоньше обычных (волокон А-альфа, или сокращенно альфа-волокон) и называются волокнами А-гамма (сокращенно гамма-волокон). Диаметр альфа-волокон составляет 9-21 мкм, гамма-волокон-2-8 мкм. Диаметр мышечных волокон, иннервируемых этими типами мотонейронов, пропорционален диаметру аксонов. Синапсы, образуемые гамма-аксонами на интрафузальных волокнах, обычно располагаются ближе к их концам и напоминают по структуре концевую пластинку. Существуют два морфологических типа таких мышечных волокон (с ядерной сумкой и с ядерной цепочкой), гамма-мотонейронов и интрафузальных синапсов (гамма-концевые пластинки и гамма-кустовидные окончания).

Таким образом, каждый слой нашего организма пронизан рецепторами. Они перерабатывают различные раздражения в нервный импульс, который по нервным волокнам в качестве своеобразной (закодированной) информации поступает в мозг. Формы рецепторов, которыми располагает организм человека и животных для объективного восприятия изменений, происходящих во внешней и внутренней среде, весьма многообразны. Экстероцепторы регистрируют воздействие тепла, холода, давления, механического повреждения и прикосновения; проприоцепторы воспринимают информацию о положении тела в пространстве, о земном притяжении, о состоянии мышц и сухожилий; интероцепторы информируют о состоянии внутренних органов, сосудов и т. п.

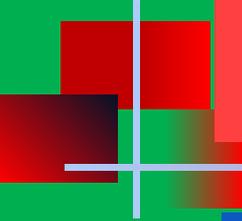


Многообразие рецепторов, которыми располагает человек, обеспечивает ему объективную информацию об окружающем мире, о процессах, в нем протекающих. Нарушение какого-либо рецепторного канала компенсируется двумя-тремя дублирующими информационными системами и не нарушает объективности восприятия. Так, положение тела в пространстве контролируется в основном тремя системами - органом зрения, вестибулярным аппаратом внутреннего уха и проприоцепторами. Нарушение правильного представления о положении тела в пространстве приводит к расстройству движений человека, к неустойчивости, шаткости походки. Но если нарушен только один рецепторный канал, то нарушения координации движений не происходит, поскольку дублирующие каналы поступления информации в мозг сохранены. Так, тонкость движений не страдает при слепоте или при нарушении чувствительности мышц и сухожилий, но при сочетании этих расстройств (что бывает относительно редко) возникает неустойчивость, ходьба затрудняется. Необходимость получения максимально полной информации о внешнем мире определяет, с одной стороны, разнообразие рецепторов, а с другой - формирование специальных центров анализа каждого рецепторного канала и центров сопоставления и суммирования информации, поступающей по дублирующим каналам.



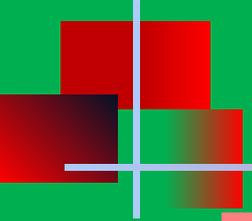
Нервный центр

- комплекс нейронов, сосредоточенных в одной структуре ЦНС (например, дыхательный центр продолговатого мозга), которые выполняют близкие функции. Понятие «нервный центр» базируется главным образом на анатомических принципах.



Нейронные цепи

- соответствующим образом (последовательно) соединенные между собой нейроны, которые выполняют определенную задачу. Рефлекторная дуга является частным случаем организации нейронов по типу нейронных цепей.

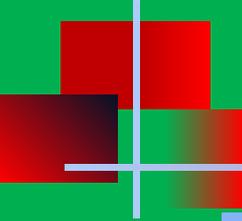


Нейронные сети

- Объединение нейронов, которое содержит множество параллельно расположенных и связанных между собой последовательных цепей нейронов. Такие объединения выполняют сложные задачи. Например, сенсорные сети выполняют задачу по обработке сенсорной информации. Объединенные в нейронные сети нейроны могут приобретать новые свойства, отсутствующие в отдельности. Поэтому элементарная нейронная сеть считается важной единицей функциональной активности ЦНС. Принцип кооперативного поведения нейронов в сети предполагает, что совокупность взаимосвязанных элементов обладает большими возможностями функциональных перестроек, т.е. на уровне нейронной сети происходит не только преобразование входной информации, но и оптимизация межнейронных отношений, приводящая к реализации требуемых функций информационно-управляющей системы

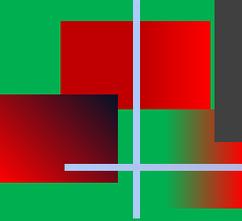
Типы нейронных сетей

Иерархические сети характеризуются свойствами конвергенции (несколько нейронов одного уровня контактируют с меньшим числом нейронов другого уровня) и дивергенции (нейрон нижележащего уровня контактирует с большим числом нейронов вышележащего уровня). Благодаря этому информация может многократно фильтроваться и усиливаться. Такой тип сетей наиболее характерен для строения сенсорных и двигательных путей. В частности, сенсорные системы организованы по принципу восходящей иерархии - информация поступает от низших центров к высшим центрам. Двигательные системы, напротив, организованы по принципу нисходящей иерархии - из высших корковых центров команды поступают к мышцам. Иерархические сети обеспечивают очень точную передачу информации, однако, исключение хотя бы одного звена (в результате травмы) приводит к нарушению работы всей сети. Иначе говоря, надежность таких сетей имеет определенный предел.



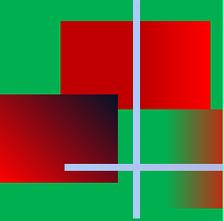
Типы нейронных сетей

- *Локальные* сети характеризуются тем, что в них поток информации удерживается в пределах одного иерархического уровня, оказывая на нейроны-мишени возбуждающее или тормозящее действие, что позволяет модулировать поток информации. Таким образом, нейроны локальных сетей действуют как своеобразные фильтры, отбирая и сохраняя нужную информацию. Предполагается, что подобные сети имеются на всех уровнях организации мозга. Сочетание локальных сетей с дивергентным или конвергентным типом передачи может расширять или сужать поток информации.



Типы нейронных сетей

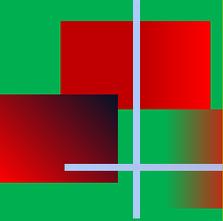
- *Дивергентные* сети характеризуются наличием нейронов, которые, имея один вход, на выходе образуют контакты с множеством других нейронов. Таким путем эти сети могут влиять одновременно на активность множества элементов, которые могут быть связаны с разными иерархическими уровнями. Являясь интегративными по принципу строения, эти сети, вероятно, выполняют централизованную регуляцию и управление динамикой информационного процесса.



В последние годы все более популярным в физиологии является представление о *нейронных ансамблях*, которые предложено рассматривать как элементарное (простейшее) объединение нейронов для выполнения различных сенсорных и семантических задач. В современной литературе нейронными ансамблями принято называть группу нейронов диаметром 300-500 мкм, включающую пирамидные и звездчатые нейроны коры большого мозга, которые генерируют одночастотные паттерны. При этом, в зависимости от критериев, взятых за основу выделения ансамбля, предлагается говорить о двух типах нейронных ансамблей - хеббовском и когановском (т.е. на основании критериев, предложенных соответственно Д. Хеббом и А.Б. Коганом). Например, характеристика Хебба позволяет ответить на вопрос о формировании нейронных ансамблей при обучении и их продолжительности существования, т.к. в процессе распознавания образа возникает кратковременный паттерн, который при частом распознавании возникает все быстрее как результат «проторения пути».

Возрастные особенности структуры и функции нервных клеток

- Нервные клетки образуются из эктодермальных клеток первичной мозговой трубки на ранних стадиях эмбрионального развития. Эктодермальные клетки дифференцируются в двух направлениях: из одних образуются нейробласты, дающие начало нервным клеткам, а из других - спонгиобласты, превращающиеся в клетки глии и эпендимы. Постепенно стенки мозговой трубки становятся многослойными, в них образуется серое и белое вещество мозга, нейроглия и эпендима мозговых желудочков и центрального канала.
- На ранних стадиях развития нервная клетка характеризуется большой величиной ядра, которое окружено небольшим количеством цитоплазмы. Такая клетка носит название *аполярного нейробласта*. В процессе развития с увеличением размеров клетки уменьшается относительный объем ядра. На 3-м месяце внутриутробного развития в цитоплазме появляются нейрофибриллы и одновременно начинается рост аксона нервной клетки. Аксон растет по направлению к периферии вплоть до иннервируемого органа - мышцы или железы. В исследованиях на различных животных изучены особенности развития аксона.



