

Министерство образования Российской Федерации
Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова
Кафедра физиологии человека и животных

И.Ю. Мышкин

**Физиология
центральной нервной системы**

Учебное пособие

Ярославль 1999

ББК Е 991ю7
М 96

Мышкин И.Ю. Физиология центральной нервной системы: Учеб. пособие / Яросл. гос. ун-т. Ярославль, 1999. 79 с.

В пособии излагаются современные представления о строении и функции нервной системы, принципы структурно-функциональной организации отделов головного и спинного мозга. Изложены данные о строении и функции основных отделов центральной нервной системы. Сделана попытка дать описание функционирования центральных нервных структур на системном уровне. Пособие написано на основе лекционных курсов по общей физиологии и психофизиологии, читаемых автором в течение ряда лет в Ярославском государственном университете.

Предназначается для студентов, аспирантов и преподавателей психологических и биологических факультетов университетов и медицинских вузов.

Рецензенты: кафедра нормальной физиологии ЯГМА; д-р психол. наук, проф. А.В. Карпов

© Ярославский
государственный
университет, 1999;
© И.Ю. Мышкин, 1999

Глава I. Общая физиология центральной нервной системы

1. Эволюция и строение ЦНС

Функцией ЦНС является прием возбуждения (импульсов) от рецепторов органов и тканей, а также из внешней среды и формирование потоков управляющих воздействий для регуляции деятельности органов и систем организма. ЦНС обеспечивает индивидуальное приспособление организма к меняющимся условиям внешней среды, т.е. его поведение.

На клеточном уровне эволюция НС подверглась незначительным изменениям. Свойства нервных клеток беспозвоночных и позвоночных во многом сходны. Более значительно эволюции подверглась структурная и функциональная организация НС. Наиболее простая в анатомическом отношении нервная система состоит из тонких **нервных волокон** с синаптическими контактами в местах их соединений. Такие диффузные нервные сети, характерные для кишечнополостных, не обнаруживают предпочтения для избирательного проведения возбуждения. Стимул, воздействующий на такую НС диффузно, распространяется по ней по всем направлениям. Одним из важнейших усовершенствований НС на ранних этапах эволюции было объединение нейронов в ганглии. Ганглии характерны для всех животных более высокого филогенетического уровня. **Ганглий** представляет собой скопление тел нейронов. Расположенную рядом с ганглием сеть отростков этих клеток называют **нейропилем**. Хотя нейропиле и выглядит беспорядочным скоплением отростков нервных клеток, такая организация позволяет нейронам образовывать богатую сеть связей, которые, по данным электрофизиологических исследований, упорядочены определенным образом, и у разных особей одного вида обнаруживаются идентичные синаптические взаимодействия. У сегментированных беспозвоночных ганглием уже снабжен каждый членик тела. Как правило, сегментарный ганглий обеспечивает рефлекторные функции того членика, в котором он находится, а иногда и соседних. Ганглии следующих друг за другом члеников соединены нервными стволиками, которые называют **коннективами**. В результате такого чередования ганглиев и коннектив у кольчатых червей и членистоногих образуется брюшная нервная цепочка. Небольшое число нейронов в каждом сегменте и однотипность структуры и функций в разных сегментах делают ганглии удобным объектом для изучения. Анализ взаимосвязей в одном сегменте дает представление об общей картине взаимосвязей в остальных сегментах. Такой подход оказался эффективным, например, при изучении НС пиявки, у которой ганглиев очень много.

Важным этапом в эволюции было слияние нескольких передних ганглиев тела в "суперганглий", или "**головной мозг**". Это образование уже сложнее сегментарных ганглиев и осуществляет определенный контроль над

ними. К нему подходят волокна от рецепторов передней части тела и развиваются определенные регуляторные центры. Из всех беспозвоночных самой сложной НС обладает осьминог. В его головном мозге насчитывают до 10^8 нейронов. Нейроны организованы в высокоспециализированные центры и тракты. Если принять число нейронов за показатель интеллекта, то осьминог должен быть весьма неглупым существом. Действительно, как показали исследования, по стандартам для беспозвоночных осьминог чрезвычайно умен. В НС беспозвоночных нейронов меньше, чем у позвоночных животных, и поэтому часто НС беспозвоночных называют *простой*, хотя функциональная сложность оказывается довольно высокой и до конца не изученной.

Нервная система позвоночных. Высшим эволюционным достижением у позвоночных является организация передних ганглиев в многофункциональный головной мозг, хотя рудиментарная сегментация НС сохраняется в виде череп-номозговых нервов и спинномозговых корешков.

К ЦНС относят спинной и головной мозг. Заключенный в позвоночном столбе **спинной мозг** обеспечивает рефлекторные связи на уровне шейных, грудных и крестцовых сегментов. В спинном мозге сосредоточены нервные клетки, аксоны которых дают начало нервам, идущим к поперечнополосатым мышцам тела. Эти, а также другие нейроны образуют клеточную "сердцевину" спинного мозга, расположенную вокруг его центрального канала. На поперечном срезе серое вещество спинного мозга имеет форму буквы Н или бабочки. В нем различают передние, задние и боковые рога. *Задние рога* выполняют преимущественно сенсорные (чувствительные) функции и содержат нейроны, которые передают чувствительные импульсы в вышележащие отделы ЦНС или к двигательным нейронам, которые находятся в боковых и передних рогах, образуя т.н. *рефлекторные дуги*. В *передних рогах* находятся двигательные нейроны, иннервирующие скелетные мышцы. С 1 грудного до 3 поясничного сегмента в *боковых рогах* находятся нейроны вегетативной (автономной НС), которые обеспечивают иннервацию желез, мышц, поднимающих волосы, гладких мышц сосудов и внутренних органов. Серое вещество спинного мозга окружено слоем белого вещества, состоящего из восходящих и нисходящих миелинизированных волокон. Восходящие волокна передают сенсорное возбуждение к подкорковым и корковым центрам. Различные нисходящие пути передают возбуждение к двигательным клеткам передних рогов. Помимо этого существуют системы коротких волокон (*fasciculi proprii*), которые могут идти в восходящем и нисходящем направлении. Эти волокна связывают между собой разные сегментарные уровни спинного мозга. Спинной мозг выполняет две основные функции: **рефлекторную и проводниковую**.

Расширенная верхняя часть спинного мозга образует **продолговатый мозг и варолиев мост**, где находятся центры регуляции дыхания и кровообращения. Продолговатый мозг и варолиев мост носят название **заднего мозга** и вместе с другой вышележащей структурой - **средним мозгом** образуют

ствол мозга. В стволе мозга находится важное функциональное образование - **ретикулярная формация**.

Над продолговатым мозгом расположен **мозжечок**, который состоит из двух полушарий и у высших позвоночных покрыт извилинами. Мозжечок интегрирует информацию, поступающую от зрительной, слуховой и тактильной систем, а также от проприорецепторов (рецепторов положения тела и мышц). Он сопоставляет все эти сигналы и координирует моторную деятельность, ответственную за поддержание позы, ориентацию тела в пространстве и точные движения.

Далее находится **промежуточный мозг**. Главными образованиями промежуточного мозга являются таламус (зрительный бугор), который является коллектором всех видов чувствительности и гипоталамус (подбугорная область), высший центр регуляции вегетативных функций. Наконец, филогенетически более молодые образования, достигающие наибольшего развития у высших позвоночных - **большие полушария**.

2. Нейрон - структурно-функциональная единица ЦНС.

Глиальные клетки

Основным структурным элементом НС является **нейрон**. Специфическая форма деятельности нейронов состоит в восприятии раздражений, генерации нервных импульсов и проведении их к другим клеткам.

Структура и размеры нейронов сильно варьируют. Так, диаметр клеток зерен мозжечка 6-7 мк, а мотонейронов спинного мозга и двигательных нейронов КБП составляет 120-130 мк. В каждом нейроне различают *сому, или тело, и отростки*. От тела клетки может отходить всего один отросток - псевдоуниполярный нейрон или много отростков - мультиполярный нейрон. Отростки подразделяют на аксоны и дендриты. *Дендриты* - многочисленные ветвящиеся отростки, проводят импульс, как правило, к телу клетки. Поверхность дендритов, которые получают возбуждение от аксонов других клеток, значительно увеличивается за счет небольших выростов - *шипиков*. *Аксоны* проводят импульс от тела клетки. Особенностью аксона является то, что от тела клетки отходит только один аксон. Место отхождения аксона от тела клетки называется *аксонным холмиком*. На протяжении первых 50 - 100 мк аксон не имеет миелиновой оболочки. Этот безмякотный участок вместе с аксонным холмиком называют начальным сегментом аксона. Этот участок имеет возбудимость в 3 раза выше, чем остальные участки тела нейрона. В ЦНС скопления тел нейронов образуют серое вещество больших полушарий, в подкорковых ядрах, мозжечке, спинном мозге. Покрытые миелином отростки образуют белое вещество головного и спинного мозга - проводящие пути. Потенциал покоя нейрона порядка 70 мв, а потенциал действия (ПД) - 110 мв. Длительность ПД - 1 - 3 мсек. Для достижения критического уровня деполяризации в начальном сегменте аксона достаточно деполяризовать

мембрану на 10 мВ, чтобы возник ПД. В теле клетки для возникновения ПД необходима деполяризация мембраны на 20 - 35 мВ. Тела нервных клеток по отношению к отросткам выполняют питательную функцию. Отсечение отростка клетки от тела ведет к гибели отростка.

В функциональном отношении нейроны в ЦНС подразделяют на *рецепторные, эффекторные и вставочные*. Рецепторные нейроны - биполярные нервные клетки, воспринимающие возбуждение от рецепторов и проводящие его в ЦНС. К рецепторным нейронам относят нейроны ЦНС, которые получают импульсы не непосредственно от рецепторов, а от ниже расположенных нейронов. Рецепторные нейроны называют сенсорными или чувствительными. Эффекторные нейроны посылают импульсы к периферическим органам и тканям. Те нейроны, которые иннервируют мышцы, называются мотонейронами. Многие эффекторные нейроны посылают возбуждение не непосредственно, а через ниже лежащие нейроны, например нейроны коры. Вставочные нейроны (контактные, промежуточные), самые многочисленные в ЦНС, выполняют многочисленные функции: осуществляют передачу между нейронами, распределяют сигналы по нейронным сетям, осуществляют торможение (тормозные), регулируют активность (пейсмеккерные), осуществляют принятие решения (командные).

Важная роль в поддержании нормальных условий функционирования нервных клеток принадлежит глии. **Глия - структура НС**, образованная специализированными клетками различной формы, которые заполняют пространства между нейронами и составляют около 10% объема мозга. Глиальных клеток на порядок больше, чем нервных (140 млрд), а их размеры меньше нейронов в 3-4 раза. Различают следующие виды глиальных клеток: *астроглия, олигодендроглия и микроглия*. Астроглия представлена многоотростчатыми клетками размером от 7 до 25 мк. Астроглия служит опорой нейронов, обеспечивает регенеративные процессы нервных стволов, участвует в метаболизме нейронов. Олигодендроглия - клетки с одним отростком. Они обеспечивают миелинизацию аксонов, метаболизм нейронов. Микроглия - самые мелкие клетки, находятся в сером и белом веществе мозга, способны к фагоцитозу. Таким образом, глиальные клетки выполняют механическую (опорную) функцию, обеспечивают электрическую изоляцию нейронов (миелин), участвуют в обменных процессах нервной ткани. Они электрически возбудимы, но не генерируют ПД (МП - 70-90 мВ). Мембраны глиальных клеток высокопроницаемы для ионов К, и мембраны соседних клеток часто плотно смыкаются, что обеспечивает переход ионов К от одной клетки к другой. Благодаря этому глиальные клетки снижают увеличение внеклеточной концентрации ионов К при возбуждении нервных клеток. Если бы этого не было, нейроны бы сильно деполяризовались из-за повышения К во внеклеточной среде, а это нарушало бы такие функции, как генерация ПД и выделение медиатора в нервных окончаниях. Еще одна особенность глиальных клеток - способность к изменению своего размера. Частота ритмических изменений размеров клеток - от 2 до 20 в час. Физиологическая роль пульса-

ций клеток глии состоит в том, что они способствуют проталкиванию аксоплазмы в нейроне и влияют на ток жидкости во внеклеточном пространстве.

Несмотря на огромное количество нейронов в НС, они взаимодействуют между собой лишь на основе двух типов электрических сигналов - *градуальных* и *импульсных* потенциалов. *Градуальные* - это такие потенциалы, амплитуда которых зависит от силы стимула. Примером служат рецепторные потенциалы, которые распространяются с затуханием. Другой вид градуальных потенциалов - потенциалы постсинаптической мембраны, величина которых зависит от количества выделенного медиатора. Для того чтобы была возможна передача возбуждения между отдаленными участками НС, градуальные потенциалы должны превратиться в незатухающие ПД. Таким образом, в нейронных цепях градуальные местные аналоговые мембранные потенциалы обычно чередуются с импульсными и передаваемыми на большие расстояния потенциалами действия.

3. Синапсы в ЦНС

Синапсы в ЦНС, так же как и периферические синапсы, состоят из *пресинаптической мембраны, синоптической щели и постсинаптической мембраны*. Существуют две разновидности синапсов: электрические и химические.

Электрические синапсы. В электрических синапсах пре- и постсинаптические мембраны плотно примыкают друг к другу. При этом образуется плотный контакт, через который электрический ток может прямо проходить от одной клетки к другой. Благодаря таким соединениям местные токи, возникающие в нейроне при генерации ПД, могут распространяться в другой и деполяризовать его. Фактор надежности, т.е. отношение амплитуды ПД к порогу деполяризации, составляет около 5. В связи с этим для того, чтобы электротоническая деполяризация пресинаптической клетки могла достичь порога и вызвать ПД, сигнал при передаче от одной клетки к другой не должен уменьшаться более чем в 5 раз. (Поэтому трудно ожидать, что одиночный ПД в тонком аксоне может вызвать в электрическом синапсе достаточно мощный для возникновения ПД местный ток в сравнительно крупной клетке, например мышечном волокне, площадь мембраны такой клетки огромна по сравнению с площадью синапса, а следовательно, ее входное сопротивление значительно ниже.) Вероятно, это одна из причин того, что в процессе эволюции электрические синапсы не получили столь широкого распространения, как химические. Электрические синапсы обнаружены в ЦНС, гладких мышцах, сердечной мышце, рецепторных клетках и аксонах. При такой передаче ток непосредственно течет из пресинаптической клетки в постсинаптическую, что обеспечивает меньшую задержку проведения в электрическом синапсе по сравнению с химическим. Следовательно, электрическое проведение более эффективно в тех случаях, когда необходимо синхронизировать электрическую активность или быстро охватить возбуждением несколько

клеток (например, гигантские нервные волокна земляного червя и миокард позвоночных).

Химические синапсы.

Химические синапсы - это специализированные контакты между отростками нейронов и любыми другими возбудимыми образованиями (нейронами, мышечными или секреторными клетками), обеспечивающие передачу возбуждения с помощью молекул химических веществ. В ЦНС синапсы образуются между отростками различных нейронов, а также между отростками и телами клеток. Различают по локализации: аксоаксональные, аксодендритические, аксосоматические, дендросоматические и дендродендритические синапсы. По функциональной роли синапсы могут быть *возбуждающими* и *тормозящими*. Синапс в ЦНС состоит из трех структур: пресинаптической мембраны, синаптической щели и постсинаптической мембраны. Синаптическая щель уже, чем в нервно-мышечных синапсах, и составляет 10 - 50 нм. Механизм передачи возбуждения в синапсах ЦНС состоит в том, что ПД, приходящий по нервному волокну, вызывает деполяризацию пресинаптической мембраны, что ведет к увеличению ее проницаемости для ионов Ca^{++} . Ca^{++} проникает через пресинаптическую мембрану внутрь волокна, взаимодействует с белком, что в итоге ведет к выделению медиатора в синаптическую щель путем экзоцитоза. Медиатор диффундирует к постсинаптической мембране (ПСМ), взаимодействует с белком-рецептором, что ведет к временному открытию Na^+ каналов, возникновению ионных токов и деполяризации ПСМ. На ПСМ возникает локальный потенциал - возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП). При достижении критического уровня деполяризации постсинаптической мембраной ВПСП генерирует потенциал действия.

Одна из сложных задач состоит в точной химической идентификации медиаторов, действующих в различных синапсах. Наиболее известным является ацетилхолин. Это вещество выделяется из окончаний двигательных аксонов и преганглионарных вегетативных нейронов позвоночных, постганглионарных нейронов парасимпатических нейронов ВНС. Фармакологически было показано, что АХ синапсы не однородны: одни помимо АХ активируются никотином, другие мускарином (алкалоид грибов, в частности мухомора). Поэтому АХ синапсы делят на две группы: СГН-холинергические и М-холинергические. Н-ХР блокируются кураре или бензогексонием. М-ХР блокируются атропином. Функционально, в отличие от Н-ХР, в М-ХР синапсах может иметь место не только возбуждение, но и торможение. Так, судя по конечному эффекту, М-ХР синапсы являются возбуждающими для гладких мышц бронхов и ЖКТ и тормозящими для сердечной мышцы.

Другая группа медиаторов - биогенные амины. Это норадреналин, дофамин и серотонин. Это весьма сходные вещества, оказывающие возбуждающее действие. По своей структуре эти моноамины сходны с такими мощ-

нейшими психотропными препаратами, как мескалин и ЛСД (диэтиловый эфир лизергиновой кислоты). В зависимости от медиатора выделяют: адренергические, дофаминергические, серотонинергические синапсы. Адренергические синапсы расположены в головном мозге и ВНС (постганглионары симпатического отдела).