Растущий аксон на конце имеет колбу роста, в которой содержатся крупные пузырьки разной формы, но отсутствуют митохондрии. Синапс образуется в результате контакта колбы роста с нейроном. Колба роста превращается в пресинаптическое образование, в ней развиваются везикулы. Одновременно могут сохраняться крупные пузырьки, что считают показателем возможности роста нейрона после образования синапса. На первом этапе развития синапса дифференцируются мембраны, затем в пресинаптической части образуются митохондрии и везикулы, количество которых быстро увеличивается. Постепенно увеличивается синаптическая щель и утолщается пресинаптическая мембрана.

Некоторые исследователи считают, что функциональная деятельность нейробласта начинается с того момента, когда аксон достигает органа. Проведение возбуждения в нейронах ЦНС обнаружено с момента образования синапса, со всеми его компонентами.

Дендриты вырастают значительно позже аксона. Сначала на противоположном аксону полюсе клетки в виде простого выроста цитоплазмы появляется верхушечный дендрит, вследствие чего нейробласт становится биполярным. Затем вырастают дендриты со всех сторон, и нейробласт становится мультиполярным.

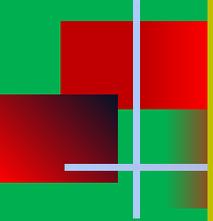
Считают, что способность проводить возбуждение у дендрита появляется значительно позже, чем у аксона (аксон функционирует во внутриутробном периоде развития ребенка, а дендрит после рождения). В процессе развития увеличивается количество ветвлений дендрита. Шипики на дендритах развиваются в основном после рождения. Они обнаружены у плода в 8 лунных месяцев в наиболее рано созревающих первичных полях коры (например, прецентральной и постцентральной), на дендритах крупных пирамидных клеток V слоя. В коре больших полушарий количество шипиков возрастает вместе с увеличением условнорефлекторных связей.

Развитие нервно-мышечных синапсов осуществляется под влиянием мотонейронов. В опытах на крысах показано, что функциональный контакт между нервным и мышечным волокнами устанавливается за 5 дней до рождения. Если перерезать нервное волокно, идущее к мышце, то концевая пластинка не формируется, ее формирование происходит после установления иннервации.

На ранней стадии установления иннервации, наблюдается спонтанная подпороговая деполяризация, напоминающая ПКП. У плода их частота низка, что связывают с небольшим размером синапса и малым количеством медиатора; она становится такой, как у взрослой крысы к 20-му дню жизни.

На основании величины ПКП (потенциала концевой пластинки) (около 4 мВ) считают, что у плода в кванте содержится столько же медиатора, как и у взрослого. Но у плода медиатор более активен и у него требуется меньше квантов для осуществления нервно-мышечной передачи. В концевой пластинке плода ацетилхолин сохраняется более длительно вследствие низкого содержания холинэстеразы. Последняя образуется в мотонейроне и передвигается по аксону к постсинаптической мембране, где постепенно накапливается.

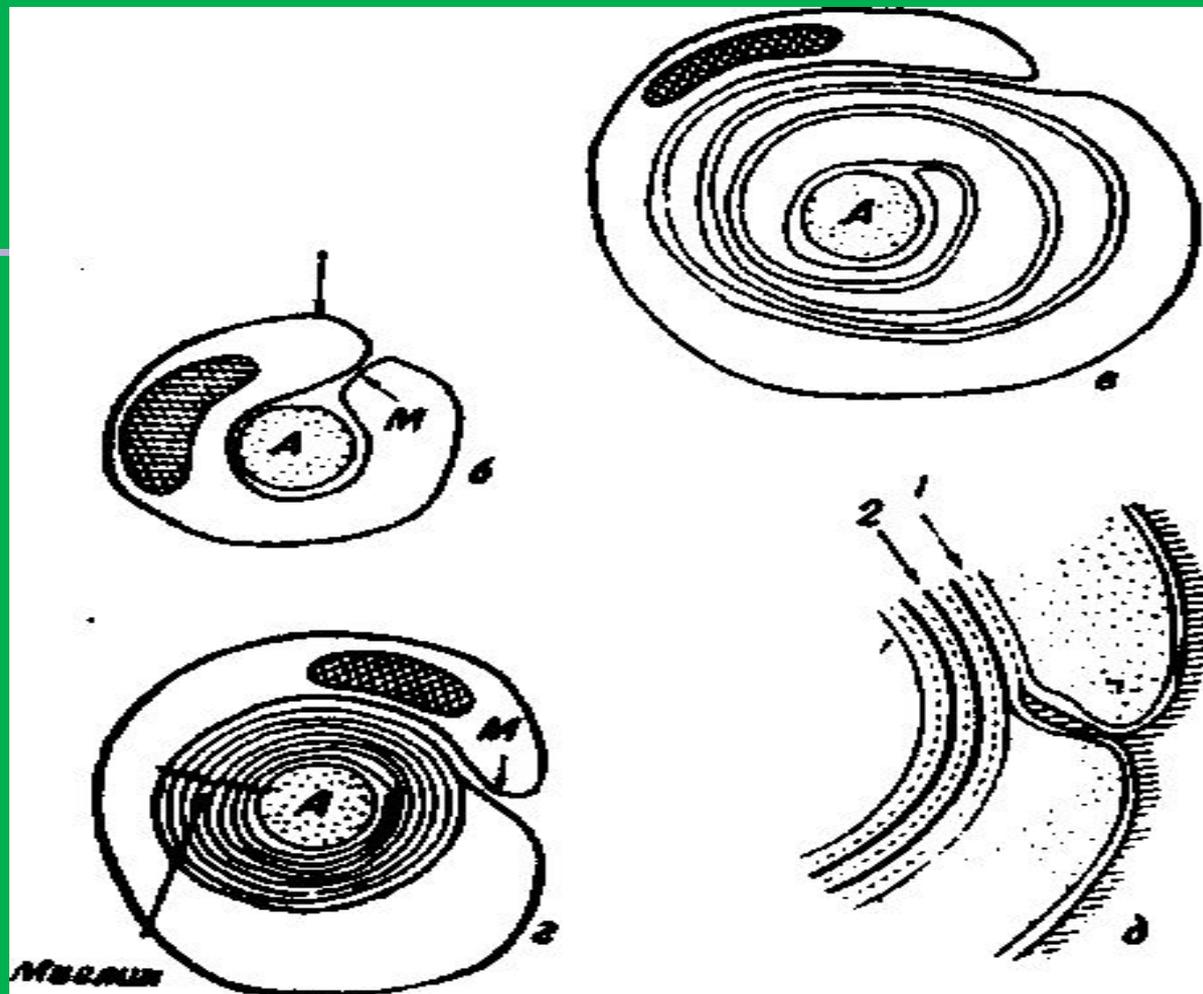
Во время развития аксона происходит его погружение в шванновскую клетку и образование миелиновой оболочки. При погружении в шванновскую клетку аксон никогда не контактирует с ее цитоплазмой, т. к. он внедряется в углубление на поверхности шванновской клетки. Постепенно шванновская клетка обволакивает аксон, и края ее смыкаются. Этот участок называется мезаксоном. Он состоит из двух мембран шванновской клетки. Исследованиями Герен на куриных эмбрионах показано, что миелиновая оболочка образуется в результате роста мезаксона. В ходе развития мезаксон удлиняется и несколько раз обертывается вокруг аксона так, что образуется спираль. На ранних стадиях развития спираль скручена свободно, между витками мезаксона имеются широкие пространства. Позднее спираль закручивается более плотно и образуется компактная миелиновая оболочка. В крупных нервах миелиновая оболочка может достигать 2-3 микрон толщины и быть образована 200 оборотами спирали.



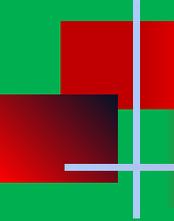
Механизм закручивания спирали точно неясен: большинство исследователей считает, что шванновская клетка вращается вокруг аксона и обволакивает его. При закручивании спирали наружный слой мембраны соприкасается с наружным, а внутренние слои примыкают друг к другу.