В ряде возбуждающих синапсов ЦНС функцию медиаторов могут выполнять аминокислоты: глутаминовая, аспарагиновая, глицин. Все перечисленные медиаторы - низкомолекулярные соединения. В последнее время было выяснено, что роль медиаторов выполняют нейропептиды. К настоящему времени описано более 30 таких веществ. Они образуются в различных тканях: эндокринных клетках кишечника, нейронах ВНС, клетках гипоталамуса, железах внутренней секреции ЖКТ. Интерес вызывают две группы нейропептидов - эн-дорфины и энкефалины. Эти вещества обладают обезболивающим действием, а также морфиноподобными свойствами: вызывают ощущение удовольствия и эйфорию. Так, содержание этих веществ увеличивается в головном мозге, когда человек ест, слушает музыку или занимается деятельностью, приносящей ему удовольствие. До недавнего времени мы не знали, почему некоторые алкалоиды типа опиума, морфина, героина оказывают мощное воздействие на ЦНС. Оказалось, что на мембранах некоторых нейронов находятся рецепторы, которые в естественных условиях связываются с пептидами: энкефалинами и эндорфинами. Но к ним могут присоединяться и вещества чужеродные для организма, но сходные по химическому строению. Именно с этим связано чувство удовольствия, возникающее при употреблении человеком наркотиков типа опиума, морфина, героина. Подобная неестественная мощная стимуляция рецепторов вызывает чрезвычайно приятное субъективное ощущение, сходное с оргазмом, однако более длительное. При повторном применении опиатов возникают компенсаторные изменения в метаболизме нервных клеток и после отмены наркотиков состояние ЦНС становится таким, что больной испытывает чрезвычайный дискомфорт. Такая метаболическая зависимость называется пристрастием.

Химические синапсы обладают следующими свойствами:

1. Односторонняя проводимость - одно из важнейших свойств. Асимметрия - морфологическая и функциональная является предпосылкой существования односторонней проводимости.

2. Наличие синаптической задержки. Химические процессы инертны и задержка проведения возбуждения в синапсах ЦНС достигает 0.2 - 0.5 мсек. Это короткий промежуток времени, но когда речь идет о рефлекторных дугах (нейронных сетях), состоящих из множества нейронов, задержка может достигать 300 - 500 мсек.

3. Благодаря синаптическому механизму возбуждение (ПД) может оказывать как возбуждающий, так и тормозящий эффект.

4. В синапсах существует явление отрицательной обратной связи - антридромный эффект. Он состоит в том, что выделяемый в синаптическую щель

медиатор может воздействовать на выделение следующей порции медиатора из пресинаптической мембраны, путем воздействия на ее специфические рецепторы.

5. Эффективность синапса зависит от частоты следования возбуждения через синапс. Учащение импульсации до определенного предела приводит к возрастанию ВПСП. В основе лежит накопление ионов кальция в пресинаптической мембране, следствием чего будет увеличение медиатора и в результате - амплитуды ВПСП. Это явление "облегчения или потенциации". Дальнейшее увеличение частоты стимуляции приводит к уменьшению ВПСП за счет стойкой деполяризации ПСМ, т.к. медиатор не успевает разрушаться. Это явление "депрессии". В основе утомления - снижения работоспособности синапса лежат: истощение запасов медиатора, затруднение выделения медиатора, десенситизация - снижение чувствительности.

Несмотря на то что у нейронов множество разветвлений отростков, во всех окончаниях нейрона вырабатывается один и тот же медиатор (правило Дейла).

Механизмы торможения в ЦНС.

В ЦНС существует два вида торможения: *постсинаптическое* и *пресинаптическое торможение*.

Постсинаптическое торможение. Если процессы, происходящие в синапсе, увеличивают вероятность возникновения ПД в постсинаптической клетке, то такие синапсы называют возбуждающими. Напротив, если вероятность снижается, то говорят о торможении. Любой постсинаптический ток, потенциал реверсии которого более положителен, чем пороговый потенциал, является возбуждающим, а потенциал, величина которого более отрицательна, чем пороговая величина, является тормозным. Возбуждающие токи текут через каналы, проницаемые для Na или Ca^{++} , часто и для K^+ . Тормозные синаптические токи идут через K^+ и Cl^- каналы. Если потенциал реверсии для тормозных каналов больше, чем потенциал покоя, то под действием тормозного медиатора будет происходить гиперполяризация потенциала мембраны клетки. Отметим, что равновесные потенциалы ионов K^+ и Cl^- близки к потенциалу покоя. В тех случаях, когда потенциал реверсии для медиаторного тока равен потенциалу покоя, что часто наблюдается при активации тормозных каналов (K^+ , Cl^-) тормозным медиатором, синаптический ток не возникает и мембранный потенциал не изменяется. Однако медиатор в таких случаях все же оказывают тормозное действие, поскольку активация тормозных каналов будет противодействовать эффекту открытия возбуждающих каналов.

Таким образом, основной эффект активации тормозных постсинаптических каналов заключается в том, что возбуждающие токи как бы "закорачиваются" из-за того, что положительные заряды, входящие в клетку по возбуждающим каналам, будут выходить из нее по тормозным каналам, а не накапливаться в ней и не деполяризовать мембрану до порогового уровня.

Медиаторы, выполняющие преимущественно тормозную функцию, - аминокислоты. К ним относятся γ -аминомасляная кислота (ГАМК), которая служит медиатором тормозных двигательных синапсов для мышц ракообразных и играет важную роль в качестве тормозного медиатора в ЦНС позвоночных. К возможным аминокислотам-медиаторам относят глицин и аспарагино-вую кислоту. Считают, что никакой медиатор сам по себе не может быть исключительно возбуждающим или тормозящим. Так, АХ в нервномышечных синапсах выполняет функцию возбуждающего медиатора - приводит к открытию Na^+ и K^+ проводимости. В парасимпатических окончаниях сердца и внутренних органов он активирует K^+ и Cl^- каналы и играет роль тормозного медиатора. Именно ионная проницаемость постсинаптических каналов, активируемых медиатором, определяет, какой ток будет возникать на выделение этого медиатора из пресинаптических окончаний. Еще одна особенность состоит в том, что потенциал реверсии постсинаптического потенциала зависит от относительных ионных проницаемостей каналов, т.е. от электрохимических градиентов концентраций для диффундирующих ионов. Значит, эффект действия медиатора будет зависеть от соответствующих ионных градиентов по обе стороны постсинаптической мембраны.

Пресинаптическое торможение. В основе еще одной разновидности торможения лежит выделение медиатора из окончаний, расположенных на пресинаптическом окончании возбуждающего нейрона (аксоаксональные синапсы). В этом случае Пресинаптическое возбуждающее окончание служит постсинаптической структурой для тормозного окончания. При таком пресинаптическом торможении не подавляется действие возбуждающего медиатора на постсинаптическом уровне, а снижается количество его выделения из пресинаптической мембраны. Механизмы пресинаптического торможения могут быть различны. В ряде случаев при пресинаптическом торможении медиатор повышает проницаемость мембраны возбуждающего пресинаптического окончания для ионов K^+ и Cl^- . В результате снижается величина ПД поступающего в Пресинаптическое окончание и, следовательно, количество выделяемого медиатора. По другим данным, тормозный медиатор блокирует или инактивирует пресинаптические Ca^{++} каналы и они становятся менее чувствительны к деполяризации. Уменьшение количества выделяемых ионов Ca^{4+} тоже ведет к снижению выделяемого возбуждающего медиатора. Еще одна точка зрения состоит в том, что под действием медиатора (ГАМК) происходит стойкая деполяризация пресинаптической мембраны. Это приводит к блокированию проведения возбуждения по терминали аксона.

Таким образом, независимо от конкретных механизмов, Пресинаптическое торможение обусловлено снижением выделения медиатора в пресинаптическом окончании возбуждающего синапса и уменьшением постсинаптических токов в постсинаптической мембране.

4. Рефлекс - основная форма деятельности ЦНС, учение о рефлексе

Основным и специфическим проявлением деятельности ЦНС является осуществление рефлекторных актов, или рефлексов. **Рефлекс - это закономерная реакция организма на изменение внешней или внутренней среды, осуществляемая посредством ЦНС в ответ на раздражение рецепторов.** Рефлексы проявляются в усилении или ослаблении какой-либо деятельности организма: сокращение или расслабление мышц, усиление или ослабление выработки секрета, гормона, сужение или расширение сосудов.

Идею о том, что живой организм осуществляет отражение (*reflexio*), высказал французский философ Рене Декарт (XVII в.). Термин рефлекс был введен в обиход чешским исследователем Иржи Прохаской в конце XVIII в. Значение рефлекторной деятельности ЦНС было раскрыто классическими трудами И.М. Сеченова, Ч. Шеррингтона, И.П. Павлова. Сеченов в 1862 г. писал в работе "Рефлексы головного мозга": "...все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы". Основные положения рефлекторной теории, сформулированной в прошлом веке, не утратили своей значимости до настоящего времени, и составляют следующие принципы:

- 1. Принцип детерминизма.**
- 2. Принцип приуроченности динамики к структуре.**
- 3. Принцип анализа и синтеза.**

Классификация рефлексов. Существует несколько оснований для классификации рефлексов. *По биологической значимости:* пищевые, оборонительные, половые, ориентировочные, локомоторные (передвижение в пространстве), позно-тонические. *По типу рецепторов:* экстероцептивные, интеро(висцеро-)цептивные, проприоцептивные. *По локализации центра рефлекса в ЦНС:* спинальные, бульбарные, мезенцефальные, диэнцефальные, кортикальные (вообще, в любом случае участвуют разные уровни). *По характеру ответной реакции:* моторные, или двигательные, секреторные, сосудистые. *По специфике формирования:* безусловные - врожденные, постоянные реакции, свойственные целому виду; условные - индивидуальные, приобретенные на основе жизненного опыта. Приведенная классификация условна, но она оказывается полезной при экспериментальном исследовании рефлекторной деятельности.

Рефлекторная дуга. Структурную основу рефлекса составляют цепи рецепторных, вставочных и эффекторных нейронов. Путь, по которому проходят импульсы от рецепторов к исполнительному органу при осуществлении рефлекторной деятельности, называют рефлекторной дугой. В ее состав входят:

- 1 - рецепторы, воспринимающие раздражение;
- 2 - афферентные (центростремительные) нервные волокна, т.е. отростки рецепторных нейронов, передающие возбуждение в ЦНС;

3 - вставочные нейроны и синапсы, передающие возбуждение на эффекторные (моторные) нейроны;

4 - эфферентные (центробежные) волокна, проводящие возбуждение к рабочим органам;

5 - исполнительный (рабочий) орган.

Простейшая рефлекторная дуга может состоять всего из двух нейронов: рецепторного и эффекторного, между которыми имеется всего один синапс. Это моносинаптическая, или двухнейронная, рефлекторная дуга (сухожильный, коленный рефлекс). Рефлекторные дуги с большим количеством нейронов - полисинаптические. Область или зона тела, раздражение которой вызывает данный рефлекс, называется рефлексогенной зоной или рецептивным полем рефлекса.

5. Функциональные особенности организации ЦНС

Нервные центры. Учение о рефлекторной деятельности НС привело к развитию учения о нервных центрах. Нервным центром называют совокупность нейронов, необходимых для осуществления определенного рефлекса или регуляции той или иной функции. Локализацию нервных центров определяют на основании опытов с раздражением, узко ограниченным разрушением, удалением или перерезкой спинного или головного мозга. Если при раздражении какого-либо участка ЦНС возникает та или иная физиологическая реакция, а при его удалении или разрушении исчезает, то считают, что в данном участке находится нервный центр, регулирующий определенную функцию или участвующий в определенном рефлексе. Например, раздражение передней центральной извилины коры мозга у собаки вызывает сгибание лапы, считают, что здесь - центр сгибания. Удаление затылочной доли - потеря зрения. В продолговатом мозге - центры дыхания и сосудодвигательный. Методика перерезки спинного мозга на разных уровнях позволила выявить локализацию НЦ ряда простых спинномозговых рефлексов: коленный - 2 - 4 поясничные сегменты, подошвенный 1 - 2 крестцовые. Подобное понимание НЦ как узко ограниченного участка НС приемлемо, но несколько условно. В каждом отдельном рефлекторном акте целостного организма принимают участие не только отдельные группы нейронов, расположенные в определенных участках ЦНС, но и многие другие, рассеянные по разным отделам ЦНС. Анализ целостной деятельности привел к более широкому пониманию НЦ. С физиологической точки зрения НЦ, регулирующий ту или иную функцию, - это сложное сочетание, "ансамбль" нейронов, согласованно, координированно участвующих в регуляции функций и рефлекторной реакции. При этом роль разных нейронов в НЦ неодинакова: участие одних необходимо, другие могут быть заменены. Таким образом, представление о НЦ как о строго локализованных, ограниченных участках ЦНС требует учета того, что такие центры являются лишь имеющими особое значение частями НЦ, понимаемого в более широком смысле.

Процессы обработки сигналов НС носят название **интеграции нервной деятельности**. Интегрировать - значит объединять в единое целое. На уровне одиночных нервных клеток интеграция сводится к тому, что эти клетки отвечают на раздражения, поступающие по различным синаптическим входам тем, что либо генерируют ПД, либо нет. Иными словами, в каждом нейроне интегрируются возбуждающие и тормозные постсинаптические потенциалы. Многое из того, что мы знаем о нервной интеграции, было получено в опытах на а-мотонейронах спинного мозга, которые иннервируют скелетные мышцы. Эти исследования были выполнены известным английским физиологом Чарльзом Шеррингтоном. На дендритах и телах мотонейронов оканчиваются тысячи тормозных и возбуждающих синаптических терминалей. От того, какая будет частота импульсации мотонейрона, зависит сила сокращения мышцы. В свою очередь, вся интегративная деятельность мотонейрона сводится к возбуждению (генерации ПД) или торможению, т.е. подавлению этой генерации. Эффект будет обусловлен суммарным взаимодействием количества активированных возбуждающих и тормозных синапсов. Таким образом, интегративная деятельность НС будет определяться особенностями синаптического проведения нервных импульсов и структурой нервных цепей, образующих центры. С этих позиций можно говорить об особенностях функционирования или о свойствах нервных центров.

Нервные центры обладают следующими свойствами:

1. *Одностороннее проведение возбуждения.* В нервном волокне импульсы могут проводиться, в обоих направлениях. В ЦНС возбуждение распространяется только в одном направлении: от рецепторного нейрона через промежуточные к эффекторному. Это явление получило название закона одностороннего проведения возбуждения в нервных центрах. Оно определяет направленность распространения возбуждения, характерную для рефлекторной дуги.

2. *Замедленное проведение возбуждения.* В НЦ проведение возбуждения происходит медленнее, чем в нервных волокнах. Этим объясняется относительная длительность времени рефлекса, т.е. время от начала раздражения рецептора до появления ответной реакции. Это время называют также латентным периодом (ЛП) рефлекса. Сюда включают процессы: возбуждение рецептора (А), проведение возбуждения по афферентным волокнам (Б), передача в центральных нейронах (В), проведение по эфферентным волокнам (Г), передача с афферентных волокон на рабочий орган (Д). Следовательно, $ЛП = А + Б + В + Г + Д$. Время, в течение которого происходит внутрицентрального проведения, называется истинным или центральным временем рефлекса: $В = ЛП - (А + Б + Г + Д)$. У человека наименьшую продолжительность имеют сухожильные рефлексы 0.02 - 0.025 сек., центральное время 0.003 сек. Рефлекс моргания несколько длиннее: 0.05 - 0.2 сек. Наиболее длительны ЛП вегетативных рефлексов, так, покраснение кожи вследствие расширения кожных капилляров длится около 20 сек. ЛП зависит от силы раздражения и от состояния ЦНС. Замедление проведения возбуждения в ЦНС связано и с осо-

бенностями синаптической передачи (синаптическая задержка составляет 2-3 мсек). По центральному времени рефлекса можно косвенно судить о сложности рефлекторной дуги (монополисинаптические или полисинаптические дуги).

3. *Зависимость рефлекторного ответа от силы и длительности раздражения.* Увеличение силы раздражения ведет к увеличению рецепторного потенциала, а следовательно, к увеличению возбужденных нервных волокон, т.к. они обладают разной возбудимостью, и увеличению частоты импульсации в волокнах. Это обуславливает увеличение количества нейронов, вовлекаемых в реакцию, и усиление силы ответа. Увеличение продолжительности раздражения способствует вовлечению в реакцию новых нервных элементов.

4. *Суммация возбуждений.* Суммация раздражений является характерным свойством НЦ, описанным И.М. Сеченовым в 1863 г. Она проявляется в том, что при сочетании двух или нескольких подпороговых раздражений периферических рецепторов или нервов возникает рефлекторная реакция, тогда как каждое из этих раздражений в отдельности недостаточно для вызова рефлекторной реакции. Различают два вида суммации: последовательную (временную) и пространственную.

Последовательной суммацией называют взаимодействие возбуждений, приходящих в НЦ с коротким интервалом друг за другом по одним и тем же афферентным путям. Последовательную суммацию можно наблюдать в эксперименте, прикладывая серию стимулов к одному и тому же афферентному нерву. Если подобрать силу раздражения так, что каждый одиночный стимул не вызывает реакции, то в применении серии раздражителей можно наблюдать ответную реакцию. Механизм последовательной суммации объясняется свойствами синапса. Если ВПСП быстро следуют друг за другом, то они суммируются благодаря своему относительно медленному течению (~15 мсек), достигая в итоге порогового уровня. Такое повышение возбудимости нейрона в ходе последовательных ВПСП называется временным облегчением. Временное облегчение играет важную физиологическую роль, потому что многие нейронные процессы (например разряды рецепторов) имеют ритмический характер и, таким образом, могут суммироваться, приводя в итоге к возбуждению центральных нейронов.