При рассмотрении миелина под электронным микроскопом видно, что он состоит из повторяющихся линий. Среди них различают главную плотную линию, образованную внутренними слоями мембраны и более светлую промежуточную линию, образованную внешними поверхностями мембраны.

Миелинизация нервных волокон осуществляется в центробежном направлении - отступя несколько микрон от тела клетки к периферии нервного волокна, она является определенным показателем их функционального развития.



Схема, иллюстрирующая образование миелиновой оболочки: б-аксон (А) окружен отдельной шванновской клеткой, М-мезаксон, в - спиральное закручивание мезаксона, г - образование компактной миелиновой оболочки, Д - схематическое изображение строения миелиновой оболочки: 1 - светлая промежуточная линия, 2 - главная плотная линия.

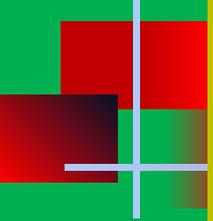


Установлена зависимость возбудимости нервных волокон от миелинизации - по мере развития миелиновой оболочки возбудимость нервного волокна повышается. Еще Бехтеревым (1886-1909 гг.) в наблюдениях на животных отмечено, что миелинизация волокон происходит довольно быстро: на 2- 4-й день развития плода миелин обнаруживается в боковых столбах, а на 10-12-й - в волокнах пирамидного пути.

Флексиг исследовал особенности миелинизации волокон у человеческих плодов и детей раннего возраста. Он отметил такую же раннюю миелинизацию у человека. У плода 34 см длиной он обнаружил миелинизированные волокна даже в центральной извилине, но не нашел ее завершения и у 11-месячного ребенка.

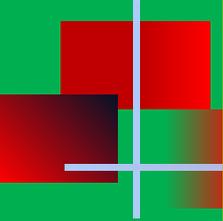
В различных экспериментах на животных и в исследованиях на человеческих плодах и детях разного возраста показано, что отсутствие миелиновой оболочки ограничивает функциональные возможности нервного волокна. Реакции возможны, но они обобщены и слабо координированы.

Раньше всех миелинизируются периферические нервы, затем волокна спинного, стволовой части головного мозга, мозжечка и позже - больших полушарий головного мозга.



Большинство смешанных и центростремительных нервов миелинизируются к 3-месячному возрасту, некоторые - к 3 годам. Миелинизация спинномозговых и черепномозговых нервов начинается на 4-м месяце внутриутробной жизни. В спинном мозгу раньше миелинизируются двигательные, затем смешанные и позже - центростремительные волокна. Двигательные волокна покрыты миелином к моменту рождения. Проводящие пути спинного мозга хорошо развиты к моменту рождения и почти все миелинизированы. Не закончена миелинизация только пирамидных путей, она завершается по данным разных авторов к 3-6 месяцам жизни ребенка.

Черепно-мозговые нервы формируются по-разному, большинство из них миелинизируются к 1-1,5 годам. К 2 годам миелинизируются слуховые нервы. Зрительные и языкоглоточный нервы у новорожденных еще не миелинизированы, но у 3-4-летних детей отмечается их полная миелинизация.



Показана динамика миелинизации лицевого нерва. Его ветви, иннервирующие область губ миелинизируются в период от 21 до 24 недель внутриутробной жизни, другие ветви приобретают миелиновую оболочку значительно позже. Этот факт показывает раннее формирование морфологической основы сосательного рефлекса, хорошо выраженного к моменту рождения ребенка.

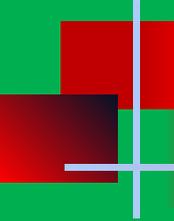
Миелинизация нервных волокон головного мозга начинается во внутриутробном периоде развития и заканчивается после рождения. В отличие от спинного мозга, в головном мозге раньше других миелинизируются афферентные пути и области, а двигательные - через 5-6 месяцев (а некоторые значительно позже) после рождения.

Несмотря на то, что к трем годам в основном осуществляется миелинизация нервных волокон, рост миелиновой оболочки и осевого цилиндра продолжается и после 3-летнего возраста.

Возрастные особенности нервной системы имеют некоторые отличия. Они различаются в детском, юном и пожилом возрасте. За все перестройки в эти периоды отвечают нейроны и синапсы. Любые раздражители, полученные вне организма и внутри него, ведут за собой определенные реакции. Все эти реакции имеют единую целостную структуру, состоящую из миллиардов “разумных” клеток. Эта конструкция является нервной системой.

Становление нервной системы особо ощутимо у детей до года. Каждый день происходят значимые изменения:

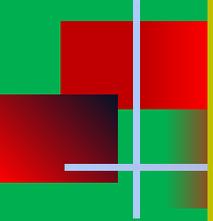
- появляется осмысленная улыбка на внимание взрослых в 1 месяц;
- первый смех в 2 месяца;
- в 3 месяца ребенок произносит намеренно разные звуки, это станет его любимым занятием;
- в 4 месяца пытается садиться;
- в 5 месяцев сам сидит, вертится на животе в разные стороны и пытается ползать;
- в 6 – раскачивается вперед-назад и ползает;
- встает на ноги, держась за опору в 7 месяцев;
- в 8 – интересуется разной едой и пытается есть сам;
- в 9 месяцев повторяет такие простые движения, как привет и пока;
- в 10 месяцев ребенок учится сам стоять;
- в 11 месяцев играет не с игрушками, а с людьми;
- по достижении года ребенок начинает ходить.



На этом возрастные особенности нервной системы детей не ограничиваются. Здесь перечислена лишь микроскопическая доля изменений в ходе роста и становления центральной нервной системы (ЦНС) первого года ребенка. Взрослея, ребенок учится говорить. К трем годам его словарный запас может достигать 1500 слов. Он рассказывает и понимает события, которые не имел в своей практике. Говорит сложными предложениями.

Еще одна яркая характеристика изменений в ЦНС – обратный процесс младенческих навыков, которые являются следствием незрелости коры головного мозга. Обратный процесс развития врожденных рефлексов, вызванных активностью таламополидарной системы, прогрессирует до года. По достижению этого возраста неврологическое состояние ребенка становится почти идентично сформировавшемуся взрослому человеку.

К детсадовскому возрасту ребенок достигает новых изменений в нервной системе. Происходит усовершенствование, перестраивание и дифференцировка психических функций, свойств и психоэмоционального развития. Тормозные реакции становятся выражены сильнее. Ребенок этого возраста активно познает окружающий его мир. У него появляется множество вопросов, на которые он желает получить ответы. Он тянется к себе подобным, заводя новые знакомства в считанные секунды.



К пяти годам некоторые дети умеют писать и читать. Малыш часами может проводить за красками и карандашами, создавая каждый раз новые шедевры. У некоторых детей появляется влечение к музыке, пению или танцам. Дети начинают усваивать некоторые нормы: слушаться – хорошо, не слушаться – плохо, ударил – больно, поэтому бить нельзя. Дети налаживают контакт не только с другими детьми, но и с животными.

После похода в школу продолжается становление личностных черт и формирование характера. Появляются стремления к индивидуальным отличительным особенностям, например, желание рисовать лучше других, быть старостой в классе, уметь больше всех отжиматься и т.д. В подростковые годы нервная система имеет свои особенности, заключающиеся в абстрактном мышлении, бунтарстве и агрессии с целью достижения собственной значимости. Происходит гормональная перестройка.

В разные периоды взросления происходит значимое изменение всех внутренних систем и органов. Например, изменяется частота пульса, интенсивность дыхания, активность мозговых функций и артериальное давление. Наблюдаются изменения в биохимических реакциях.

Особенности нервной системы в период старения определяются общими изменениями организма в целом:

изменение мышечного тонуса;

умственная и физическая активность;

психическая перестройка;

адаптационные функции;

изменения в репродуктивной системе человека.

При старении также проявляются изменения в желудочково-цистернальной системе: происходит ее расширение, вес мозга становится меньше, извилины истончаются, борозды углубляются и расширяются, количество нейронов идет на уменьшение, и их место занимают глиальные элементы.

В процентном соотношении потеря нейронов во время старения достигает 25 – 46%. В возрасте 70 – 80 лет число нервных клеток уменьшается в спинномозговых узлах на 30% в сравнении с 40 – 50-летними людьми.

Несмотря на такие значимые изменения, жизненно важные центры организма уменьшение нейронов обходит стороной.

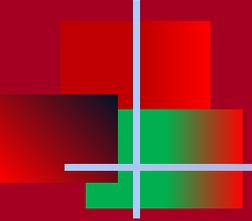
Их потеря в таких местах минимальна. В период старения организма в нервных клетках накапливается липофусцин, именуемый пигментом старения. Он появляется из-за окисления НЖК и является обязательным элементом в любом стареющем организме.

При осмотре нейронов старого человека через микроскоп видны значительные изменения в виде увеличения нервных клеток и исходящих из них отростков, нарушения мембран у лизосом, гомогенизации цитоплазмы и многих других клеточные изменений.

Разные функции, за которые отвечает нервная система, подвергаются значительным изменениям в процессе старения организма. Исключение составляет мембранный потенциал нейронов, средняя величина которого существенным изменениям не подлежит. Синоптическое проведение становится медленней, снижается скорость нервного возбуждения.

Интегративная сфера нервной системы подвергается изменениям: рефлекторные функции теряют былую скорость, уменьшается способность концентрации внимания, уменьшается восприятие к запоминанию, логические же способности, наоборот, прогрессируют.

Период старения, изменения нервной системы нельзя расценивать, как общий, равномерно идущий на снижение фактор. В этот период происходит неравное изменение ее функций: некоторые существенно изменяются, какие-то замедляют действие, а в некоторых ячейках наблюдается прогресс по отношению к младшему возрасту. Помимо психомоторных функций и поведенческих систем происходят стабильные изменения в тканях.

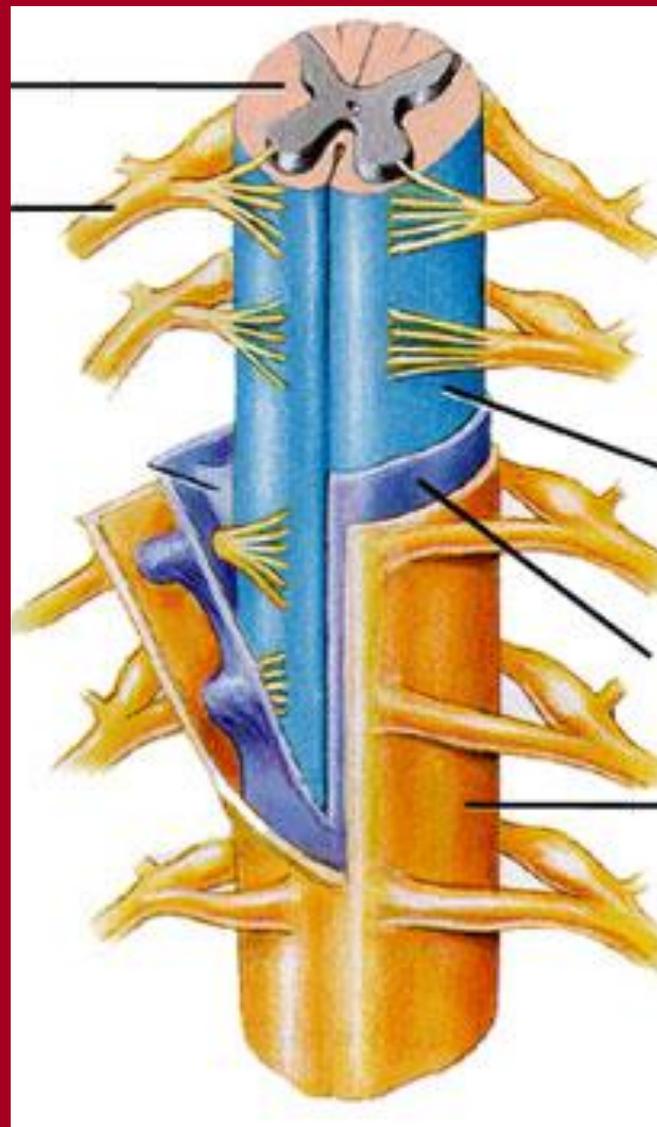
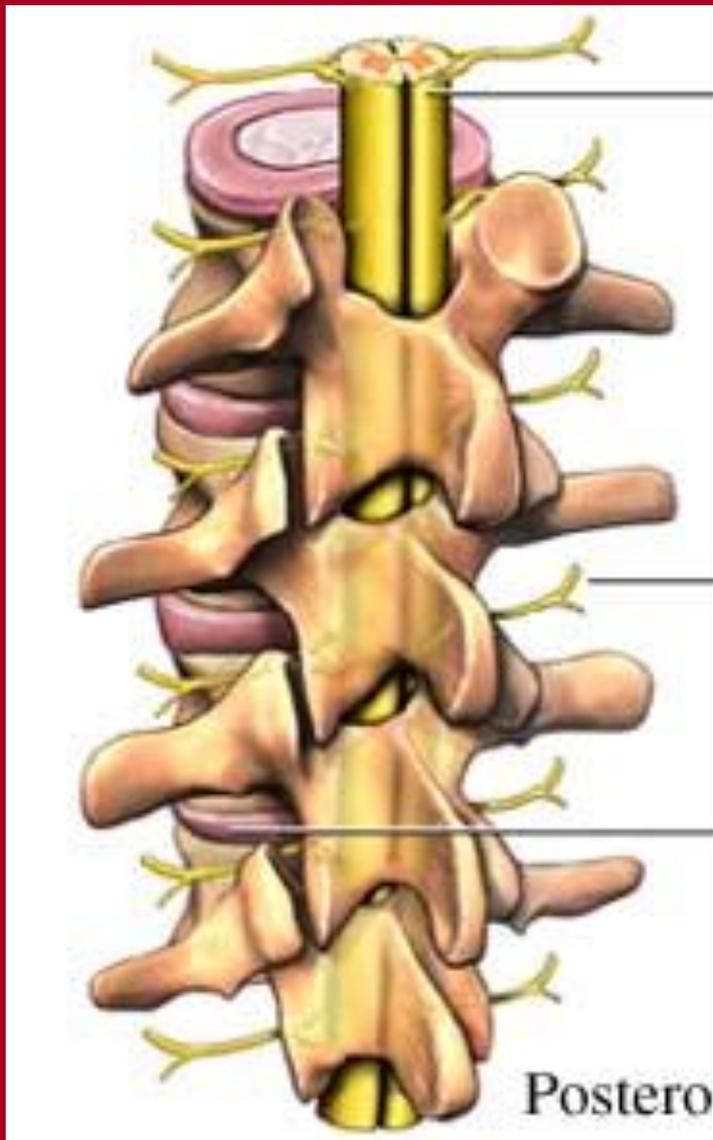