Пространственная суммация возбуждений обнаруживается в том случае, когда два или несколько раздражений действуют одновременно на разные рецепторы, относящиеся к одному и тому же рецептивному полю. Пространственная суммация происходит также в том случае, если подпороговые стимулы наносятся с интервалом не более 15 мсек на два афферентных нерва одного и того же рецептивного поля рефлекса. Механизм пространственной суммации с позиций синаптической передачи состоит в том, что происходит суммация многих подпороговых ВПСП по площади, что тоже приводит к генерации ПД. В общем смысле пространственное и временное облегчение возникает в том случае, когда количество приходящих импульсов больше, чем сумма эффектов отдельных входов.

5. *Окклюзия*. Однако может случиться так, что при раздельной стимуляции каждого из входов нервного центра возникает надпороговое возбуждение почти во всех нейронах. В таком случае одновременная стимуляция обоих входов вызовет надпороговое возбуждение в меньшем числе нейронов, чем при раздельной активации входов, так что общее число возбужденных нейронов не достигнет алгебраической суммы той величины нейронов, которая будет наблюдаться при раздельной активации. Такое явление называется окклюзией.

Таким образом, если эффект нескольких стимулов, поступающих одновременно или в быстрой последовательности, будет больше, чем сумма эффектов отдельных стимулов, то это явление носит название облегчения. Если ответ на сочетание стимулов меньше, чем сумма ответов на отдельные стимулы, то применяют термин окклюзия.

6. *Трансформация ритма возбуждений*. НЦ способны изменять, т.е. трансформировать, входящий к ним ритм импульсов. Поэтому частота импульсов от НЦ к рабочему органу относительно независима от частоты раздражения. Так, в ответ на одиночное раздражение афферентного волокна НЦ посылают залп импульсов по эфферентным волокнам к рабочему органу. Причины трансформации различны: длительный ВПСП, наличие длительных отрицательных следовых потенциалов. Может быть обратное явление, когда на серию импульсов в НЦ генерируется только один импульс. Такой эффект может быть объяснен с позиций суммации.

7. *Последствие*. Рефлекс может продолжаться много дольше, чем сам стимул, его вызвавший. Это явление получило название рефлекторного последствия. Продолжительность рефлекса обычно тем дольше, чем больше сила раздражения и чем дольше было действие на рецепторы. Можно предложить два основных механизма объяснения этого явления: длительная деполяризация мембраны нейрона после ритмической стимуляции и эффект циркуляции возбуждения в НЦ за счет кольцевых структур.

8. *Утомление НЦ*. В отличие от нервных волокон, НЦ быстро утомляются. Утомление НЦ проявляется в постепенном снижении и в итоге в полном прекращении рефлекторного ответа при длительной стимуляции афферентных волокон. Доказательством того, что утомление происходит именно в НЦ, служит, например, прямое раздражение мышцы или даже эфферентного волокна. Утомление в НЦ связано с нарушением передачи в межнейронных синапсах за счет уменьшения медиатора, снижения чувствительности постсинаптической мембраны, уменьшения энергетических ресурсов клетки. Н.Е. Введенским было введено понятие лабильности структуры. *Лабильность* - способность структуры воспроизводить максимальный ритм раздражения. Лабильность нерва до 1000 имп/с, мышцы - 500 имп/с, синапса - 200 имп/сек.

9. *Тонус нервных центров*. В состоянии покоя, т.е. при отсутствии поступления афферентных возбуждений, НЦ посылают импульсы на периферию. Различие состоит в том, что при осуществлении рефлекторных реакций

эта им-пульсация много сильнее (50 - 100 имп/сек). Такие редкие импульсы обеспечивают тонус скелетных мышц, тонус гладкой мускулатуры внутренних органов, сосудистый тонус. Такое постоянное возбуждение НЦ носит название тонуса НЦ. Его природа в основном рефлекторная: возбуждение от периферических рецепторов (необязательно связанных с данным НЦ), гуморальные факторы - гормоны, углекислый газ.

10. *Зависимость функций НЦ от снабжения кислородом.* 100 г ткани головного мозга собаки потребляет кислорода в 22 раза больше, чем 100 г мышечной ткани, и в 10 раз больше, чем 100 г ткани печени. Мозг человека потребляет 40 - 50 мл кислорода в минуту, что составляет 1/6 - 1/8 всей потребности организма. Нервные клетки очень чувствительны к недостатку кислорода. Даже кратковременное падение давления в сосудах мозга ведет к потере сознания. Клетки коры гибнут через 5-6 мин., ствола мозга - через 15-20 мин., спинного мозга - через 20-30 мин.

11. *Пластичность нервных центров.* Пластичность нервных структур, т.е. их способность изменять свою функцию под влиянием накопленного опыта - одно из самых удивительных свойств НС. В нашей жизни подобная пластичность проявляется в способности к научению, выработке рефлексов, двигательных навыков, привычек. Она служит основой интеллекта человека и способности высших животных формировать приспособительные реакции на раздражители, выходящие за рамки жестких генетически predetermined программ, которые закладываются в мозг в ходе его развития. Пластичность поведения наблюдается и у низших животных, например моллюсков. Считают, что пластичность НС обусловлена особенностями изменения эффективности синаптической передачи. Изменения могут быть в пре- и постсинаптической мембране. О постсинаптической пластичности известно мало. В пресинаптической пластичности выделяют два механизма. В одном случае изменения возникают в связи с собственной активностью пресинаптического окончания - это гомосинаптическая модуляция. В другом случае свойства пресинаптического окончания изменяются под действием модулятора, высвобождаемого другим тесно прилегающим к синапсу окончанием - это гетеросинаптическая модуляция.

В гомосинаптической модуляции выделяют два эффекта: облегчение и посттетаническую потенциацию. Эффект облегчения заключается в том, что если второй стимул следует за первым через определенный промежуток времени, то амплитуда ответа на второй стимул оказывается больше. В основе механизма лежит то, что ионы, вошедшие в пресинаптическое окончание по приходе первого импульса, остаются в нем и суммируются с Ca^{++} , который поступает при втором импульсе. В результате концентрация Ca^{++} в пресинаптической мембране увеличивается, высвобождается больше медиатора и повышается ПСП. В постсинаптической мембране мышечного волокна это явление длится 100 - 200 мсек. Эффект посттетанической потенциации состоит в том, что при тетаническом (высокочастотном) раздражении двигательного аксона мышцы лягушки проведение через синапс

сначала будет подавлено, но затем амплитуда ответов на тестирующие стимулы начинает возрастать против исходного уровня и продолжает оставаться повышенной несколько минут. Такой эффект потенциации объясняется следующим образом. При высокочастотном раздражении при нормальном содержании Ca^{++} во внеклеточной среде кванты медиатора выделяются быстрее, чем вырабатываются. Это вызывает уменьшение количества выделяемого медиатора на тестирующие стимулы и депрессию ответов. Далее происходит восстановление количества медиатора и, что наиболее важно, - во время тетанического возбуждения происходит накопление Ca^{++} в пресинаптической мембране и связывание его с белками. Далее Ca^{++} постепенно выводится за счет активного транспорта. Считают, что посттетаническая потенция и ее медленный спад обусловлены именно таким повышением и последующим снижением внутриклеточной концентрации Ca^{++} .

Гетеросинаптическая модуляция. В некоторых синапсах на выделение медиатора из пресинаптических окончаний под действием ПД влияют естественные вещества, которые синтезируются в организме (нейромедиаторы и ней-рогормоны). К таким модуляторам относятся: серотонин (у моллюсков и позвоночных), октопамин (у насекомых), норадреналин и ГАМК (у позвоночных). Для нервных клеток позвоночных роль модуляторов могут выполнять некоторые опиаты (эторфин) и эндогенный опиоид энкефалин. Эти вещества попадают в кровоток или высвобождаются нервными окончаниями вблизи синапса и могут модулировать выделение медиатора из пресинаптических окончаний. Это гетеросинаптическое действие, поскольку проведение через синапс изменяется под действием добавочного (третьего) нейрона. Количество выделяемого медиатора может уменьшаться (пресинаптическое торможение) или увеличиваться (гетеросинаптическое облегчение - ГСО). Модуляторы влияют на количество Ca^{++} , входящее в нервное волокно в ответ на ПД. Причем это влияние опосредованное. Модуляторы изменяют (увеличивают или снижают) ток, текущий через пресинаптические каналы, которые активируются потенциалом действия.

Принципы координационной деятельности ЦНС

Координация - это объединение действия в единое целое, объединение нейронов в единый функциональный ансамбль, решающий конкретную задачу. Координация способствует реализации функций ЦНС. Выделяют следующие принципы координации в ЦНС.

1. Дивергенция и конвергенция.

Дивергенция. Афферентные волокна периферических рецепторов входят в спинной мозг через задние корешки и ветвятся на множество коллатералей. Благодаря этому афферентная импульсация поступает одновременно к разным участкам ЦНС. Такие особенности строения НС обнаруживаются во многих ее отделах, поэтому можно говорить о принципе дивергенции в нейронных сетях.

Конвергенция. С другой стороны, импульсы приходящие в ЦНС по различным афферентным путям, могут сходиться - конвергировать на одних и тех же вставочных нейронах. Количество входов (т.е. синапсов) для большинства центральных нейронов составляет от десятков до нескольких тысяч. Так что можно говорить о принципе конвергенции в нейронных сетях. Оба эти факта были установлены Ч. Шеррингтоном. В спинном и продолговатом мозге конвергенция имеет сравнительно ограниченный характер: на вставочных и афферентных нейронах конвергируют импульсы, возникающие в различных участках рецептивного поля одного и того же рефлекса. В вышележащих отделах ЦНС (подкорковых ядрах, коре БП) наблюдается конвергенция импульсов с различных рефлексогенных зон. Поэтому один и тот же нейрон может возбуждаться при раздражении кожных, зрительных, слуховых рецепторов.

Роль конвергенции. Поскольку на одной клетке конвергирует множество возбуждений, то генерация ПД в каждый момент зависит от суммы и направления синаптических процессов. С этой точки зрения можно сказать, что нейрон интегрирует, т.е. обрабатывает входные сигналы.

2. Принцип общего конечного пути. Функции мотонейронов были изучены Ч.Шеррингтоном задолго до открытия синаптической передачи, при исследовании рефлекторной деятельности спинного мозга. Он показал, что рефлекторное сгибание лапы у собаки можно вызвать разными путями: раздражение кожных рецепторов, в ответ на растяжение мышц (проприорецепторы), услов-норефлекторно. Все это показывает, что один и тот же мотонейрон входит в состав многих рефлекторных дуг. Он ввел понятие общего конечного пути. Эф-фекторные нейроны образуют общий конечный путь для многих рефлексов и могут быть связаны с различными рецепторами. Связь осуществляется через промежуточные нейроны. Общее число рецепторных нейронов примерно в 5 раз больше эф-фекторных (исполнительных).

3. Принцип реципрокной иннервации. Ч. Шеррингтон в экспериментах на спинальных животных установил, что при осуществлении сгибательного рефлекса при одновременном сокращении мышц-сгибателей происходит расслабление разгибателей. Одновременно происходит перекрестный разгибатель-ный рефлекс, состоящий в расслаблении мышц-сгибателей и сокращении мышц-разгибателей на противоположной стороне тела. Это явление он объяснил тем, что при возбуждении центра сгибания происходит одновременное торможение центра разгибания. Одновременно возбуждается центр разгибания и тормозится центр сгибания на противоположной стороне тела. Таким образом, центры мышц-антагонистов - сгибателей и разгибателей находятся при выполнении многих двигательных актов в противоположном состоянии. Именно за счет этого возможно точное сгибание или разгибание. Анализ подобных явлений привел к представлению о реципрокной, или сопряженной, иннервации мышц-антагонистов. Согласно такому представлению, возбуждение центра одной группы мышц сопровож-

дается реципрокным (сопряженным) торможением центров антагонистических мышечных групп. Механизм реципрокного торможения связан с наличием вставочных тормозных нейронов. В ответ на афферентную стимуляцию происходит возбуждение мотонейронов-сгибателей и одновременно вставочных нейронов, которые соединены с нейронами-разгибателями. Вставочные нейроны выполняют тормозную функцию для нейронов-разгибателей. (Это пример прямого торможения, т.е. торможения через вставочный нейрон).

4. Иррадиация возбуждения. Импульсы, поступающие в ЦНС от рецепторов, вызывают возбуждение не только нейронов данного НЦ, но и других. Это явление получило название иррадиации. Возможность иррадиации в НС обусловлена многочисленными связями между нейронами. Физиологическая роль иррадиации возбуждения состоит в том, что любой рефлекторный акт осуществляется как целостная реакция ЦНС. Вместе с тем чрезмерное возбуждение нарушает нормальную деятельность ЦНС, и иррадиацию возбуждения ограничивают тормозные механизмы (прямое и непрямое - возвратное, пре- и постсинаптическое).

5. Принцип доминанты. Был сформулирован А.А. Ухтомским и является одним из основных принципов координации нервной деятельности. Согласно принципу доминанты, для деятельности НС как единого целого в естественных условиях существования, на каждый момент времени характерно наличие главенствующих (доминантных) очагов возбуждения, изменяющих и подчиняющих себе работу остальных нервных центров. Речь идет о том, что среди рефлекторных актов, которые могут быть выполнены в данный момент времени, имеются рефлексы, которые являются для организма наиболее важными. Поэтому эти рефлексы реализуются, а другие тормозятся. А.А. Ухтомский назвал центры, участвующие в реализации доминантных рефлексов, "доминантным очагом возбуждения". По Ухтомскому, доминантный очаг возбуждения обладает следующими свойствами: 1 - повышенной возбудимостью; 2 - стойкостью возбуждения, или инерционностью, обусловленной длительными следовыми процессами; 3 - способностью к суммированию возбуждений и сопряженному торможению других центров, функционально не совместимых с деятельностью доминантного очага. Экспериментально показана возможность повышения возбудимости НЦ под влиянием рефлекторных и гуморальных воздействий. В мозге обнаружены центральные рецепторы (в гипоталамусе), реагирующие на содержание в крови питательных веществ, минеральных солей, половых гормонов и др. факторов. Возбуждение этих рецепторов ведет к формированию мотиваций (пищевой, жажды, половой) и образованию доминантных состояний. Доминирующий очаг возникает не только под влиянием гуморальных влияний, но и под действием нервных сигналов. Экспериментально показано, что доминантный очаг в коре мозга можно создать искусственно, поляризуя анодом нейроны коры. Анодная поляризация, которая является аналогом достаточно долгого нервного возбуждения, формирует доминантное состояние НЦ, ко-

торое может существовать достаточно долго. Инерционность доминанты обусловлена длительными следовыми процессами, в основе которых лежат: 1 - суммация ВПСП; 2 - синаптическое облегчение; 3 - циклические связи нейронов в ЦНС. Доминантное состояние как системная реакция наряду с суммацией раздражений предполагает сопряженное торможение конкурирующих центров, которое связано с наличием тормозных нейронов.

6. Принцип обратной связи. Всякий двигательный акт, вызываемый тем или иным афферентным раздражением, сопровождается возбуждением рецепторов мышц, связок, сухожилий, от которых возбуждение идет в ЦНС. Если движение контролируется зрением, идет еще возбуждение от зрительного анализатора, при наличии звуков - и от слухового (музыканты). Такая активность, возникающая в организме в результате ответной деятельности органов и тканей, называется вторичной афферентацией. Вторичные афферентные импульсы непрерывно сигнализируют НЦ о состоянии двигательного аппарата. В ответ на это из ЦНС к рабочим органам поступают новые импульсы, изменяющие их деятельность в соответствии с новыми условиями. Таким образом, вторичная афферентация осуществляет функцию, известную в технике под названием обратной связи. Благодаря существованию обратной связи между НЦ и рабочими органами интенсивность возбуждения различных групп нейронов в НЦ и последовательность его уровня активации строго согласуются с рабочим эффектом, т.е. мышечным движением. Изучением роли обратной афферентации в механизмах координации мышечной деятельности занимались И.М. Сеченов, Ч. Шеррингтон, Н.А. Бернштейн, П.К. Анохин. Механизмы обратной связи действуют на различных уровнях. Примером служит механизм возвратного торможения, регулирующей уровень возбудимости α -мотонейронов спинного мозга. Клетки Реншоу ограничивают частоту мотонейронов, отвечающих за поддержание позы. Нарушение торможения за счет клеток Реншоу может быть причиной патологического повышения тонуса мышц (спастичности). Вторичная афферентация (обратная связь) имеет важное значение в регуляции вегетативных функций: кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения.

Глава II. Частная физиология центральной нервной системы

7. Спинной мозг

7.1 Строение спинного мозга

Спинной мозг является филогенетически наиболее древним образованием ЦНС. Спинной мозг выполняет две основные функции: *рефлекторную* и *проводниковую*. На поперечном срезе мозг состоит из серого и белого вещества. Серое вещество имеет форму бабочки и представляет собой скопле-

ние нервных клеток. В нем различают передние, задние и боковые рога. Задние рога выполняют преимущественно сенсорные (чувствительные) функции и содержат нейроны, которые передают чувствительные импульсы в вышележащие отделы ЦНС или к двигательным нейронам, которые находятся в боковых и передних рогах, образуя т.н. рефлекторные дуги. В передних рогах находятся двигательные нейроны, иннервирующие скелетные мышцы. С 1 грудного до 3 поясничного сегмента в боковых рогах находятся нейроны симпатической НС, которые обеспечивают иннервацию желез, мышц, поднимающих волосы, гладких мышц сосудов и внутренних органов. От спинного мозга отходят вентральные (передние) двигательные корешки - отростки - аксоны клеток передних и боковых рогов и дорсальные (задние) чувствительные корешки - отростки клеток задне-роговых ганглиев. Серое вещество спинного мозга окружено слоем белого вещества, состоящего из восходящих и нисходящих миелинизированных волокон. Восходящие волокна передают сенсорное возбуждение к подкорковым и корковым центрам. Различные нисходящие пути передают возбуждение к двигательным клеткам передних рогов. Помимо этого существуют системы коротких волокон (*fasciculi proprii*), которые могут идти в восходящем и нисходящем направлении. Эти волокна связывают между собой разные сегментарные уровни спинного мозга.