Центральная нервная система

Строение спинного мозга



Спирной мозг



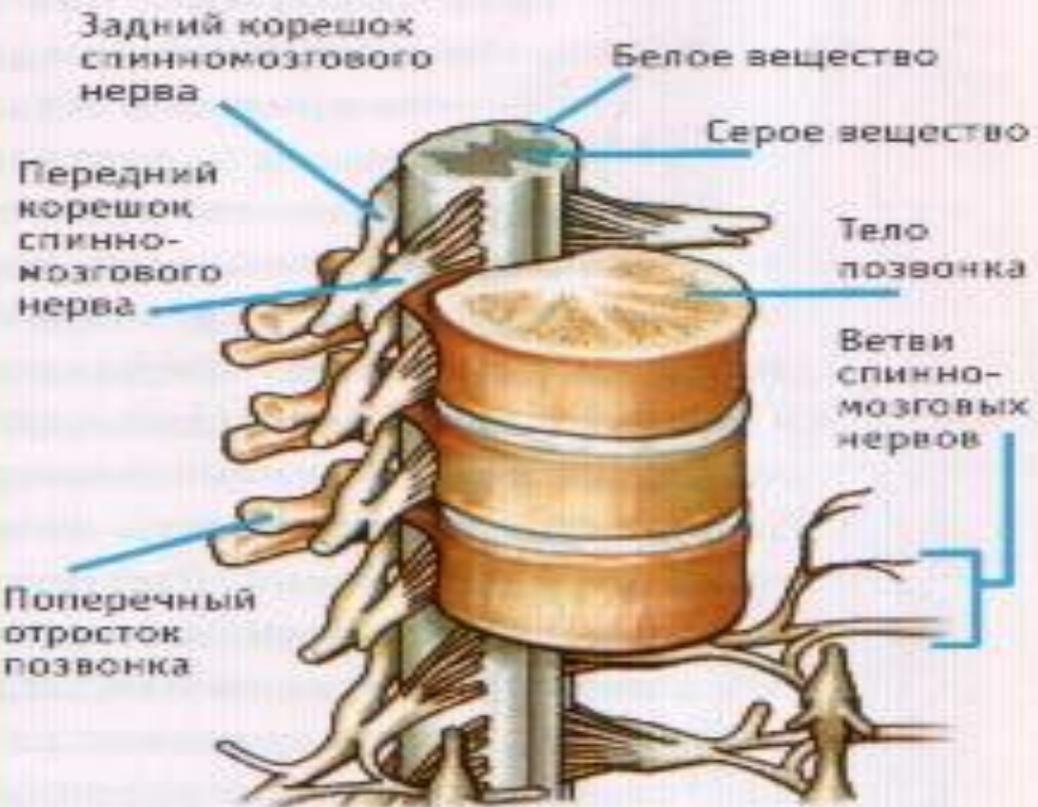
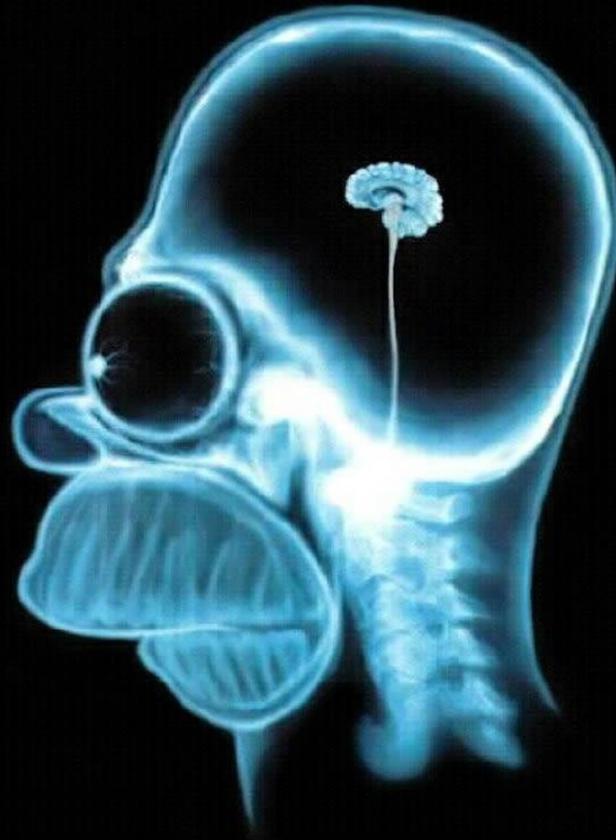


Рис. 4. Участок спинного мозга в позвоночном канале

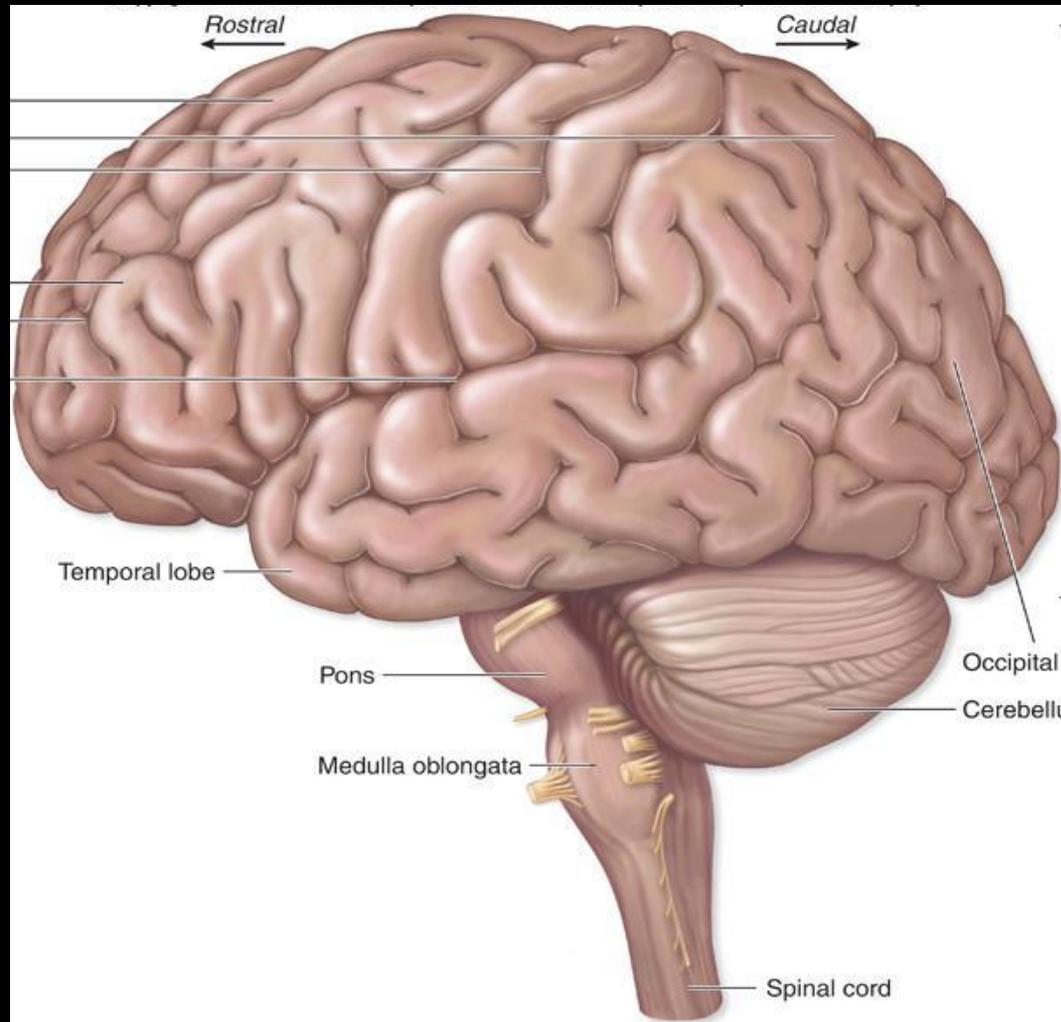
Функции спинного мозга

- Рефлекторная – здесь находятся центры безусловных рефлексов
- Проводниковая функция – белое вещество спинного мозга обеспечивает связь всех отделов ЦНС
- Головной мозг регулирует работу спинного!