Спинной мозг позвоночных подразделяют на сегменты. **Сегмент - участок мозга с отходящими парами передних и задних корешков.** Различают 8 шейных (СI - VIII), 12 грудных (ThI - XII), 5 поясничных (LI - V), 5 крестцовых (SI - V), 1-3 копчиковых (CoI - III). Область тела, иннервируемая задними корешками сегмента, называют *метамером*. Кожная область, в которой распределены эти чувствительные волокна - *дерматом*. В процессе эволюции тело позвоночных изменило строение и возникли существенные отклонения от идеальной метамерии. Метамерность особенно изменилась в связи с развитием конечностей и приобрела сложную форму для рук и ног человека. Шеррингтон показал, что у позвоночных каждый сегмент иннервирует три метамера: один - соответствующий сегменту, второй - расположенный над ним, третий - под ним. Таким образом, каждый метамер получает иннервацию от трех расположенных друг над другом корешков, т.е. имеется перекрытие зон чувствительности. В отношении двигательной системы сегментарная иннервация доказана только для межреберных мышц. Остальные мышцы относятся к нескольким метамерам и иннервируются волокнами нескольких корешков.

Нейронная организация спинного мозга. Тела чувствительных клеток вынесены за пределы спинного мозга. В спинальных ганглиях расположены тела соматических афферентов, иннервирующие в основном скелетные мышцы. В экстра- и интрамуральных ганглиях ВНС находятся нейроны, иннервирующие внутренние органы. Чувствительные клетки - биполярные нейроны. Сам спинной мозг содержит 97% вставочных нейронов и около 3% двигательных нейронов (всего около 13 млн. нейронов). Среди двигательных

нейронов выделяют α -и γ -мотонейроны и преганглионарные нейроны ВНС. α -мотонейроны иннервируют скелетные мышцы. Аксоны многократно делятся и в совокупности с мышечными волокнами образуют двигательную единицу (ДЕ). В свою очередь несколько мотонейронов, иннервирующих одну мышцу, образуют мотонейронный пул. γ -мотонейроны иннервируют внутренние (интрафузальные) мышечные волокна, входящие в состав проприорецепторов мышц. Их функциональная роль - участие в регуляции чувствительности мышечного веретена. Нейроны симпатической НС находятся в интермедиолатеральном ядре спинного мозга в грудных и поясничных сегментах. Парасимпатические нейроны расположены в крестцовых сегментах. Среди вставочных или интернейронов выделяют: спинальные интернейроны, которые образуют внутри- и межсегментарные связи; интернейроны, которые переходят из одного отдела спинного мозга в другой и их отростки образуют собственные пучки спинного мозга; проекционные интернейроны, которые формируют восходящие пути спинного мозга.

7.2 Рефлекторные и проводниковые функции спинного мозга

Рефлекторная функция спинного мозга. К рефлексам спинного мозга относятся защитные рефлексы, рефлексы на растяжение, висцеромоторные, вегетативные, двигательные. *Защитные рефлексы* возникают при механическом или химическом раздражении туловища или конечностей и сопровождаются отдергиванием туловища или конечности от вредоносного агента. *Рефлексы растяжения* проявляются в укорочении мышцы в ответ на ее растяжение. Рецепторами служат нервно-мышечные веретена. *Двигательные рефлексы* мышц-антагонистов характеризуются тем, что возбуждение мотонейронов-сгибателей ведет к одновременному торможению нейронов-разгибателей. При этом в конечности другой стороны наблюдаются обратные явления. В целом это создает правильное чередование противоположных по функциональному значению мышечных сокращений. *Висцеромоторные рефлексы* возникают при возбуждении афферентных волокон внутренних органов и характеризуются появлением двигательных реакций мышц грудной и брюшной стенки. Возникновение этих рефлексов связано с конвергенцией возбуждений висцеральных и соматических афферентов на одних и тех же интернейронах. *Вегетативные рефлексы* осуществляются при возбуждении соответствующих центров спинного мозга или чувствительных путей. Наряду с выполнением собственных рефлекторных реакций, нейронные структуры спинного мозга служат для реализации команд, поступающих из вышележащих отделов ЦНС. Это влияние может быть прямым, когда нисходящие пути непосредственно связаны с мотонейронами спинного мозга, или опосредованным, через интернейроны.

Рассмотрим деятельность спинного мозга в регуляции двигательной активности. Для ее осуществления необходимо наличие афферентной импульсации с мышц (обратная связь). Существует два вида мышечных рецепторов растяжения: нервно-мышечные веретена и сухожильные аппараты Гольджи.

Нервно-мышечное веретено (НМВ) состоит из интрафузального мышечного волокна, покрытого соединительнотканной капсулой, и центральной части - ядерной сумки или ядерной цепочки. Ядерная сумка обвита миелиновым афферентным волокном диаметром 10-20 мк, которое образует на ней анулоспинальное окончание. Периферические участки мышечного веретена иннервируются γ -мотонейронами, которые регулируют степень растяжения ядерной сумки. Аппараты Гольджи состоят из сухожильных нитей, которые отходят от концов рабочих мышечных волокон и окруженных соединительнотканной капсулой. К органам Гольджи подходят афферентные волокна диаметром 10-20 мк. В сухожильном органе они делятся на многочисленные веточки и распределяются среди нитей. Расположение этих рецепторов в мышце различно. Мышечные веретена расположены параллельно, а аппараты Гольджи расположены последовательно с экстрафузальными (рабочими) мышечными волокнами. В результате характер возбуждения этих рецепторов различен. Мышечные веретена воспринимают главным образом длину мышцы, а сухожильные органы - ее напряжение.

Рефлекс растяжения и поддержания постоянной длины мышцы (мио-татический рефлекс). Такая регуляция обеспечивается тем, что при растяжении мышцы возбуждаются мышечные веретена, волокна от них через моноси-наптическую дугу активируют соответствующие мотонейроны, и мышца сокращается, что приводит к уменьшению ее длины. Это рефлекторное поддержание длины мышц имеет значение для поддержания постоянного тонуса мускулатуры, обеспечивающей сохранение позы. Допустим, что у человека, находящегося в вертикальном положении, происходит незначительное сгибание в коленном суставе, которое он даже не чувствует. При этом увеличивается растяжение НМВ в четырехглавой мышце, что приводит к возбуждению α -мотонейронов четырехглавой мышцы, и сгибание приостанавливается. Напротив, при чрезмерном сокращении мышцы растяжение веретена уменьшается, активирующее воздействие на α -мотонейроны снижается и тонус мышцы падает. Таким образом, данная регуляторная система способствует сохранению постоянной длины мышцы, в которой используется обратная связь от НМВ. Необходимый уровень чувствительности веретена поддерживается центральными механизмами, регулирующими сократительную активность интрафузальных волокон. Из этого следует, что существует два механизма возбуждения мышечных волокон: во-первых, прямое возбуждение за счет α -мотонейронов и, во-вторых, возбуждение γ -мотонейронов, приводящее к усилению рефлекса растяжения в результате сокращения интрафузальных волокон. Второй механизм носит название γ -петли.

Сгибательный рефлекс. Реципрокное торможение. Афферентные нервные волокна - отростки биполярных клеток спинального ганглия - дают в спинном мозге разветвления, одни из которых возбуждают мотонейроны, иннервирующие мышцы-сгибатели, а другие - нейроны, образующие тормозные синапсы на мотонейронах, иннервирующих разгибатели. Одновременно в этом рефлексе участвуют и рецепторы мышечных веретен.

Рефлекторное сгибание задней или передней конечности обычно сопровождается увеличением тонуса разгибателей контрлатеральной конечности, на которую во время сгибательного рефлекса переносится центр тяжести. Этот контрлатеральный сгибательный рефлекс называется перекрестным разгибательным рефлексом. При осуществлении этого рефлекса импульсы от афферентных волокон переходят на противоположную сторону в составе передней спайки и возбуждают мотонейроны разгибателей. При этом через вставочные тормозные нейроны происходит торможение мотонейронов контрлатеральных сгибателей.

Спинальный шок. Обратимое угнетение двигательных и вегетативных рефлексов после перерыва спинного мозга называется спинальным шоком. В экспериментах на животных спинальный шок возникает после функциональной перерезки спинного мозга, осуществляемой путем местного охлаждения или анестезии. Если в период восстановления рефлексов после травмы произвести вторую перерезку ниже первой, спинальный шок не возникает. Это говорит о том, что главным механизмом в развитии спинального шока служит утрата связи с остальными отделами ЦНС. Глубина и длительность спинального шока более выражены у животных, головной мозг которых в большей степени преобладает над спинным (т.е. с более выраженной энцефализацией). У лягушек спинальный шок длится несколько минут, у хищных животных - несколько часов, у обезьян - несколько дней или недель, у человекообразных обезьян и человека - несколько месяцев. Можно полагать, что перерыв нисходящих путей приводит к выключению возбуждающих влияний на α - γ -мотонейроны и растормаживает тормозные спинальные нейроны, что и угнетает рефлексы.

Проводниковые функции спинного мозга. Одновременно с рефлекторной деятельностью спинной мозг обеспечивает проведение нервных импульсов. В результате эволюционного развития простая рефлекторная дуга усложняется и в каждой ее части вместо одного нейрона возникают цепи нервных клеток, аксоны которых образуют проводящие пути. Под проводящими путями понимают группы нервных волокон, характеризующиеся общностью строения и функции. Все нервные волокна одного пути начинаются от однородных нейронов и заканчиваются на нейронах, выполняющих одинаковую функцию. Спинной мозг связан с мозговым стволом, мозжечком, большими полушариями восходящими и нисходящими путями.

Восходящие пути несут импульсы от рецепторов, воспринимающих информацию из внешнего мира и внутренней среды организма. В зависимости от вида чувствительности их делят на экстеро-, проприо- и интероцептивные пути. Основными восходящими путями являются тонкий пучок, клиновидный пучок, латеральный и вентральный тракты, дорсальный и вентральный спино-мозжечковые тракты.

Тонкий пучок (Голля) и клиновидный пучок (Бурдаха) составляют задние столбы спинного мозга. Эти пучки являются отростками клеток спинальных ганглиев и несут импульсы от проприорецепторов мышц,

сухожилий и связок, частично тактильных рецепторов кожи, висцерорецепторов. Пучки Голля и Бурдаха оканчиваются в одноименных ядрах продолговатого мозга, откуда начинается второй нейрон афферентного пути, направляющийся после перекреста к таламусу. Считают, что по этой системе проводится информация тонко дифференцированной чувствительности, позволяющая определить локализацию, контур периферического раздражителя, его изменение во времени.

По латеральному спиноталамическому тракту проводится болевая и температурная чувствительность. Скорость проведения в волокнах не высокая и составляет 1-30 м/сек. Импульсы от рецепторов поступают к клеткам задних рогов, где расположен второй нейрон. Спиноталамические тракты прерываются и перекрещиваются на уровне этого же сегмента, где расположен второй нейрон. Отростки вторых нейронов идут в таламус.

По вентральному спиноталамическому тракту проводится тактильная чувствительность. Импульсы от тактильных рецепторов поступают к клеткам задних рогов, отростки которых проходят несколько сегментов, переходят на противоположную сторону и идут к таламусу.

Дорсальный спинномозжечковый тракт, или пучок Флексига, обеспечивает связь так называемых кларковых клеток задних рогов с мозжечком. По этому тракту проводится возбуждение от рецепторов мышц и связок со скоростью до 110 м/сек.

Вентральный спинномозжечковый тракт, или пучок Говерса, образован ко-миссуральными клетками спинного мозга. Его волокна идут через продолговатый мозг и ножки мозжечка к коре мозжечка. Вентральный спинномозжечковый тракт проводит возбуждение от сухожильных, кожных, висцерорецепторов (до 120 м/сек). Нарушение проведения импульсов по спинномозжечковым путям влечет за собой расстройство сложных движений, при которых наблюдаются нарушения мышечного тонуса и явления атаксии (нарушения координации, силы скорости и направления движений), как при поражениях мозжечка.

Нисходящие пути представлены пирамидным, руброспинальным, вестибуло-лопинальным и ретикулоспинальным трактами.

Пирамидный тракт образован аксонами клеток больших пирамид двигательной зоны коры. В нижней части продолговатого мозга большая часть волокон переходит на противоположную сторону и, спускаясь в боковых столбах, образует латеральный пирамидный тракт. Оканчивается на мотонейронах передних рогов. Оставшаяся часть волокон спускается в спинной мозг в составе передних столбов, образуя прямой пирамидный тракт, перекрещивается непосредственно на уровне сегмента, где оканчивается. В составе пирамидного тракта около миллиона нервных волокон с разной скоростью проведения. Основная функция - регуляция произвольных движений. Повреждение полушарий ведет к параличам на противоположной стороне тела. Аксоны пирамидных клеток, образующие кортикоспинальные пути, отдают коллатерали в ядра полосатого тела, гипоталамуса, красного

ядра, мозжечка, РФ ствола. От этих образований импульсы по экстрапирамидным путям поступают в спинной мозг. Главными путями будут следующие.

Руброспинальный путь (пучок Монакова) - поступают импульсы от мозжечка, четверохолмия и подкорковых центров. Импульсы, приходящие по этому пути, имеют значение в произвольной координации движений и регуляции тонуса мышц. В спинном мозге проходит в боковых столбах перед перекрещенным пирамидным трактом, оканчивается на интернейронах. Вестибулоспинальный тракт идет от вестибулярных ядер в продолговатом мозге (ядро Дейтерса) к клеткам передних рогов. Передает импульсы от мозжечка и вестибулярных ядер. Обеспечивает осуществление тонических рефлексов положения тела, согласованность движений, равновесие. При поражении пути наблюдается расстройство координации движений и ориентации в пространстве.

Ретикулоспинальные пути передают активирующее и тормозящее влияние ретикулярной формации на нейроны спинного мозга.

8. Физиология ствола мозга

Продолговатый мозг и варолиев мост объединяются под общим названием заднего мозга. Они образуют вместе со средним мозгом ствол мозга, в состав которого входит большое число ядер и восходящих и нисходящих путей. Важное функциональное значение имеет находящееся в стволе мозга сетчатое образование - **ретикулярная формация**. Анатомически и функционально ствол мозга связан со спинным мозгом, мозжечком и большими полушариями. В нем замыкаются дуги многих сложнокоординированных двигательных рефлексов. Здесь (в стволе мозга) находятся двигательные ядра черепно-мозговых нервов, вестибулярные ядра, красные ядра, нейроны покрышки четверохолмия (tectum) и ретикулярной формации. Ствол мозга принимает непосредственное участие в регуляции позы тела, используя для этой цели статические и статокинетические рефлексы. Эти рефлексы представляют собой механизмы перераспределения мышечного тонуса, в результате чего сохраняется удобная для человека или животного поза или происходит возвращение в удобную позу из неудобной (по-зо-тонические и выпрямительные рефлексы), а также сохраняется равновесие тела в пространстве (статокинетические рефлексы). Здесь расположены жизненно важные центры регуляции дыхания, сердечной деятельности, тонуса сосудов. Тут же находятся центры, регулирующие функции органов пищеварения и др. В общем можно сказать, что ствол мозга организует рефлексы, обеспечивающие подготовку и реализацию различных форм поведения. Вторая его функция - проводниковая. Все нервные импульсы, идущие из спинного мозга в головной и из головного в спинной, проходят через варолиев мост и продолговатый мозг. Некоторые из них здесь переключаются на новый нейрон, который передает импульсы в вышележащие отделы ЦНС

(пути Голля и Бурдаха). В заднем мозге происходит перекрест ряда проводящих путей (боковой кортико-пинальный тракт). В заднем мозге заканчивается кортико-бульбарный тракт, по которому импульсы от коры поступают к ядрам черепномозговых нервов. От заднего мозга отходят нисходящие пути, регулирующие возбудимость нейронов спинного мозга (ретикуло-спинальный и вестибуло-спинальный пучки).

8.1. Продолговатый мозг

В продолговатом мозге находятся центры как относительно простых, так и сложных рефлексов, в осуществлении которых участвуют многие мышечные группы, сосуды и внутренние органы. Эти рефлексы возникают в ответ на импульсы, приходящие от спинного мозга, рецепторных систем тройничного, слухового, вестибулярного, языкоглоточного и блуждающего нервов. Основная часть серого вещества продолговатого мозга распределена в виде обособленных ядер, разделенных белым веществом. Здесь симметрично заложены ядра черепно-мозговых нервов (всего их 12 пар), осуществляющих иннервацию головы и внутренних органов. В нижней части ромбовидной ямки расположено ядро подъязычного нерва (XII пара), иннервирующего мышцы языка. Двигательное ядро добавочного нерва (XI пара) иннервирует мускулатуру шеи. Поверхностно находятся три пары ядер блуждающего нерва (X пара): вегетативное ядро дает парасимпатические волокна к гортани, пищеводу, сердцу, желудку, тонкой кишке, пищеварительным железам; волокна от чувствительного ядра образуют солитарный тракт и идут от многих внутренних органов; третье ядро - соматическое, двигательное (носит название обоюдного) регулирует последовательность сокращения мышц глотки и гортани при дыхании. Языкоглоточный нерв (IX пара) также содержит двигательные, чувствительные и вегетативные волокна. Он иннервирует мышцы ротовой полости, вкусовые почки задней трети языка и глотки, через парасимпатические ганглии - слюнные железы. Вестибулокохлеарный нерв (VIII пара) состоит из двух частей: нерва улитки или собственно слухового нерва и нерва преддверия. Нерв улитки образован аксонами клеток спирального ганглия. Волокна нерва преддверия формируются аксонами клеток узла преддверия, лежащего на дне внутреннего слухового прохода и заканчиваются в трех ядрах: медиальном ядре Швальбе, латеральном ядре Дейтерса и верхнем ядре Бехтерева. Ядро лицевого нерва (VII пара) расположено в латеральном отделе РФ моста. Чувствительные волокна иннервируют рецепторы передней части языка, вегетативные - подчелюстную и подъязычную слюнные железы, эфферентные волокна, часть мимической мускулатуры лица. Ядро отводящего нерва (VI пара) заложено в задней половине моста. Его волокна иннервируют мышцы глазного яблока. Тройничный нерв (V пара) имеет двигательное и чувствительные ядра. Двигательное ядро расположено в верхнем отделе покрышки моста. Иннервирует жевательные мышцы, мягкое небо, мышцы, регулирующие степень натяжения барабанной перепонки. К чувствительному

ядру подходят афференты от рецепторов кожи лица, зубов, надкостницы костей черепа, слизистой носа.

Рассмотрим рефлекс и центры продолговатого мозга, связанные с деятельностью скелетной мускулатуры и регуляцией внутренних органов и сосудов. В ретикулярной формации заднего мозга расположены жизненно важные центры регуляции дыхания и тонуса сосудов.

Дыхательный центр (ДЦ) образован несколькими группами нейронов, расположенными в медиальной части РФ продолговатого мозга. Он расположен между верхней границей варолиева моста и нижним отделом продолговатого мозга. В прошлом веке Флуорансом было установлено, что механическое раздражение (укол) каудальной части дна четвертого желудочка ведет к остановке дыхания. Впоследствии Н.А. Миславский (1895) функционально выделил в ДЦ центр вдоха (инспираторный) и центр выдоха (экспираторный). Микроэлектродными исследованиями были обнаружены две группы нейронов: одни активируются в начальную фазу вдоха (инспираторные), а другие в фазу выдоха (экспираторные). Отличительной чертой нейронов ДЦ является их способность к автоматии. Даже при отсутствии афферентных воздействий нейроны обладают периодической активностью. Считают, что между центрами вдоха и выдоха существуют реципрокные отношения. Важную роль в регуляции периодичности нейронов ДЦ играет так называемый пневмотаксический центр (ПТЦ), расположенный в области варолиева моста. В нем обнаружены нейроны, не имеющие жесткой приуроченности к фазам дыхания. Считают, что ПТЦ периодически затормаживает инспираторные нейроны и одновременно стимулирует экспираторные, прекращая вдох и обеспечивая выдох. Уровень возбудимости нейронов ДЦ регулируется рефлекторно за счет механорецепторов легких (рефлекс Геринга-Брейера) и концентрации углекислого газа в крови и цереброспинальной жидкости. Импульсы от ДЦ поступают к мотонейронам спинного мозга, иннервирующим диафрагму и межреберную мускулатуру.

Другой жизненно важный центр, тоже расположенный в РФ продолговатого мозга, - сосудодвигательный (СДЦ). Его локализация была определена в 1871 г. Ф.В. Овсяниковым. (Он простирается в дорсолатеральном направлении от дна 4-го желудочка до пирамид). Свойства нейронов СДЦ изучены менее, чем дыхательного. Перерезка спинного мозга на уровне шейных сегментов ведет к резкому падению кровяного давления (КД) и нарушению сосудистой регуляции. Поэтому можно было бы считать, что от СДЦ идут сосудосуживающие влияния. Однако А.Д. Ноздрачев отмечает, что стимуляция нейронов роstralной (передней) части СДЦ ведет к повышению сосудистого тонуса, а стимуляция каудального отдела - к расширению сосудов и брадикардии. В СДЦ выделены три функциональные группы нейронов: одни активируются при повышении КД, другие - при снижении КД, у третьих частота импульсации меняется в соответствии с фазами сердечного цикла. Импульсы от СДЦ по нисходящим путям достигают грудного и поясничного отделов спинного мозга и оканчиваются на

преганглионарных симпатических нейронах ВНС. Отметим, что симпатические влияния - только сосудосуживающие. Поэтому повышение тонуса симпатической НС вызывает сужение сосудов и повышение КД, а ее торможение - падение КД. Тонус СДЦ рефлекторный и осуществляется с механо- и хеморецепторов сосудистой системы.

За счет ядер продолговатого мозга осуществляются рефлекторные акты жевания, сосания, глотания, слюноотделения, рвоты, чихания, кашля, моргания. Эти рефлексы наблюдаются даже у детей, родившихся без большей части головного мозга (анэнцефалов).

Защитные дыхательные рефлексы - чихание и кашель. Чихание возникает при раздражении рецепторов слизистой носа. Афферентные пути - чувствительные волокна тройничного нерва. Эфферентные пути - языкоглоточный, блуждающий, подъязычный нервы. Механизм: мягкое небо закрывает внутреннее носовое отверстие, активное сокращение мышц выдоха создает повышение давления в грудной полости, затем небо открывается, воздух резко выходит, удаляя слизь и инородные вещества. Кашель возникает при раздражении слизистой гортани, трахеи, бронхов. Чувствительные пути - тройничный и блуждающий нервы, эфферентные - блуждающие нервы. При кашле замыкается голосовая щель, затем воздух резко выходит, удаляя слизь.

Моргание, тоже защитный рефлекс, возникает при раздражении роговицы и конъюнктивы глаза. Чувствительные пути - тройничный нерв, двигательные - лицевой, который иннервирует круговую мышцу глаза, вызывая закрывание век.

Рвота - сложнокоординированный рефлекс, возникает при раздражении рецепторов глотки и желудка, а также при возбуждении вестибулярного аппарата. Импульсы от рецепторов этих органов поступают в продолговатый мозг и переключаются на многие эфферентные нейроны. При рвоте происходит открытие входа в желудок, сокращение мускулатуры желудка и кишечника, сокращение мышц брюшного пресса, диафрагмы, мышц глотки, гортани, языка, секреция слюны и слез. Во время акта рвоты изменяется состояние многих отделов ЦНС в связи с активацией РФ.

При участии ядер продолговатого мозга осуществляются цепные рефлексы жевания и глотания, связанные с возбуждением многих моторных и вегетативных центров. Кроме перечисленного, продолговатый мозг вместе со средним мозгом принимает участие в рефлекторных механизмах, обеспечивающих ориентировку в окружающем мире и регуляцию позы и мышечного тонуса.

8.2 Средний мозг

Средний мозг представлен четверохолмием и ножками мозга. Наиболее крупные ядра среднего мозга: красное ядро, черная субстанция, ядра глазодвигательного (III пара) и блокового нерва (IV пара), ядра ретикулярной формации. Через средний мозг проходят все восходящие пути к мозжечку,

таламусу и большим полушариям, нисходящие пути, несущие импульсы к продолговатому и спинному мозгу.

Ядра среднего мозга выполняют следующие функции. Передние (верхние) бугры четверохолмия являются подкорковыми зрительными центрами и служат местом переключения у млекопитающих (2-ой нейрон) зрительных путей, идущих в таламус. У низших позвоночных (рыб и амфибий) переднее двуххолмие является высшим зрительным центром. У птиц и рептилий в среднем мозге появляются коллатерали, которые направляются в таламус. Таким образом, в процессе эволюции высший зрительный центр перемещается в конечный мозг, а верхнее двуххолмие становится подкорковым центром зрения. При участии верхних бугров четверохолмия осуществляются следующие зрительные рефлексы: зрачковый, конвергенции, аккомодации. Зрительный ориентировочный рефлекс проявляется в том, что животное, даже лишенное больших полушарий, но обладающее средним мозгом, реагирует поворотом глаз и туловища в сторону источника раздражения. Рефлекторные движения глаз происходят за счет возбуждения ядер блокового и глазодвигательного нервов.

Нижнее (заднее) двуххолмие в процессе филогенетического развития формируется у наземных животных в связи с развитием органа слуха и служит местом переключения слуховых путей и афферентных волокон от вестибулярного аппарата. Является подкорковым центром слуха. При участии нижних бугров четверохолмия осуществляются ориентировочные слуховые рефлексы: насто-раживание ушей у животных, поворот головы и туловища в сторону звукового раздражения. Важным является защитный рефлекс, регулирующий степень натяжения барабанной перепонки, в зависимости от интенсивности звука.

Таким образом, при участии ядер четверохолмия осуществляется т.н. "сторожевой" рефлекс, значение которого для организма состоит в том, чтобы подготовить его к реакции на новое раздражение. Существенным компонентом этого сложного рефлекса является перераспределение мышечного тонуса - усиление тонуса сгибателей, что способствует бегству или нападению. Одновременно с двигательными реакциями при ориентировочных рефлексах происходит изменение сердечного ритма, давления крови, частоты и глубины дыхания. Все эти автоматизированные реакции относятся к категории генетически запрограммированных реакций организма, важных для сохранения вида.

Другое образование, входящее в состав среднего мозга, - ножки мозга, которые в виде двух толстых валиков, расходясь кпереди, вступают в полушария конечного мозга. На поперечном срезе ножки мозга разделяются пигментированной прослойкой на две части: покрывку (теgmentum) и основания ножек. Пигментированная прослойка состоит из нейронов, содержащих меланин, и называется черной субстанцией (субстанцией Земмеринга). Это филогенетически древнее образование относится к экстапирамидной системе регуляции движений и функционально связано с

подкорковыми базальными ганглиями - полосатым телом и бледным шаром. Нейроны черной субстанции способны синтезировать дофамин - медиатор катехоламинового ряда. Аксоны этих нейронов идут к полосатому телу, тоже содержащему дофамин. Повреждение черной субстанции ведет к заболеванию - болезни Паркинсона. Паркинсонизм проявляется в нарушении тонких содружественных движений, функции мимической мускулатуры, в появлении непроизвольных мышечных сокращений, тремора. Иногда этот синдром снимается введением в организм L-диоксифенилаланина (L-Дофа), из которого синтезируется дофамин в организме. Считают, что черная субстанция участвует в регуляции автоматизированных актов жевания, глотания, координации пальцев рук, обеспечивая необходимый мышечный тонус для произвольных движений.

Другими важными двигательными ядрами среднего мозга являются красные ядра, вестибулярные ядра, в частности латеральное вестибулярное ядро Дейтерса, отделы РФ. Красные ядра являются промежуточным центром проводящих путей стволовой части мозга. В них заканчиваются волокна от базальных ганглиев и мозжечка. Главным эфферентным путем от этого ядра служит руброспинальный тракт (Монакова), перекрещивающийся сразу после выхода из ядра. Стимуляция руброспинального тракта вызывает избирательное возбуждение α - и γ -мотонейронов сгибателей, опосредованно через вставочные нейроны. На мотонейроны разгибателей руброспинальный тракт оказывает тормозящее действие. От латерального вестибулярного ядра Дейтерса начинается неперекрещенный вестибулоспинальный тракт. Вестибулоспинальный тракт оказывает возбуждающее действие на α - γ -мотонейроны разгибателей и тормозное на мотонейроны сгибателей. Таким образом, эти два пути, а также два ретикулоспинальных тракта оказывают противоположное действие на мотонейроны сгибателей и разгибателей. Существует точка зрения, что красное ядро и ядро Дейтерса оказывают друг на друга тормозное действие, которое в норме снижает тонус антигравитационных мышц (разгибателей).

О наличии такого взаимодействия свидетельствует классический опыт Ч. Шеррингтона. Если произвести перерезку мозга на уровне передних бугров четверохолмия, т.е. отделить красные ядра от заднего мозга, где расположены ядра Дейтерса, то вскоре у такого животного резко повышается тонус всех мышц-разгибателей. При этом все четыре конечности будут максимально разогнуты, а голова и хвост запрокинуты к спине. Подобное состояние называется децеребрационной ригидностью. Основной причиной децеребрационной ригидности является растормаживание действия ядра Дейтерса на мотонейроны разгибателей, проявляющееся в отсутствии влияний красного ядра и вышележащих двигательных центров. В пользу этого свидетельствует то, что дополнительное рассечение мозга ниже ядер Дейтерса снимает децеребрационную ригидность. По мнению Ч. Шеррингтона, красное ядро является не только источником, но и посредником в регуляции разгибательных рефлексов, передавая тормозные влияния со стороны моз-

жечка и моторных областей коры. (Удаление мозжечка или моторных областей коры сопровождается усилением тонуса разгибательных мышц.) Природа децеребрационной ригидности (ДР) - рефлекторная. Она поддерживается сигналами с проприорецепторов мышц и снимается при перерезке задних (чувствительных) корешков. Это свидетельствует, что она обусловлена в основном γ -петлей. В связи с этим ее называют гамма-ригидностью.

8.3. Двигательные функции ствола мозга

Обычное равновесие и нормальное вертикальное положение тела в гравитационном поле Земли обеспечивается рефлексами, не требующими участия сознания. Это т.н. позные двигательные рефлексы в значительной мере замыкаются на уровне ствола мозга. Они могут осуществляться лишь в том случае, если в ствол мозга поступает информация от вестибулярного аппарата, рецепторов шеи и туловища. Основным экспериментальный метод исследования этих рефлексов заключается в нарушении связей (перерезке) между стволом мозга и вышележащими двигательными центрами.

Позные тонические рефлексы. Впервые они были описаны голландским физиологом Р. Магнусом у децеребрированных животных (перерезка мозга на уровне спинного и среднего, когда красные ядра отделены от ядра Дейтерса). Как показали опыты Магнуса, у животных при пассивном изменении положения головы происходит перераспределение мышечного тонуса. Поскольку при перемещении головы происходит возбуждение вестибулярного аппарата и рецепторов шейных мышц, то для изучения механизмов перераспределения мышечного тонуса необходимо устранить влияние от того или иного источника. Так, при удалении лабиринтов перестает поступать информация о положении головы в пространстве, однако сигнализация от рецепторов шеи не прекращается. Поступая к двигательным центрам ствола мозга, эта сигнализация вызывает перераспределение тонуса мышц или т.н. шейные тонические рефлексы. Изменение тонуса, связанное с возбуждением вестибулярного аппарата, называют лабиринтными или вестибулярными тоническими рефлексами. Эти позные тонические рефлексы обеспечивают поддержание нормальной позы у животных и человека.

Шейные тонические рефлексы. Если у децеребрированного животного с удаленными лабиринтами запрокинуть голову кверху, происходит повышение тонуса разгибателей передних конечностей и тонуса сгибателей задних конечностей. Если наклонить голову животного вниз, происходит противоположный процесс: повышается тонус сгибателей передних конечностей и разгибателей задних конечностей. Если наклонить голову в сторону и тем самым нарушить равновесие тела, то наступает компенсаторное перераспределение тонуса конечностей. Поворот головы вправо (т.е. смещение центра тяжести в правую сторону) ведет к повышению тонуса разгибателей правых конечностей, влево - наоборот. Это рефлекс вращения по Магнусу. Импульсы от проприорецепторов шейных мышц идут в продолговатый мозг,

а оттуда - к мотонейронам спинного мозга или к двигательному ядру глазо-двигательного нерва.

Лабиринтные тонические рефлексy. Если у децеребрированного животного исключить шейные тонические рефлексy (наложить гипсовый воротник), то при изменении положения головы и туловища в пространстве также будет происходить перераспределение тонуса разгибателей конечностей. При этом тонус разгибателей всех конечностей будет или снижаться, или повышаться. Такие лабиринтные тонические рефлексy связаны с возбуждением рецепторов преддверия перепончатого лабиринта вестибулярного аппарата. В естественных условиях лабиринтные (вестибулярные) тонические рефлексy неразрывно связаны с шейными тоническими рефлексами. Позным рефлексом является и ком-пенсаторная установка глазных яблок, направленная на сохранение изображения на сетчатке при изменении положения головы. (У человека и животных с бинокулярным зрением такая установка обусловлена в основном поступлением зрительных сигналов от перекрывающихся полей зрения). У животных с боковым расположением глаз, зрительные поля которых не перекрываются, перераспределение тонуса глазных мышц связано с взаимодействием лабиринтных и шейных тонических рефлексов. Рассмотренные рефлексy наблюдаются у децеребрированных животных.

Двигательная активность мезенцефального животного. Если спинной мозг сохраняет связи не только с продолговатым мозгом и мостом, но и со средним мозгом, то двигательная активность такого животного много разнообразнее. Такое животное отличается от децеребрированного двумя основными признаками: 1) не наблюдается выраженной децеребрационной ригидности. Более совершенное распределение мышечного тонуса связано с тем, что под влиянием красного ядра исчезает преимущественное возбуждение разгибателей; 2) животное способно осуществлять выпрямительные рефлексy.

Выпрямительные рефлексy. Если придать животному неестественную позу, то оно быстро и точно вернется в типичную для него позу. Это обусловлено выпрямительными рефлексами. Выпрямительные рефлексy совершаются в определенной последовательности. Прежде всего восстанавливается положение головы под влиянием импульсов от вестибулярного аппарата. Это лабиринтный выпрямительный рефлекс. В результате выпрямления головы (например, из запрокинутого положения) ее положение относительно туловища изменяется, и это изменение улавливается рецепторами шеи. Это приводит к тому, что туловище вслед за головой возвращается в нормальное положение. Такое рефлекторное перемещение туловища называют шейным выпрямительным рефлексом.