Головной мозг



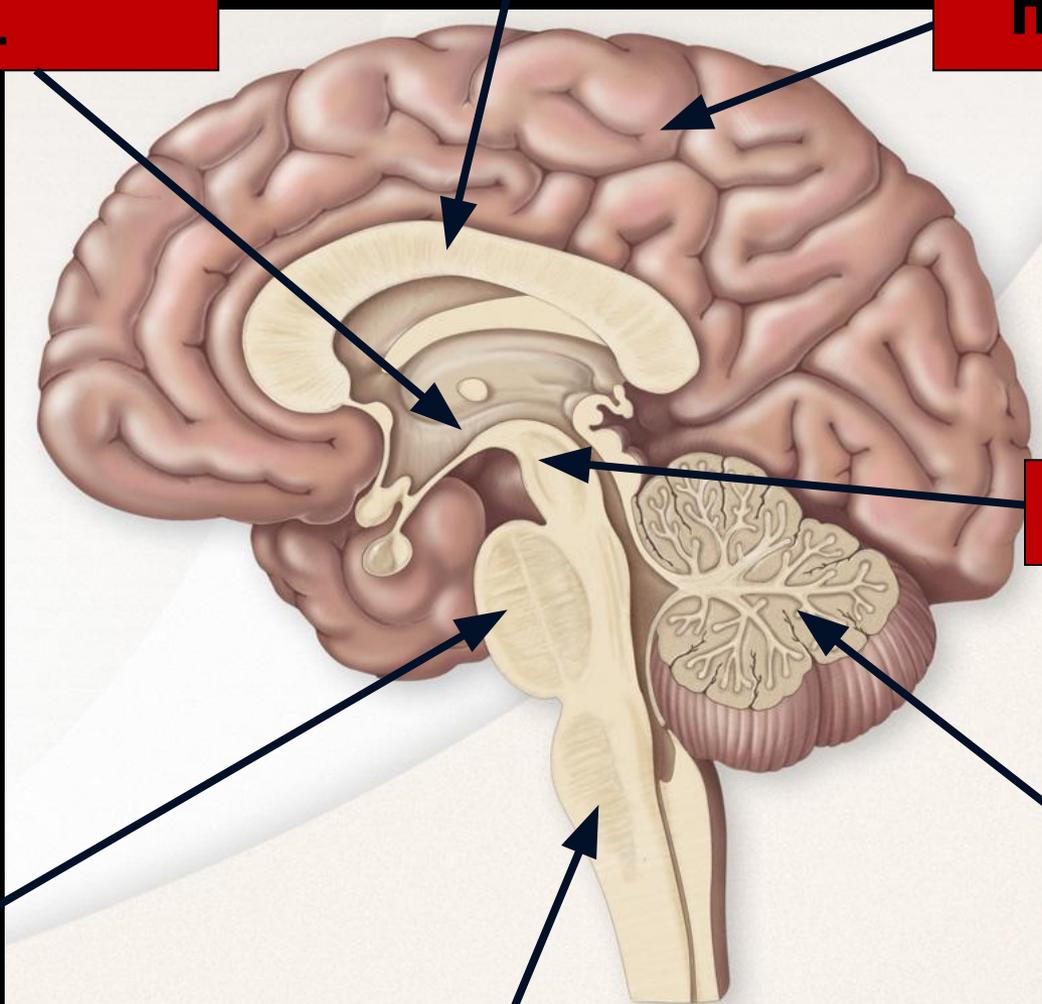
Строение головного мозга



**Промежуточный
МОЗГ**

**Мозолистое
тело**

**Большие
полушария**

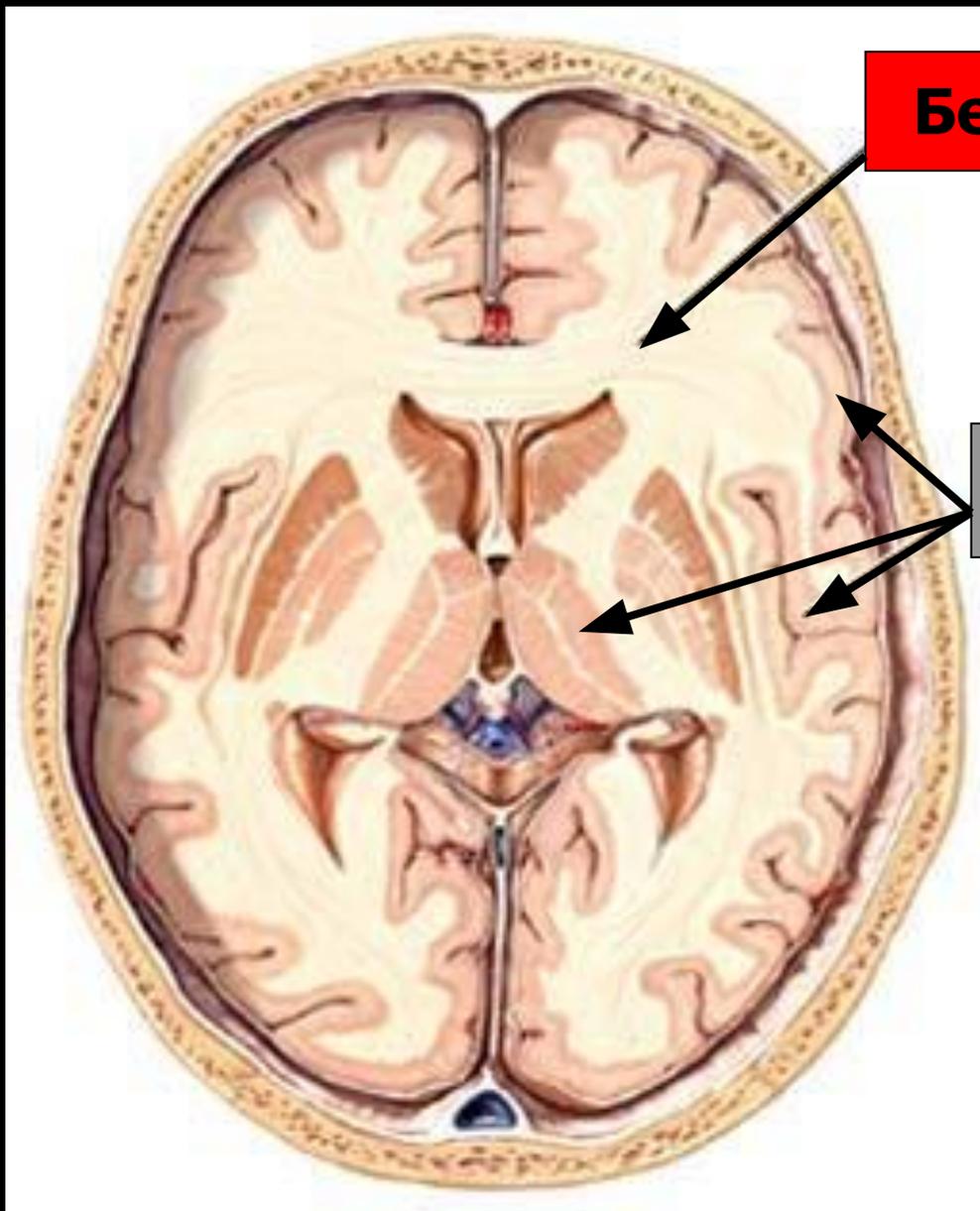


**Средний
МОЗГ**

Мозжечок

Мост

Продолговатый мозг



Белое вещество

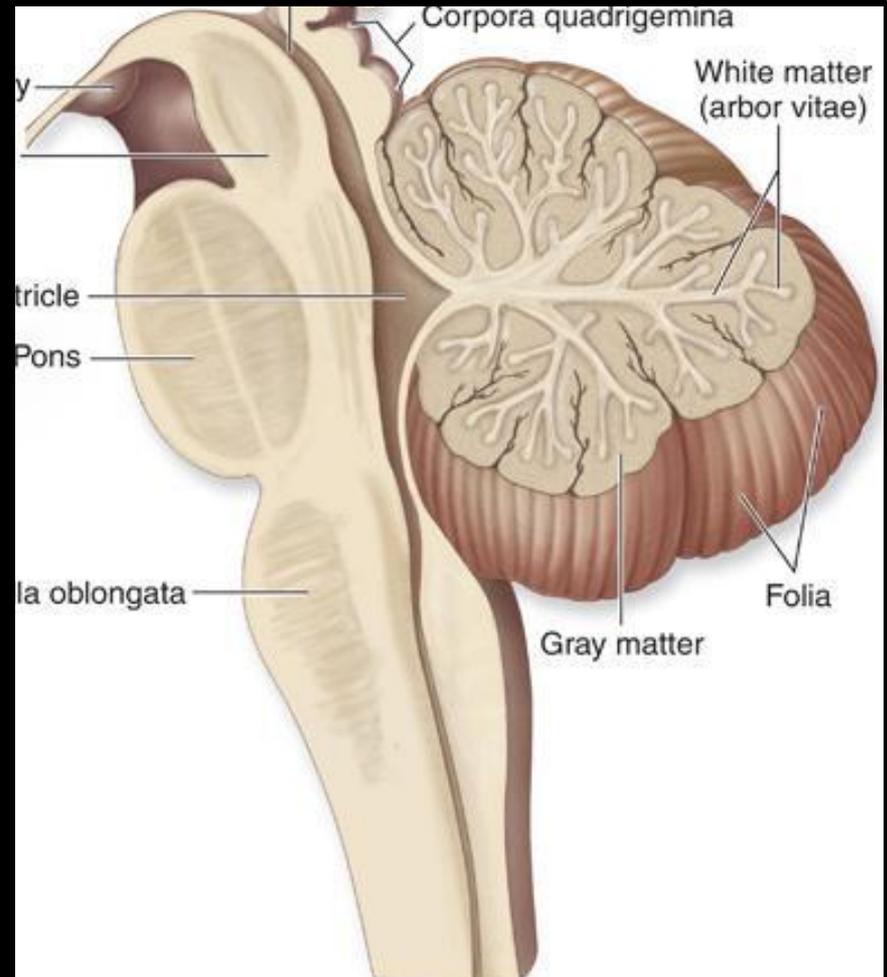
Серое вещество

Белое вещество составляет проводящие пути, связывающие головной мозг со спинным, а также части головного мозга