Значение тонических и выпрямительных рефлексов состоит в том, что они обеспечивают нормальную позу и равновесие тела. Кроме лабиринтного и шейного существует ряд других выпрямительных рефлексов: за счет раздражения рецепторов поверхности тела, глазные выпрямительные рефлексy

(отсутствуют у мезенцефальных животных). Важная черта всех этих рефлексов состоит в том, что ведущую роль в них играет голова, где расположены глаза, уши, органы обоняния. В связи с этим даже отдаленные раздражители могут приводить к тому, что животное принимает соответствующую, часто защитную позу. Познотонические и выпрямительные рефлексy называют статическими рефлексами, т.к. они обеспечивают поддержание позы и равновесие тела при самых различных положениях, относящихся к спокойному лежанию, сидению, стоянию.

Кроме статических рефлексов мезенцефальные животные способны осуществлять ряд рефлексов, направленных на поддержание позы и возникающих при передвижении тела в пространстве. Такие рефлексy называют статокинетическими. **Статокинетические рефлексy** обусловлены возбуждением рецепторов полукружных каналов вестибулярного анализатора, которое имеет место при наличии в каналах тока эндолимфы. Так, если животного вращать, например, по часовой стрелке, то глаза будут двигаться против часовой стрелки. Затем, достигнув крайнего положения, глаза резко возвращаются обратно. Это зрительный нистагм. Подобные рефлексy носят компенсаторный характер, т.к. при этом в результате перемещения головы и глазных яблок зрительный образ дольше удерживается в поле зрения. После окончания движения установка головы и глаз в нормальное положение происходит в результате статических рефлексов. К другим статокинетическим рефлексам относится сохранение равновесия и правильной позы тела при прыжках и беге. К статокинетическим относят "лифтные" рефлексy, при которых происходит увеличение тонуса разгибателей при линейном ускорении кверху и повышение тонуса сгибателей при линейном ускорении книзу, а также сложные рефлексy, благодаря которым кошка всегда падает на лапы. (Сначала за счет вестибулярного выпрямительного рефлекса восстанавливается нормальное положение головы - мордой вниз. Затем изменение положения головы возбуждает проприорецепторы шейных мышц и они запускают шейный выпрямительный рефлекс, в результате которого туловище вслед за головой возвращается в нормальное положение. В этом примере работают вместе статические и Статокинетические рефлексy). Таким образом, двигательные центры ствола мозга координируют последовательность выпрямительных и позных рефлексов, обеспечивая правильную работу всей мускулатуры с целью достижения определенного конечного результата (целенаправленных движений у человека).

9. Активационные системы мозга

9.1. Таламическая система

К промежуточному мозгу относят зрительные бугры (*thalami optici*), под-бугровую область (*hypothalamus*), надбугорную область (эпиталамус), забугорную область (метаталамус), субталамическую область (субталамус).

Таламус - массивное парное образование овальной формы, занимает основную массу промежуточного мозга. Наибольших размеров достигает у человека в связи со значительным развитием новой коры. Объем таламуса у взрослого человека составляет 20 куб. см, т.е. 1,43% всего полушария. Таламус рассматривается как подкорковое звено сенсорных и моторных систем мозга. В таламусе насчитывают около 150 небольших ядер, которые организованы в единый комплекс и взаимодействуют с новой корой, базальными ганглиями и образованиями лимбической системы. Механизмы таламуса обеспечивают переключение сенсорной информации, идущей к коре головного мозга.

По функциональным признакам ядра таламуса подразделяют на релейные, ассоциативные и модулирующие.

1. Релейные (переключательные) ядра таламуса относятся к "внешним" таламическим ядрам. Основная задача релейных ядер - переключение потоков импульсации, поступающих в проекционные зоны коры. Каждое релейное ядро получает нисходящие волокна из собственной проекционной зоны коры. Тем самым создается морфологическая основа для функциональных связей между таламическим ядром и его корковой проекцией в виде замкнутых нейронных кругов циркулирующего возбуждения. В релейных ядрах выделяют три вида нейронов: 1 - таламокортикальные релейные нейроны, аксоны которых идут в III, IV слои коры; 2 - длинноаксонные интегративные нейроны, аксоны которых дают коллатерали в РФ среднего мозга и другие ядра таламуса; 3 - короткоаксонные нейроны, аксоны которых не выходят из таламуса. Различают два вида релейных ядер: сенсорные и несенсорные. Сенсорным релейным ядром, несущим зрительную информацию, является наружное коленчатое тело (НКТ), проецирующееся на стриарную кору (17 поле). Слуховые импульсы переключаются во внутреннем коленчатом теле. Проекционной корковой зоной для них служат 41 и 42 поля и поперечная извилина Гешля. Ядром, где конвергируют многие виды чувствительности, является заднее вентральное ядро (VP). К нему поступают афференты спино-таламического тракта, тройничного нерва, вторичные сенсорные вкусовые волокна, афференты от интерорецепторов. Проекционными областями для VP служат сосматосенсорные области коры. Заднее вентральное ядро обеспечивает восприятие локальных и модально-специфических признаков тактильных, кинестетических, болевых и висцеральных раздражителей. Его лечебное разрушение приводит к устранению тяжелых болевых синдромов.

Несенсорные релейные ядра таламуса осуществляют переключение в кору импульсных потоков, поступающих в них из несенсорных экстраталамических образований мозга. Это в основном передняя и вентролатеральная группа ядер таламуса. В передние ядра таламуса поступает афферентация из маммилярных ядер гипоталамуса, интраламинарных ядер средней линии, ретикулярного ядра таламуса, РФ ствола и стриатума. Кортиковые проекции передних ядер - лимбическая кора и гиппокамп. В свою очередь лимбическая кора и гиппокамп посылают волокна к гипоталамусу. В результате образует-

ся замкнутый нейронный круг (круг Пейза) (гиппокамп - свод - маммилярные тела - передние ядра таламуса - лимбическая кора - поясная извилина - гиппокамп), который рассматривается как структурно-функциональная основа эмоционального возбуждения. Поэтому иногда передние ядра называют "лимбическими" ядрами таламуса. Вентральное переднее ядро (VA) относится к вентролатеральной группе и получает обильную афферентацию из базальных ядер. Через него на кору проецируется хвостатое ядро, дорсомедиальное и неспецифическое ядра таламуса. Это ядро посылает прямые афференты к лобной коре и островку. Вентролатеральное ядро (VL) получает афференты из бледного шара, красного ядра и зубчатого ядра мозжечка, дорсомедиального ядра таламуса. Через него частично проходят зрительные и слуховые пути. Кортикальные проекционные зоны для (VL) - премоторная кора. Считают, что вентролатеральное ядро является одним из центров, регулирующих моторную активность, и оказывает влияние на активность пирамидных нейронов коры. Лечебное разрушение VL освобождает больных паркинсонизмом от ригидности, ослабляет или устраняет тремор, уменьшает брадикинезию.

2. Ассоциативные ядра относятся к "внутренним" ядрам таламуса, т.к. их основные афференты приходят не из периферических отделов анализаторов, а из других таламических ядер. Афферентные волокна ассоциативных ядер направляются в ассоциативные области коры, где эти волокна, отдавая коллатерали в IV и V слоях коры, идут к I и II слою, образуя контакты с дендритами пирамидных нейронов. К ассоциативным ядрам относятся ядро подушки (*pulvinar*) латеральное дорсальное (LD), заднее дорсальное (LP), дорсомедиальное (DM) и группа задних ядер (PO). Импульсы, возникающие при раздражении рецепторов, вначале достигают релейных сенсорных и неспецифических ядер, где они переключаются на ассоциативные нейроны, а после определенной организации и интеграции направляются в ассоциативные зоны. Афферентные пути ассоциативных ядер идут в ассоциативные зоны коры. Ассоциативные ядра обеспечивают взаимодействие возбуждений не только между таламическими ядрами, но и различных корковых полей, обеспечивая совместную работу полушарий. Показано, что ассоциативные ядра осуществляют проекции и на специфические зоны коры (А.С. Батуев). В свою очередь кора посылает волокна к ассоциативным таламическим ядрам, осуществляя регуляцию их деятельности. Подушка является наиболее крупным таламическим образованием у человека. Главные афференты поступают в нее из коленчатых тел, неспецифических и др. ядер. Кортикальная проекция находится в височно-теменно-затылочных областях. При повреждениях подушки возникают нарушения "схемы тела". В дорсомедиальное ядро афферентация поступает из ростральных отделов ствола, гипоталамуса, миндалина, перегородки, свода, базальных ганглиев, ядер таламуса, префронтальной коры. Проекция поступает на лобную ассоциативную и лимбическую кору. Дорсомедиальное ядро рассматривают как таламический ассоциативный центр для лобных и лимбических отделов коры, участвующий

щий в системных механизмах сложных поведенческих реакций, включающих эмоциональные и мнестические процессы.

3. Неспецифические ядра таламуса обеспечивают *модулирующую* функцию. Эти ядра считают продолжением РФ ствола. Они более дифференцированы и функционально организованы, чем ядра РФ ствола. Они относятся к РФ таламуса. Нейроны неспецифических ядер обладают полисенсорным входом, через который по многочисленным интра- и экстра-таламическим путям поступают разномодальные сигналы. Большинство нейронов неспецифических ядер являются полисенсорными, отвечая на соматическую, ноцицептивную (болевою) и слуховую сигнализацию. Здесь же встречаются "нейроны внимания или детекторы новизны", отвечающие на новизну сигнала. Неспецифическая тала-модокортикальная система хотя и называется диффузной, структурно и функционально различна. Особенность связей и полисенсорность нейронов обеспечивают интегративную функцию неспецифического таламуса, реализующуюся посредством модулирующих влияний двух видов: активирующего и тормозного в восходящем направлении на кору и нисходящем на РФ ствола. Считают, что, в свою очередь, лобная и сенсомоторная кора регулируют уровень возбудимости неспецифического таламуса. Разрушение неспецифических ядер таламуса (интраламинарных) не вызывает значительных нарушений сна и бодрствования, восприятия, эмоций, условнорефлекторной деятельности, но нарушается плавная регулировка поведенческих реакций. К неспецифическим ядрам относится интраламинарная группа ядер (или циркулярное ядро). В ней выделяют передние и задние интраламинарные ядра, ретикулярное ядро. В заднем интраламинарном отделе, обозначаемом как парафасцикулярный комплекс, объединены три близких в функциональном и структурном отношении ядра: срединный центр (СМ), парафасцикулярное ядро (Pf) и супрафасцикулярное ядро (Spf), из которых ведущую роль играет срединный центр. Срединный центр получает разнообразную афферентацию из РФ ствола, черной субстанции, красных ядер, ядер мозжечка, хвостатого ядра, скорлупы, бледного шара, лимбических структур, ядер таламуса, лобных долей. Полисенсорный вход позволяет рассматривать срединный центр как основной релейный этап всех афферентных путей мозга. Афферентные волокна от (СМ) идут к стриопаллидуму - хвостатому ядру и скорлупе, в орбитальную, лимбическую и теменную кору. Ретикулярное ядро (Rt) рассматривают как источник таламодокортикальных неспецифических проекций, через которое другие неспецифические ядра, особенно парафасцикулярный комплекс, оказывают свое влияние на кору. Предполагают, что (Rt) служит частотным фильтром, пропускающим к коре только медленные колебания.

Таким образом, неспецифический таламус служит посредником между восходящими системами ствола и мозжечка, с одной стороны, и базальными ганглиями, лимбическими структурами и новой корой, с другой. Неспецифические ядра таламуса вместе с областями коры, находящимися под его модулирующим влиянием, образуют неспецифическую таламодокортикальную

систему, которую называют палеоталамус. Различают еще специфическую таламокортикальную систему, которая объединяет релейные и ассоциативные ядра вместе со своими кортикальными проекциями и которую называют неоталамус.

9.2. Ретикулярная система

Ретикулярная формация мозга представлена сетью нейронов с диффузными многочисленными связями между собой и двухсторонними связями практически со всеми структурами ЦНС: спинным мозгом, лимбической системой, базальными ганглиями, таламусом, гипоталамусом. Она располагается в толще серого вещества продолговатого, среднего, промежуточного мозга и регулирует уровень активности коры, мозжечка, таламуса, спинного мозга. Так как внешний вид нервной ткани этих областей под микроскопом напоминает сеть, то О. Дейтерс, впервые описавший ее строение в первой половине 19 в., назвал ее сетчатой или ретикулярной формацией. РФ участвует в создании и регуляции уровня возбудимости и тонуса всех отделов ЦНС, оказывая на них тормозящие и возбуждающие влияния. Один из первооткрывателей РФ проф. Мэгун так описывает значение РФ: "Эти неспецифические механизмы распределены почти по всей центральной области мозга, и подобно тому как спицы отходят от оси колеса к его ободу, так и функциональные влияния этой центрально расположенной системы могут распространяться в нескольких направлениях: каудально - на спинной мозг, где они регулируют позные реакции и другие виды активности; рострально и вентрально - на гипоталамические и гипофизарные механизмы, осуществляющие висцеральные и эндокринные функции; вверх - на структуры промежуточного мозга и лимбической системы, где, как теперь считают, возникают аффекты и эмоции, источником которых раньше считали сердце, и еще выше и дорсальное - на кору БП, которые вместе с таламусом и базальными ганглиями обслуживают все высшие сенсомоторные и интеллектуальные процессы. Таким образом, влияние этой неспецифической системы ствола мозга распространяется на большинство других структур и функций ЦНС, снижая или повышая их уровень активности или связывая и интегрируя различные их проявления. Как спицы поворачиваются все вместе при вращении колеса, хотя каждая из них последовательно выдерживает основной вес, так и направленные в разные стороны влияния неспецифического ретикулярного механизма тесно связаны при нормальном функционировании" (Бодрствующий мозг, 1965, с.33).

Важнейшей церебральной системой, выполняющей интегративные и контролирующие функции ЦНС, является РФ ствола мозга. Она составляет основную массу продолговатого мозга, варолиева моста и среднего мозга. В ней расположено большое количество нейронов различного вида и размеров, сгруппированных в ядра, которых насчитывают более 40. Отличительной чертой нейронов РФ является наличие у них двух ветвей: восходящей и нисходящей, а также наличие от 1 до 6 длинных ветвящихся дендритов, ори-

ентированных к продольной оси мозга. Синаптические контакты различны: существует прямой контакт волокон РФ друг с другом, взаимодействие с другими ядрами РФ, с моторными и сенсорными ядрами черепно-мозговых нервов.

Функционально в РФ ствола выделяют каудальную и ростральную области, находящиеся в реципрокных отношениях (Mozzi, 1972). Ростральная область, расположенная в основном в среднем мозге, выступает в качестве активирующей, а каудальная - находится в продолговатом мозге и выполняет роль тормозной системы. Ретикулярные нейроны продолговатого мозга и моста связаны в основном с таламусом и субталамусом, а нейроны среднего мозга - с гипоталамусом. Связь РФ с базальными ганглиями осуществляется через проекционные волокна среднего мозга. РФ выполняет неспецифическую функцию, связанную с процессами активации, благодаря чему РФ участвует в регуляции уровня бодрствования и внимания. РФ ствола через ретикулобульбарные системы принимает участие, координирует и контролирует деятельность сердечно-сосудистой и дыхательной систем (дыхательный и сосудо-двигательный центры находятся в РФ продолговатого мозга, хотя исследования последних лет выявили достаточно самостоятельные сосудистые центры в спинном мозге). Через ретикулоспинальную систему РФ участвует в механизмах супраспинальной регуляции, осуществляя моторный контроль. Распределение ядер в отдельных частях РФ неодинаково. Выделяют системы различных участков РФ, обладающих определенными специфическими свойствами. К ним относятся ядра шва, голубое пятно, околопроводное серое вещество. Эти системы имеют отношение к памяти, активации мозговых систем, регуляции процессов вегетативных функций. Выявлена связь мостовой РФ со структурами лимбической системы и гипоталамуса. Двухсторонние связи РФ моста с гипоталамусом свидетельствуют об участии этих структур в регуляции уровня бодрствования. Особое внимание придается мезенцефальному отделу РФ. Мезенцефальная РФ входит в состав лимбической системы. Мезенцефальным образованием лимбической системы считают центральное серое вещество. При электростимуляции этой зоны у животных возникают различные эмоциональные реакции. Пороговая стимуляция вызывает ориентировочные реакции, которые впоследствии угасают. Увеличение силы стимуляции ведет к появлению агрессивно-оборонительных реакций (при стимуляции латеральной части серого вещества наблюдается развитие страха с избеганием, медиальной части - реакции ярости и нападения). Мезенцефальная РФ связана с гиппокампом, оказывает на него тормозящее и возбуждающее действие.

Таким образом, ствол и РФ - жизненно важные церебральные образования, интегрирующие, контролирующие и настраивающие общие и специфические реакции в процессе адаптивной деятельности. Рассмотрим существующие экспериментальные данные по этой проблеме. Еще до описания роли РФ Ф. Бремером в экспериментах на животных были идентифицированы области мозга, вызывающие переходы в состояние сна или

бодрствования, т.е. изменяющие уровень активности мозговых систем. (F. Bremer). Он показал, что перерезка мозга у кошек на уровне передних и задних бугров четверохолмия (изолированный передний мозг - *cerveau isole*) ведет к возникновению электрической активности в коре мозга, характерной для состояния сна. Кроме этого у животного были сужены зрачки, мигательные перепонки закрывали глаза, т.е. наблюдалась картина, характерная для обычного сна. В результате такой операции связь с мозгом сохраняют только первые три пары черепномозговых нервов (обонятельный, зрительный и глазодвигательный). Бремер показал, что если раздражать хотя бы один из этих нервов, картина ЭЭГ резко меняется, превращаясь из типичной для сна в характерную для бодрствования. Если же Бремер проводил перерезку между спинным и продолговатым (*encephale isole*), т.е. сохранял большую часть ствола мозга, то в ЭЭГ обнаруживалась картина, характерная для бодрствующего мозга. Бремер объяснял это тем, что в этом случае сохранялось больше сенсорных входов и именно их активность создает некоторое тоническое состояние возбуждения, необходимое для бодрствования. Он считал, что специфические сенсорные пути, идущие в кору, и несут в нее эти возбуждающие импульсы.

Мэгун и Моруцци, пользуясь стереотаксической техникой и вживленными электродами, показали, что не только сенсорная стимуляция вызывает активирующее влияние. Электрическая стимуляция РФ ствола мозга ведет к появлению электрической активности в коре, характерной для активного бодрствования. Они назвали этот эффект реакцией активации (пробуждения, десинхронизации). Дополнением к этим опытам служат наблюдения, когда специально разрушали верхние области ствола мозга или клинические случаи возникновения опухолей этой зоны. При этом наблюдали состояние сна или комы, хотя импульсы по специфическим путям продолжали поступать в сенсорные области больших полушарий. Все это говорит об активирующем влиянии на кору РФ ствола мозга.

Таким образом, РФ действует как сенсорная система второго типа параллельно специфической сенсорной системе. Система активации, заложенная в РФ, получает коллатерали из различных специфических афферентных путей, которая затем передает свое тонизирующее влияние выше в кору больших полушарий. Об этом свидетельствуют эксперименты, когда при регистрации активности одиночных нейронов РФ было обнаружено, что одна и та же клетка реагировала на кожное раздражение передней лапы, спины, прикосновение к вибриссам, звуковой хлопок, одиночное раздражение сомоторной коры. Таких клеток обнаруживается в РФ около 49% и только около 7% обнаруживали специфичность. Такая специфичность РФ позволяет считать, что общий уровень сенсорной активности в РФ абстрагируется от специфических сенсорных входов. В свою очередь повышение уровня активности в РФ ведет к повышению кортикальной активности. В общем виде функция этой области рассматривается как функция тонической системы, способной усиливать возбудимость клеток коры мозга. Возбуждение из РФ

идет к неспецифическим ядрам таламу-са и других подкорковых структур (гипоталамус, лимбические структуры), а затем в кору. Подчеркнем, что кроме восходящих ретикуло-кортикальных связей существуют и нисходящие влияния коры на РФ, причем объем этих проводящих путей уступает по объему только путям, идущим от периферических рецепторов. Раздражение поясной, орбитальной, латеральной лобной, центральной и параокципитальной областей коры вызывает генерализованную реакцию пробуждения в ЭЭГ и бодрствование в поведении, что связано с облегчающими влияниями на РФ. Такого рода механизмы влияния коры на РФ по типу обратной связи, по-видимому, служат основой рефлекторного ответа животного на новый раздражитель, то, что И.П. Павлов назвал ориентировочным рефлексом: поворот головы и глаз, перераспределение мышечного тонуса, блокада α -ритма. Кортико-ретикулярный механизм представляет собой пример системы с обратной связью, когда высший центр осуществляет контроль за сенсорным входом. Это относится не только к двигательным системам. Показана роль РФ в организации внимания. Обратные связи РФ, регулирующие приток сенсорных импульсов, как бы устраняют из сферы сознания постороннюю информацию и, таким образом, способствуют концентрации внимания. Эрнандес-Пеон, Шеррер и Жуве регистрировали ВП в кохлеарном ядре кошки на щелчки. Они обнаружили, если привлечь внимание животного, показывая мышью, ВП ослабевают. Когда мышью убирали и кошка вновь начинала дремать, амплитуда ответов вновь возрастала. Сходный результат наблюдали при привлечении внимания кошки к обонятельному раздражителю в виде запаха рыбы. Ограничение поля сознания важно для направленности и концентрации внимания и зависит от активного снижения передачи посторонней афферентной информации, благодаря чему она не проходит дальше первого синапса центрального афферентного пути.

В зависимости от места раздражения РФ возникают облегчающие или тормозящие влияния на рефлексы поддержания позы, растяжения, фазическую двигательную активность, децеребрационную ригидность. Более ста лет назад в 1862 г. И.М. Сеченов, работая в лаборатории Клода Бернара и экспериментируя на лягушках, показал, что наложение кристаллика соли на область зрительных бугров у лягушки вызывает торможение спинномозговых рефлексов. На основании этих опытов И.М. Сеченов сделал два кардинальных открытия. Одно из них - открытие центрального торможения было оценено сразу, другое - роль ретикуло-спинальных влияний - удалось понять лишь после 1946г., когда Рен-шоу установил, что торможение спинальных мотонейронов связано с разрядами вставочных нейронов, вызываемых через возвратные коллатерали аксонов этих нейронов. Эти вставочные клетки впоследствии получили название клеток Реншоу. Впоследствии Мэгун и Рейнис показали, что электрическое раздражение РФ продолговатого мозга тормозит спинномозговые рефлексы, а после де-церебрации снижает ригидность мускулатуры. Подобные эффекты возникают лишь при раздражении вентромедиальной части продолговатого мозга. Перерезки спинномозговых

проводящих путей позволили установить ход волокон, по которым возбуждение от РФ идет к нейронам спинного мозга. Эти волокна действуют на клетки Рейншоу и усиливают их действие. Кроме того, импульсы из РФ через вставочные нейроны могут непосредственно тормозить деятельность мотонейронов спинного мозга. После кратковременного раздражения участков РФ возникает облегчение рефлекторной деятельности спинного мозга. Было высказано предположение, что в РФ есть нейроны, оказывающие активирующее действие на спинной мозг. Эксперименты с раздражением участков мозга подтвердили это предположение. В промежуточном мозге - гипоталамусе, сером веществе покрышки среднего мозга и варолиевого моста к периферии от тех участков, раздражение которых вызывает тормозящее влияние, расположены нейроны РФ, активирующие рефлекторную функцию спинного мозга. Механизм влияния РФ на мышечный тонус был выяснен Р. Гранитом и Каада. Они показали, что ретикуло-спинальные влияния могут в значительной мере увеличивать или снижать частоту разрядов, поступающих по гамма-афферентам к мышечным волокнам и, таким образом, изменять обратную импульсацию, поступающую от них, тем самым влияя на мышечный тонус. Таким образом, способность влиять на проприоцептивную обратную афферентацию с мышечных вертен путем облегчения или торможения гамма-импульсации обеспечивает эти механизмы дополнительным мощным средством воздействия на двигательную систему, не считая прямых влияний на альфа-мотонейроны и вставочные нейроны (клетки Реншоу).

9.3. Лимбическая система

На медиальной поверхности полушарий головного мозга расположены структуры, которые присутствуют у всех млекопитающих. Это **лимбический мозг** - комплекс структур конечного, промежуточного и среднего отделов мозга, составляющих субстрат для проявления наиболее общих состояний организма (сон, бодрствование, эмоции, мотивации). Термин лимбическая система (ЛС) был введен в 1952 году Мак-Лейном. Основную часть лимбической системы составляют структуры, относящиеся к древней, старой и новой коре, расположенной преимущественно на медиальной поверхности полушарий головного мозга, и многочисленные подкорковые образования, тесно с ними связанные. На начальном этапе развития позвоночных животных структуры лимбической системы обеспечивали все важнейшие реакции организма (пищевые, ориентировочные, оборонительные, половые). Эти реакции формировались на основе первого дистантного чувства - обоняния. Некоторые из этих структур, в частности гиппокамп, долгое время считали высшими центрами обоняния, поэтому эти структуры иногда называют еще обонятельным мозгом. Связь же лимбической системы с деятельностью внутренних органов дала основание обозначить всю эту систему структур как **висцеральный мозг**.

Лимбическая система состоит из следующих образований:

1. Часть ядер передних отделов **таламуса**.

2. **Гипоталамус**, расположенный ниже таламуса. Здесь находятся нейроны, специфически влияющие на активность вегетативной н.с. (и тем самым на сердце, дыхание и т.д.). Именно эти области контролируют большинство физиологических изменений, сопровождающих эмоции.

3. **Миндалина** расположена в глубине мозга в задней части височной доли. Это клеточное скопление нейронов величиной с орех. Эксперименты на животных свидетельствуют, что миндалина ответственна за агрессивное поведение и реакцию страха.

4. **Гиппокамп** расположен в медиальной части височной доли рядом с миндалиной. Гиппокамп участвует в интеграции различных форм сенсорной информации. Его повреждение приводит к нарушению памяти - неспособности запоминать новую информацию.

5. **Поясная извилина** - часть коры, расположенной на медиальной поверхности полушарий. Поясная извилина окружает гиппокамп и другие структуры лимбической системы.

6. **Свод** - скопление волокон, которые соединяют гиппокамп с гипоталамусом.

7. **Перегородка** (*septum*) получает входные сигналы через свод от гиппокампа и посылает выходные сигналы в гипоталамус.

Таким образом, сигналы, поступающие из органов чувств, поступают в кору, проходя два пути: 1 - через структуры лимбической системы и ретикулярной формации; 2 - по специфическим лемнисковым путям через релейные ядра таламуса. Сигналы, исходящие из коры, тоже проходят через структуры ЛС и РФ. В структурах лимбической системы происходит взаимодействие экстероцептивных (слуховых, зрительных, обонятельных и др.) и интероцептивных воздействий. Объединяя образования конечного, промежуточного и среднего мозга, лимбическая система обеспечивает формирование наиболее общих функций организма, реализующихся через целый спектр отдельных или сопряженных частных реакций. Основная роль лимбической системы состоит в следующем: во-первых, это система пробуждения и поддержания бодрствования; во-вторых, система, обеспечивающая формирование эмоциональных реакций и эмоционального поведения. В поддержании бодрствования, наряду с ретикулярной формацией мозгового ствола и таламуса, принимает участие и лимбическая система.

Таким образом, в головном мозге млекопитающих существует по крайней мере две системы неспецифической активации: *ретикулярная* и *лимбическая*. Активное состояние лимбической системы может сопровождаться разными функциональными состояниями ретикулярной активации. Так, при регистрации электрической активности мозга показано, что активация гиппокампа сопровождается появлением тета-ритма, а активация РФ десинхронизацией электрической активности. Формирование поведенческого акта на основе любой мотивации начинается с ориентировочно-исследовательской реакции, которая также реализуется при обязательном участии лимбической

системы. Многочисленные эксперименты показывают, что слабые раздражения лимбических структур при отсутствии специфической эмоциональной реакции всегда вызывают настораживание или ориентировочно-исследовательскую реакцию (ОИР). С ОИР тесно связано выявление животными в окружающей среде значимых для данной ситуации сигналов и их запоминание. В осуществлении механизмов ориентировки, обучения и запоминания большая роль отводится гиппокампу и миндалевидному комплексу. Разрушение гиппокампа резко нарушает кратковременную память. Во время раздражения гиппокампа и какое-то время после него животные теряют способность отвечать на условные раздражители. Таким образом, лимбическую систему следует рассматривать как центр интеграции вегетативных и соматических компонентов реакций высокого уровня, обеспечивающую возникновение и реализацию конкретных эмоциональных и мотивационных состояний, в отличие от ретикулярной системы, которая обеспечивает формирование общих состояний организма (уровни активации, состояния сна и бодрствования, формирование сознания).

10. Мозжечок, строение и функции

Мозжечок - уменьшительная форма от слова мозг. Это действительно малый мозг. Мозжечок играет первостепенную роль в регуляции позы и движений. Большинство движений могут оптимально осуществляться только при участии мозжечка. Мозжечок согласовывает активность моторной коры и спинного мозга, обеспечивая гладкое выполнение контролируемых им тонких движений. Мозжечок играет важную роль при выполнении быстрых и последовательных движений (работа машинистки, игра пианиста). Мозжечок как надсегментарная структура появляется на ранних этапах филогенеза позвоночных (впервые у рыб), причем степень его развития определяется сложностью двигательной активности организма. В то же время мозжечок не является жизненно необходимым органом. У людей с врожденным отсутствием мозжечка не наблюдается серьезных двигательных нарушений. У млекопитающих мозжечок представляет собой крупный вырост варолиевого моста, состоящий из двух полушарий и непарного отдела - червя, который составляет его среднюю часть. Со стволовой частью мозга мозжечок соединяется тремя парами ножек. Самые толстые, средние ножки как бы охватывают продолговатый мозг и, расширяясь, переходят в варолиев мост. Верхние ножки начинаются в зубчатых ядрах мозжечка и идут к четверохолмию. Третья пара ножек (нижняя) спускается вниз и сливается с продолговатым мозгом. Афферентные волокна приходят в мозжечок преимущественно в составе средних и нижних ножек. Эфферентные - через верхние ножки.

В мозжечок поступает непрерывный поток сигналов от спинного мозга, коры больших полушарий и вестибулярных ядер. Благодаря связям со спинным мозгом и стволом мозжечок получает информацию от рецепторов мышц, сухожилий, суставов, а также от зрительного, слухового и вестибу-

лярного аппарата. Этот огромный приток сенсорной информации служит в конечном итоге для регуляции двигательных функций. Мозжечок в конечном итоге выполняет двойную функцию: 1 - как контролирующее устройство он прослеживает каждое движение; 2 - как компьютерной определяет все параметры этого движения и вносит коррективы, работая как сервомеханизм по принципу обратной связи. Мозжечок не обладает способностью хранить информацию, т.е. памятью. Он осуществляет лишь обработку данных о результатах выполняемых движений. Он не программирует движения, а исполняет подчиненные функции, видоизменяя временные параметры или программы движений по мере их осуществления, тогда как командную роль выполняют другие структуры. Считают, что мозжечок располагает копией программы движений, которую выполняют нейроны двигательной коры. Мозжечок согласовывает активность моторной коры и спинного мозга, обеспечивая гладкое выполнение контролируемых движений. Когда мы пытаемся достать кончик носа пальцем, общими движениями руки руководят базальные ганглии, но именно мозжечок управляет заключительным прикосновением. Мозжечок управляет быстрыми и последовательными движениями, например пианиста или машинистки.

Таким образом, мозжечок - одна из интегративных структур мозга, принимающая участие в координации и регуляции произвольных и непроизвольных движений, вегетативных и поведенческих реакций. Принцип работы мозжечка заключается в следующем: к нему поступает обширная информация от вестибулярного аппарата, мышечных, кожных рецепторов, интерорецепторов от КБП. Эта информация обрабатывается в коре мозжечка. Результаты обработки передаются на ядра мозжечка, которые управляют деятельностью красного и вестибулярного ядер, РФ. Кроме того, информация идет в кору, где используется для составления программ движений.

Реализация этих функций облегчается следующими особенностями строения мозжечка: 1 - он имеет необычайно регулярную структуру, кора построена однотипно, имеет стереотипные связи, что создает условия для быстрой обработки информации; 2 - основной клеточный элемент коры - клетки Пуркине, имеют множество входов и один выход, коллатерали которого заканчиваются на ядрах мозжечка; 3 - на клетки Пуркине проецируются все виды возбуждений: проприоцептивные, зрительные, слуховые, вестибулярные и т.д.; 4 - выходы мозжечка связаны со спинным мозгом, КБП, со стволом.

Полушария мозжечка разделяются глубокими бороздами на доли. В свою очередь каждая доля параллельными бороздками разделена на *извилины*. На разрезе его отдельные складчатые дольки по виду напоминают листья. Они так и называются - *листки мозжечка*. В каждом из них, изгибаясь вместе с наружной поверхностью, повторяется одна и та же слоистая структура. Каждую долю обозначают как классическими названиями, так и римскими цифрами. В соответствии с классификацией, предложенной О.

Ларселом, в мозжечке в зависимости от филогенетического возраста выделяют следующие образования.

Древний мозжечок (архицеребеллум) представлен флокулонодулярной долей. Здесь заканчиваются проекции от вестибулярных ядер продолговатого мозга, что объясняет значение мозжечка в регуляции равновесия.

Старый мозжечок (палеоцеребеллум) включает в себя участок червя, соответствующий передней доле, пирамиды, язычок и парафлокулярный отдел. В старом мозжечке находятся проекции восходящих спинномозжечковых трактов, несущих информацию от рецепторов мышц.

Новый мозжечок (неоцеребеллум) представлен полушариями и участками червя, расположенными каудальнее первой борозды. Новый мозжечок особенно развит у высших млекопитающих. К новому мозжечку по трактам, переключающимся в области варолиевого моста, поступает афферентная импульсация из лобных, теменных, височных и затылочных областей коры больших полушарий, что обуславливает его участие в анализе зрительных и слуховых сигналов и организации соответствующих реакций.

Основную массу мозжечка составляет *белое вещество*, в котором находятся ядра - скопления *серого вещества*. В каждом полушарии имеется по три ядра: *зубчатое ядро* (nucl. dentatus), *пробковидное ядро* (nucl. emboliformis) и *шаровидное ядро* (nucl. globus). В средней части мозжечка - *черве* (vermis) расположены два ядра шатра (nucl. fastigii). Из этих ядер у приматов наиболее развито зубчатое ядро, что соответствует большей величине полушарий. Верхняя поверхность полушарий мозжечка состоит из серого вещества толщиной от 1 до 2,5 мм и называется *корой мозжечка*. Кора имеет специфическое строение, нигде не повторяющееся в ЦНС. В ней различают три слоя: поверхностный, или молекулярный, слой, состоящий из параллельных волокон, разветвлений аксонов и дендритов второго и третьего слоя. Второй слой - слой клеток Пуркине, или ганглиозный. Третий, или внутренний, слой - гранулярный, или зернистый. Внутренний, или зернистый, слой образован тесно прилегающими друг к другу клетками-зернами. Подсчитано, что в коре мозжечка обезьяны плотность клеток-зерен составляет до 2 млн. на 1 мм³. У человека она достигает 3-5 млн на 1 мм³ (всего около 10 млрд.).

Афферентные пути в кору мозжечка представлены тремя системами.

1. Лазающие, или лиановидные, волокна идут из нижних олив продолговатого мозга. Лазающие волокна широко ветвятся неподобно лианам, оплетают дендриты клеток Пуркине. Каждая клетка Пуркине получает синаптические связи только от одного волокна, которое оказывает сильное возбуждающее воздействие на клетки Пуркине.