Серое вещество в виде отдельных скоплений (ядер) располагается внутри белого, а также образует кору головного мозга

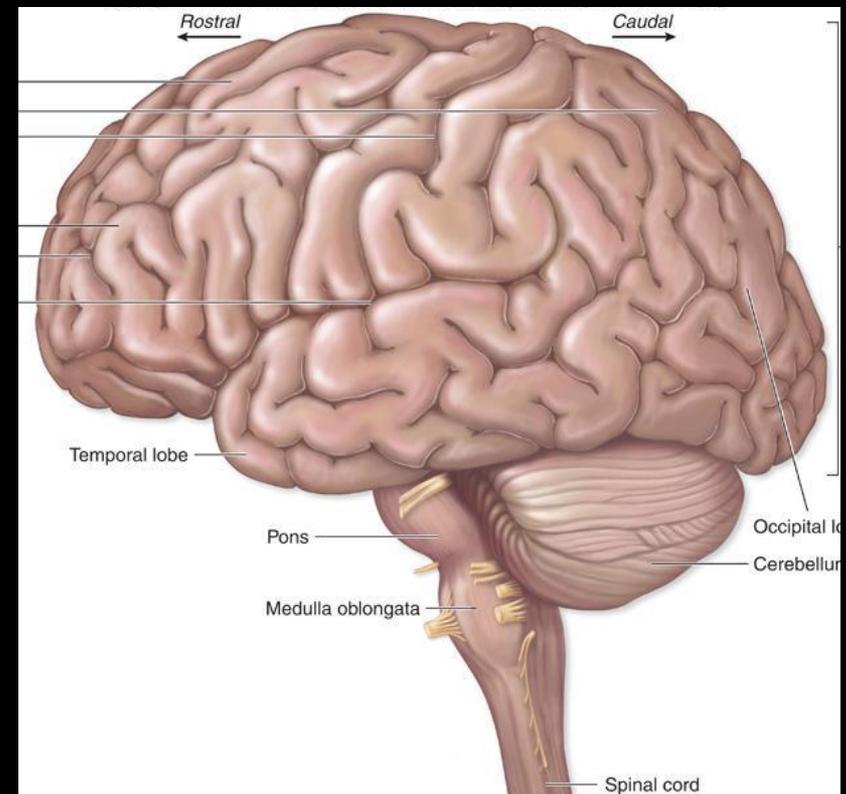
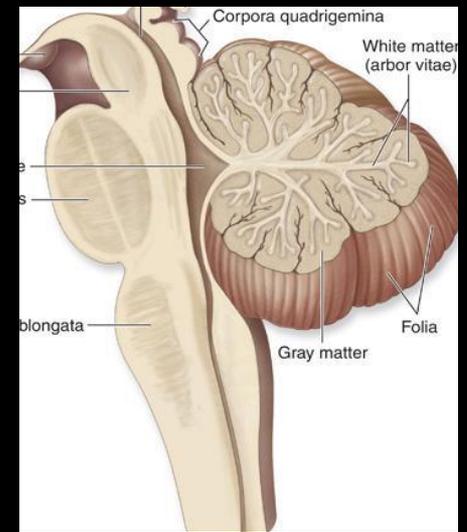
Продолговатый мозг и мост

- **Регуляция:**
- Дыхания
- Пищеварения (слюноотделение, жевание, глотание)
- Сердечно-сосудистой системы
- **Защитные рефлексы:**
- Чихание, моргание, кашель, рвота



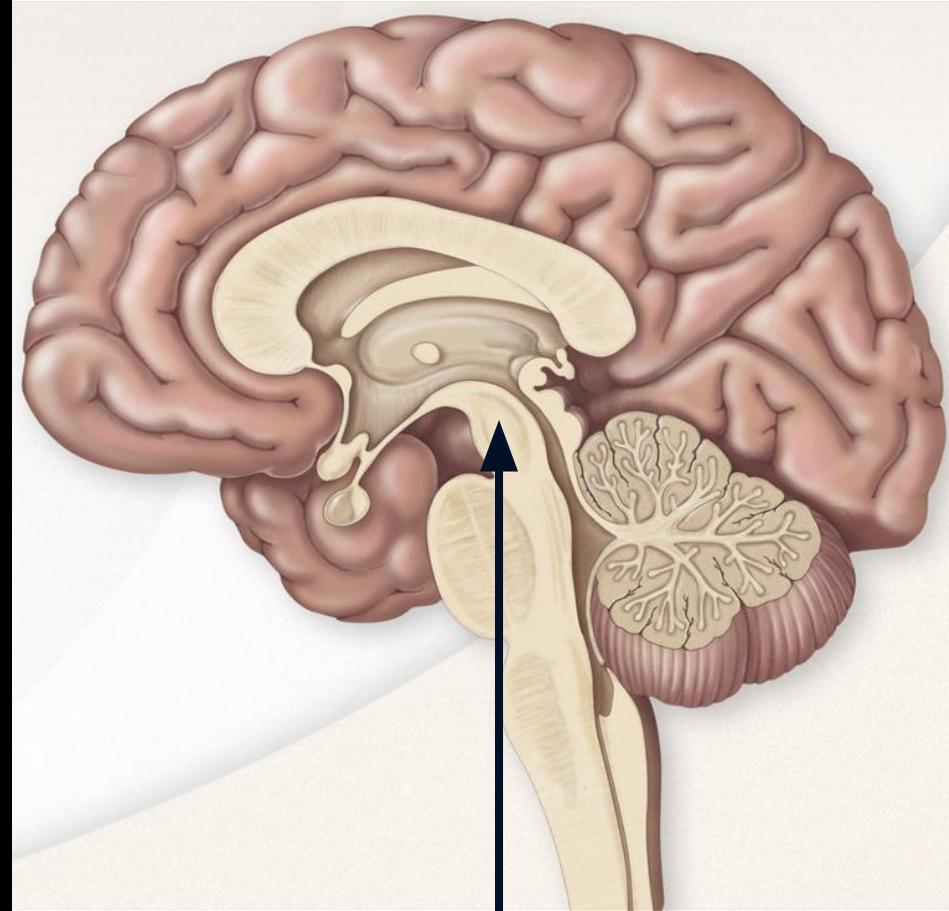
Мозжечок

- Координация произвольных движений
- Сохранение положения тела в пространстве
- Регуляция мышечного тонуса и равновесия



Средний мозг

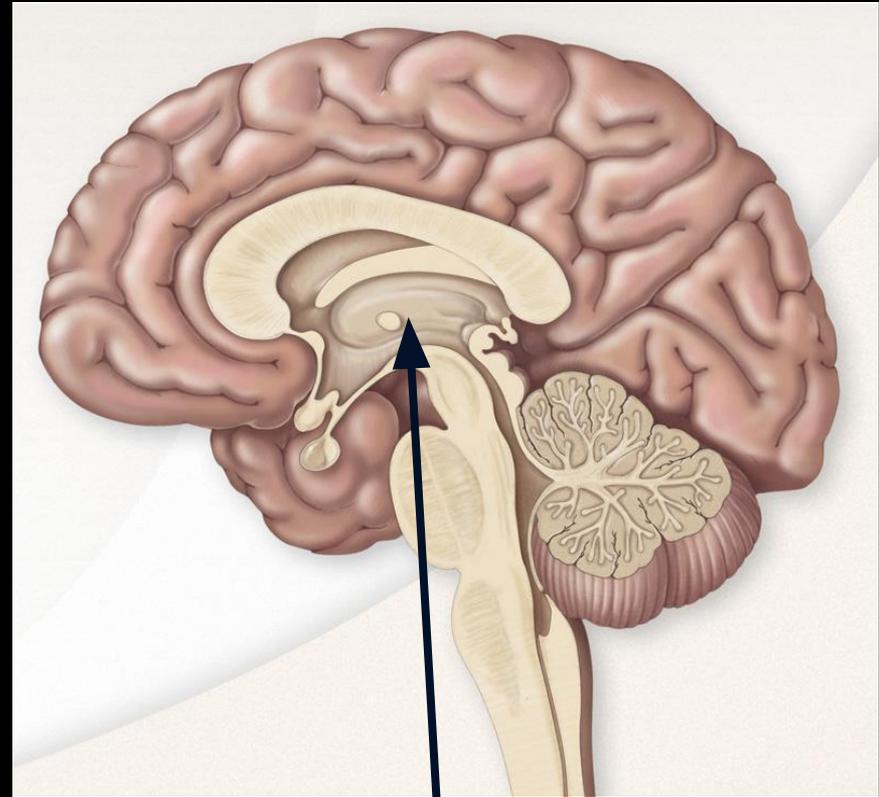
- Ориентировочные рефлексы на зрительные и слуховые раздражители (поворот головы и тела в сторону световых или звуковых раздражителей)
- Регуляция мышечного тонуса и позы тела



Средний мозг

Промежуточный мозг

- Поддержание обмена веществ и энергии на оптимальном уровне
- Сбор и оценка поступающей информации от органов чувств
- Регуляция сложных движений: бег, ходьба, плавание



**Промежуточный
мозг**

Большие полушария

Боковая
борозда

Теменная
доля

Центральная
борозда

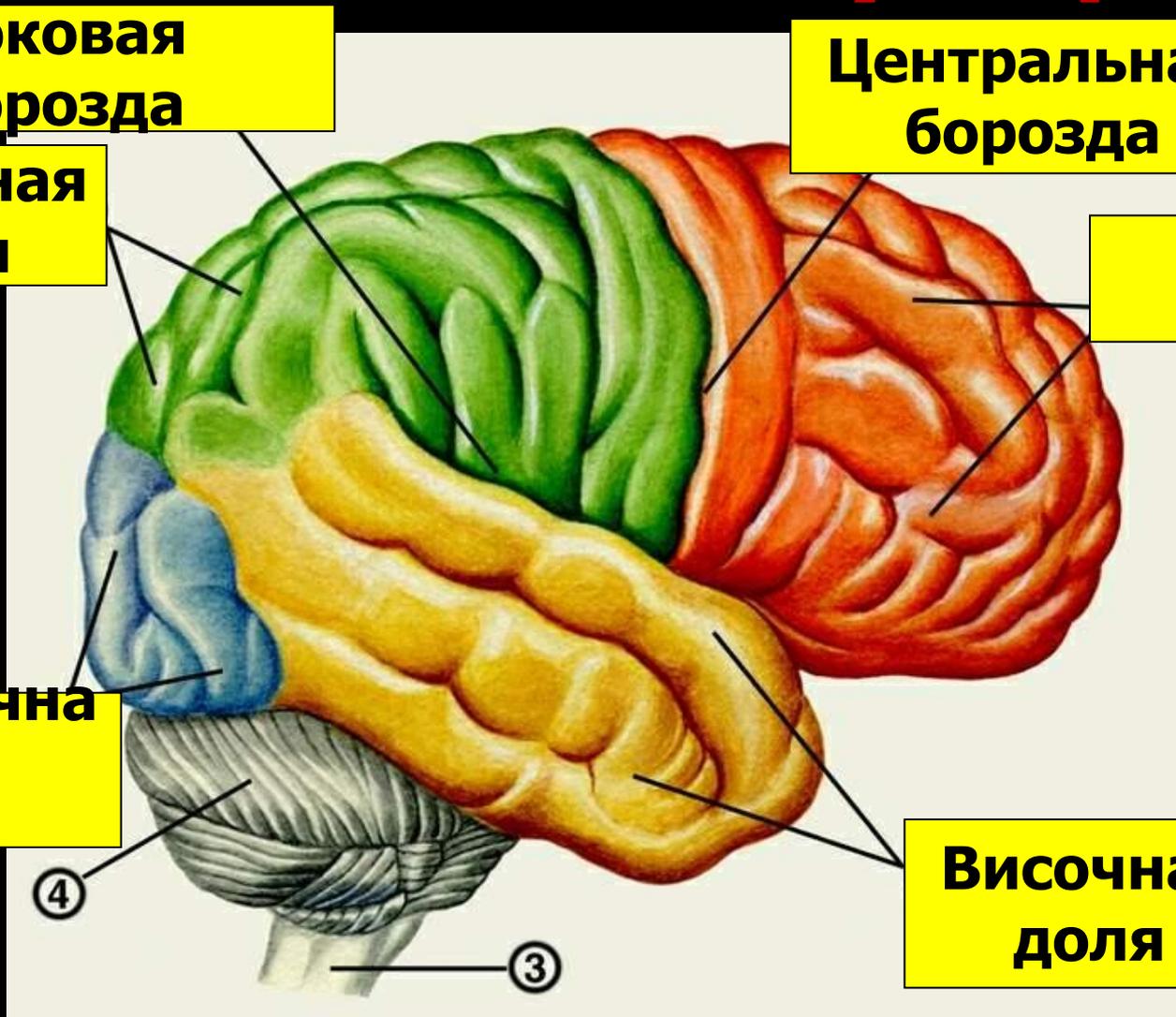
Лобная
доля

Затылочна
я
доля

Височная
доля

④

③



- **Затылочные доли** – зрительная чувствительность
- **Височные доли** – слуховая, вкусовая, обонятельная чувствительность
- **Лобные доли** – произвольные внимание, произвольные движения
- **Теменные доли** – кожно-мышечная чувствительность

С большими полушариями мозга связаны:

- Память
- Речь
- Мышление
- Творческие процессы
- Личностные качества

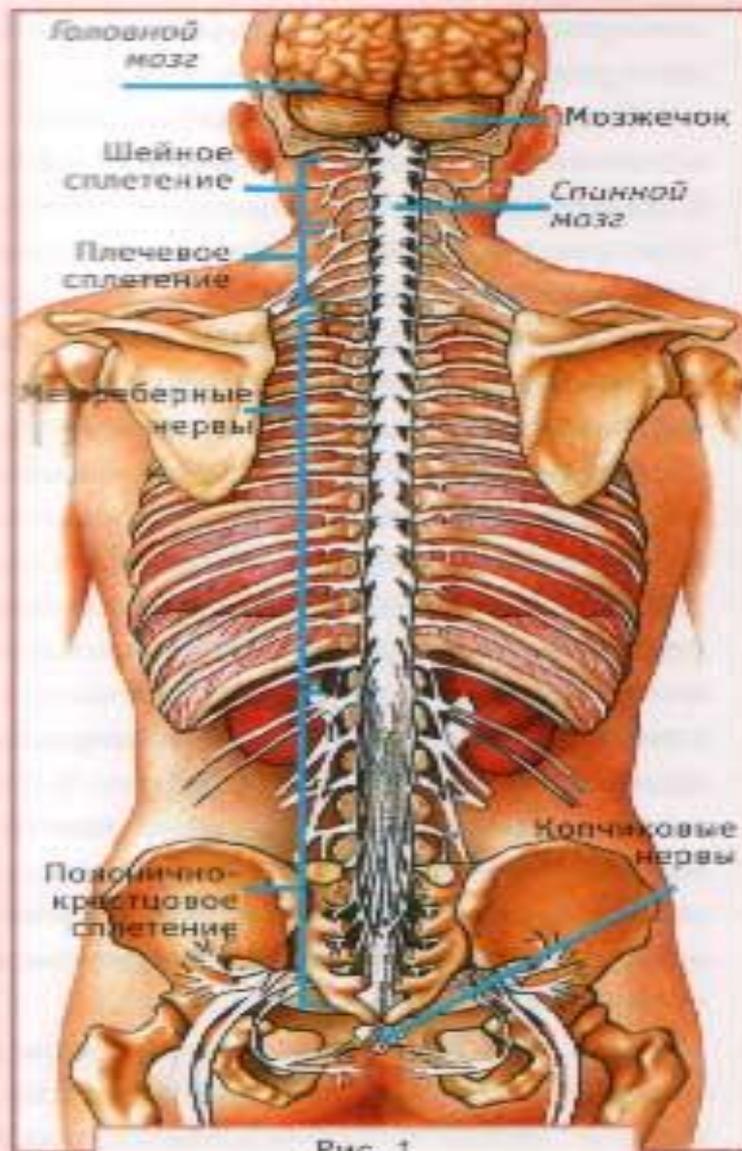


Рис. 1
Нервная система человека