2. Мшистые, или моховидные, волокна идут от ядер моста и оканчиваются на клетках-зернах. У человека насчитывают до 50 млн. мшистых волокон, образующих четыре афферентных канала. I - от вестибулярных ядер поступает возбуждение с рецепторов лабиринтов. II - спинномозжечковые пути. III - через ядра моста в мозжечок поступают импульсы от коры лобной и

височной долей БП. IV - от РФ ствола и среднего мозга. На клетки Пуркине мшистые волокна оказывают как тормозящее, так и возбуждающее действие. Однако в любом случае конечное действие клеток мозжечка всегда является тормозным. Разряды клеток Пуркине, возникающие под действием мшистых или лиановидных волокон, приводят к торможению ядер мозжечка. Таким образом, все нейроны, тела которых расположены в коре мозжечка, выполняют тормозную функцию (из 5 видов нейронов 4 тормозные). Ни в одном другом отделе ЦНС нет такого преобладания торможения над возбуждением.

3. Адренергические волокна поступают в кору мозжечка из голубого пятна среднего мозга. Голубое пятно содержит нейроны, синтезирующие норадреналин. Показано, что активность голубого пятна усиливается при любых воздействиях на организм. Вероятно, нейроны голубого пятна регулируют возбудимость нейронов коры мозжечка.

Таким образом, импульсация поступает в мозжечок из КБП, ствола мозга, спинного мозга. Спинной мозг передает сведения о положении конечностей, туловища, головы, шеи, глаз. Всю эту информацию интегрируют клетки Пуркине. Эти нейроны дают серии частых разрядов и большую часть времени находятся в активном состоянии, что, по-видимому, свидетельствует об их постоянном контроле над положением туловища, конечностей и головы. Нейроны Пуркине в свою очередь изменяют активность нейронов глубинных ядер мозжечка. Активность этих ядер видоизменяет активность нейронов моторной коры. Поскольку любое возбуждение, поступившее в мозжечок, пройдя самое большее через два синапса, превращается в торможение за время, не большее 100 мсек, происходит как бы автоматическое стирание информации, что, возможно, играет важную роль при участии мозжечка в осуществлении быстрых движений.

Функции мозжечка. Основное значение мозжечка состоит в дополнении и коррекции деятельности остальных двигательных центров. Он отвечает за: 1) регуляцию позы и мышечного тонуса; 2) исправление (при необходимости) медленных целенаправленных движений в ходе их выполнения и координацию этих движений с рефлексом поддержания позы; 3) правильное выполнение быстрых произвольных целенаправленных движений, т.е. команд от коры головного мозга. 4) участие в контроле висцеральных функций. Эти функции регулируют разные зоны и области мозжечка.

Поддержание позы выполняет в основном средняя часть мозжечка - червь. Он получает афферентную импульсацию от соматосенсорной системы и в свою очередь оказывает через ядро шатра влияние на ядро Дейтерса, а также на РФ продолговатого мозга. Таким образом, червь мозжечка непосредственно связан со стволовыми центрами, отвечающими за регуляцию позы. Удаление этого отдела мозжечка (червя) приводит к растормаживанию ядра Дейтерса и т.о. способствует усилению ригидности разгибателей дечеребрированного животного. Напротив, при раздражении червя тонус разгибателей снижается. Таким образом, благодаря червя мозжечка обратная

афферентация, постоянно сигнализирующая о позе и выполнении движения, мгновенно обрабатывается для решения вопроса о том, следует ли поддерживать или изменить положение тела.

Промежуточная часть мозжечка участвует в коррекции движений в процессе их выполнения. К промежуточной части мозжечка поступают афферентные сигналы от соматосенсорной системы и двигательных областей коры. Афферентные сигналы от промежуточной части через вставочное ядро (или шаровидное или пробковое) поступают к стволовым двигательным центрам, в частности к красному ядру, а также через таламус опять к двигательной коре. Благодаря тому, что в промежуточную часть мозжечка по коллатералиям кортикоспинального тракта заранее поступают сведения о готовящемся движении, этот отдел участвует: 1 - в координации позных и целенаправленных движений (например, когда необходимо в определенный момент времени сместить центр тяжести тела); 2 - в коррекции выполняемых движений, путем посылки сигналов к красному ядру, а также непосредственно влияя на двигательную область коры.

Полушария мозжечка участвуют в регуляции быстрых целенаправленных движений. К полушариям мозжечка поступает афферентная импульсация от всех областей КБП. В состав этих цереброцеребеллярных трактов входит более 20 млн. нервных волокон, т.е. в 20 раз больше, чем в состав кортикоспинально-го тракта. Информация о замысле движения, передающаяся по этим путям к двигательным системам, превращается в полушариях мозжечка и его зубчатом ядре в программу движения, которая посылается к двигательным областям коры через вентролатеральное ядро таламуса. После этого становится возможным осуществление движения. Зубчатое ядро посылает также сигналы к стволовым двигательным центрам через красное ядро. Эти пути используются для генерации и осуществления быстрых баллистических целенаправленных движений. Такие движения производятся настолько быстро, что управлять ими через соматосенсорные обратные связи невозможно по временным параметрам.

Афферентные сигналы из мозжечка в спинной мозг регулируют силу мышечных сокращений, обеспечивая следующие способности: длительного тонического сокращения мышц, сохранение оптимального тонуса покоя и при движениях, быстрого перехода от сгибания к разгибанию и наоборот.

Л.А. Орбели было установлено, что раздражение мозжечка вызывает целый ряд вегетативных рефлексов: расширение зрачков, повышение АД. Удаление мозжечка вызывает нарушения в деятельности сердечно-сосудистой системы, дыхании, моторике и секреции желудочно-кишечного тракта. Эти наблюдения позволили Л.А. Орбели и другим отечественным физиологам считать мозжечок не только регулятором моторной деятельности, но и адаптационно-трофическим органом, регулирующим возбудимость вегетативных и соматических центров. Однако механизмы вегетативной регуляции не ясны. Возможно, влияния мозжечка опосредуются РФ и гипоталамусом, а затем передаются на периферию.

Основные функции мозжечка определяют и расстройства при нарушении его деятельности. Происходит нарушение статических и статокINETических рефлексов, особенно страдают произвольные движения. Это свидетельствует о том, что мозжечок влияет на рефлексы, осуществляемые стволом мозга, а также на моторную зону коры БП. У человека мозжечковые расстройства проявляются в том, что при стоянии он сильно шатается, а при закрывании глаз падает или ходит зигзагами, движения не координированы, нарушена способность производить быстрые движения антагонистическими группами мышц: сгибание, разгибание (симптом - адидохокинез). Первые описания двигательных нарушений при удалении мозжечка у животных были сделаны в 1893 г. Лючиани. Он описал три симптома: атонию, астению и астазию. Впоследствии были описаны и другие симптомы: атаксия, дезэквилибрация, дисметрия.

Атония - потеря тонуса мышц. Особое значение имеет задняя доля мозжечка и зубчатое ядро.

Астения - быстрая утомляемость за счет повышенного обмена веществ и некоординированного сокращения мышц.

Астазия - мышцы теряют способность к слитому тетаническому сокращению, в результате голова, туловище и конечности непрерывно дрожат и качаются, особенно при произвольных движениях.

Атаксия - нарушение координации движений, движения рук и ног при ходьбе неловкие, слишком сильные, размашистые (пьяная походка).

Дезэквилибрация - нарушения равновесия, особенно при удалении флор-ло-нодулярной доли, животное не способно стоять, сидит только прислонившись спиной к стене.

Дисметрия - расстройство силы, скорости, направления движений.

Поскольку повреждение мозжечка ведет к расстройствам движений, которые были приобретены человеком в результате обучения, можно сделать вывод, что сам процесс обучения реализуется с участием мозжечковых структур.

11. Стриопаллидарная система

Кроме структур ствола мозга и мозжечка в регуляции и осуществлении движений, особенно произвольных, участвуют таламус, кора БП и базальные ганглии. Термин базальные ганглии означает, что эти ганглии (скопления нервных клеток) лежат у основания больших полушарий. Таким образом, **базальные ганглии** - совокупность подкорковых ядер, расположенных в белом веществе больших полушарий. Базальные ганглии выполняют связующую роль между ассоциативными и двигательными областями коры головного мозга с остальными структурами НС. Значение этих образований особенно проявляется при их поражении, сопровождающемся тяжелыми нарушениями мышечного тонуса, позы и движений.

К базальным ганглиям относят: 1 - полосатое тело (стриатум или неостриатум). Стриатум подразделяют на две части: длинное изогнутое хвостатое ядро (п. caudatus) и скорлупу (putamen); 2 - бледные шары (паллидум), подразделяющиеся на внутренние и наружные отделы; 3 - ограда (claustrum). Эти образования формируют т.н. стриопаллидарную систему, которую подразделяют на неостриатум (полосатое тело), т.к. впервые появляется у рептилий, и палеостриатум (бледные шары). Некоторые исследователи относят сюда черную субстанцию, субталамическое ядро (люисово тело) и миндалевидные ядра. Структуры стриопаллидарной системы принимают активное участие в механизмах отбора, сличения и интеграции сенсорной информации в стадиях афферентного синтеза и принятия решения.

Афферентные и эфферентные связи базальных ганглиев. Большая часть афферентных сигналов, приходящих к базальным ганглиям, поступает в полосатое тело. Эти сигналы приходят в основном из трех источников: 1) от всех областей коры БП: лобной, теменной, височной; 2) от внутримышечных (интраламинарных) ядер таламуса и ядер средней линии, относящихся к РФ. Через эту систему стриопаллидум получает мощную сенсорную информацию от ядер таламуса, эмболиформного и коровельного ядер мозжечка, а также неспецифическую информацию от ядер РФ; 3) дивергентные (т.е. афферентные и эфферентные) связи от черной субстанции (по дофаминергическому пути). Черная субстанция оказывает влияние на стриопаллидарную систему с помощью медиатора дофамина. Эфферентные волокна от стриатума идут к бледному шару и черной субстанции. От черной субстанции начинается не только дофаминергический путь к полосатому телу, но и пути, идущие к таламусу. От внутреннего отдела бледного шара берет начало самый важный из всех эфферентных трактов базальных ганглиев, заканчивающийся в таламусе (переднеventральное и вентролатеральные ядра), а оттуда к двигательным областям коры.

Таким образом, полосатое тело является своеобразным коллектором афферентных входов стриопаллидарной системы. В противоположность полосатому телу бледный шар является сосредоточением выходных афферентных путей. Аксоны нейронов из бледного шара идут к ядрам промежуточного и среднего мозга, в том числе к красному ядру, где начинается руброспинальный тракт. Базальные ганглии играют роль промежуточного звена в цепи, связывающей двигательные области коры со всеми ее остальными областями. Многочисленные связи стриопаллидарной системы с различными отделами мозга свидетельствуют об ее участии в процессах интеграции, однако до настоящего времени функции базальных ганглиев до конца не ясны, что обуславливает наличие разных точек зрения на ее роль в механизмах мозговой деятельности.

По данным В.А. Черкеса, паллидум представляет собой неспецифическое ядро, осуществляющее функцию посредника эфферентной импульсации хвостатого ядра и скорлупы. Им постулируется представление о замкнутом круге импульсации: неостриатум - паллидум - таламус - лобные

доли - неостриатум. Этому кругу, названному Черкесом каудальной петлей, придается большое значение в интеграции нервных процессов на высших уровнях мозга - генезе син-хроактивности регуляции сна. Кора регулирует реакцию нейронов неостриату-ма. Хвостатое ядро оказывает двойное влияние на более древнюю структуру - бледные шары: возбуждающее и тормозящее, причем с некоторым преобладанием тормозных влияний. Двухстороннее разрушение стриатума не приводит к тяжелым последствиям для животного. Однако в первое время после операции наблюдаются изменения поведения (животные не реагируют на световые, звуковые, тактильные, вестибулярные раздражители, ослаблена ориентировочная реакция, наличие бесцельных движений, часто направленных прямо вперед, несмотря на препятствия). Избирательные локальные повреждения хвостатого ядра дают разные эффекты, причем эти эффекты аналогичны симптомам, возникающим при разрушении областей коры, которые посылают проекцию к соответствующему участку стриатума. При повреждении хвостатого ядра у обезьян наблюдали повышение двигательной активности, агрессивности, половую и пищевую возбудимость. Электрическая стимуляция хвостатого ядра вызывает следующие изменения: циркулярная реакция - поворот головы и глаз в сторону, противоположную раздражаемому ядру. Эта реакция имеет вид хорошо скоординированного движения, имитирующего поворот головы при ориентировочной реакции. Реакция торможения - прерывание любой спонтанной активности с сохранением положения тела и постурального тонуса (животное застывает в том положении, в каком его застала стимуляция ядер). Более длительное раздражение вызывают состояние инактивации, адинамии и сна. Тормозной эффект стимуляции хвостатого ядра не наблюдается, если произвести повреждения бледных шаров и миндаины. Разрушение бледных шаров вызвало у кошек в течение 2-3 недель снижение двигательной активности, сонливость, снижение ориентировочных, оборонительных, пищевых рефлексов, поведенческих реакций. Между тем у таких животных при этом регистрировались ВП в соответствующих проекционных зонах коры. Из этих данных делают вывод, что паллидум является у животных одной из тех структур, на уровне которых происходит переработка сенсорных раздражений для реализации поведенческого акта. У обезьян двухстороннее разрушение паллидума приводило к потере содружественных движений, к общей пассивности, каталептическим явлениям (животное сохраняло приданную ему неудобную позу), уменьшению и замедлению движений. Для стимуляции бледных шаров (у человека) характерны эффекты в виде изменения мышечного тонуса, особенно в контрлатеральных конечностях (тоническое сгибание), вегетативно-сосудистые реакции. Происходит ускорение или замедление движений, замедление речи, ускорение или замедление счета. Электрическая стимуляция бледных шаров вызывала у обезьян насильственные двигательные реакции, напоминающие ориентировочную. Одновремен-

ное раздражение ядра покрышки и паллидума вызывало возникновение тремора.

Между скорлупой и островковой корой расположена ограда (клауструм), которая филогенетически является самым новым образованием из базальных ганглиев. В связи с многочисленностью эфферентных связей ограды, иннервирующих все поля неокортекса и глубоких структур мозга, это ядро участвует в организации различных функций: двигательных, вегетативных, организации эмоций, регуляции сна. Клауструм признается важным интегративным ассоциативным центром, имеющим отношение к ориентировочному рефлексу, сексуальному поведению, входит в общую тормозную систему мозга. Повреждение ограды с левой стороны приводит к нарушениям речи, а полное ее разрушение вызывает афонию, при полном сохранении сознания. Стимуляция ограды во время еды тормозит поедание пищи.

Описан ряд двигательных расстройств, возникающих при поражении стриопаллидарной системы у человека. Их поражение приводит преимущественно к ригидности, акинезии, тремору в условиях покоя, неконтролируемым произвольным движениям. (В отличие от этого, поражения мозжечка дают гипотонию, асинергию, тремор движения). Наиболее известен синдром Паркин-сона (дрожательный паралич). Больных с такой патологией легко узнать по маскообразному лицу (восковидная ригидность или гипертонус), отсутствию или резкому уменьшению жестикуляции, осторожной походке мелкими шажками, дрожанию рук. Характерные симптомы: акинезия, ригидность, тремор покоя (статический тремор). Акинезия состоит в том, что больному трудно начать и закончить движение. Ригидность состоит в увеличении мышечного тонуса. При пассивных движениях мышцы расслабляются не постепенно, а как бы ступенчато (симптом зубчатого колеса). Тремор покоя, частотой 4-7 гц, исчезает при целенаправленных движениях. Ригидность и тремор можно считать проявлениями чрезмерной активности базальных ганглиев в результате их растормаживания. Синдром Паркинсона, возможно, связан с разрушением (тормозного) пути от черной субстанции к полосатому телу. В области полосатого тела из волокон этого пути выделяется медиатор дофамин. У людей, страдающих этим заболеванием, часто на вскрытиях обнаруживают дегенерацию нейронов черной субстанции, а следовательно, отсутствие дофамина. Проявления паркинсонизма, в частности акинезия, иногда успешно лечатся введением препарата L-дофа. (L-дофа - предшественник дофамина, т.к. сам дофамин не проникает через гематоэнцефалический барьер). Напротив, стереотаксическое разрушение ядер бледного шара и таламуса, при котором прерываются пути к двигательной коре, приводит к подавлению произвольных движений, но не снимает акинезии. Таким образом, причина возникновения болезни Паркинсона обусловлена дисфункцией как полосатого тела, так и структур среднего мозга, которые функционально объединены в стриопаллидарную систему.

По существующей на сегодняшний день точке зрения, базальные ганглии являются одним из уровней системы регуляции движений. Получая информацию от ассоциативных зон коры, базальные ганглии участвуют в создании программы целенаправленных движений. Далее информация от них поступает в таламус, где интегрируется с сигналами от мозжечка. Из таламуса сигналы поступают к двигательной коре. Предполагается, что хвостатое ядро осуществляет регуляцию моторного поля коры, посредством влияний на ее сенсорный вход. Есть гипотезы (Buser, 1966, Divac, 1968), что хвостатое ядро выполняет роль дублера неспецифического таламуса (Бюзер) и двигательной коры (Дивак), работающего по принципу обратной связи. Бледный шар выполняет роль коллектора, обеспечивая связи полосатого тела с ядрами таламуса, гипоталамуса, субталамуса и ствола. Однако в последнее время появились работы, указывающие на участие стриопаллидарной системы в когнитивных процессах. Так, введение агентов, вызывающих освобождение дофамина в неостриатуме, вызывало шизофреноподобные расстройства. Работами Н.П. Бехтеревой и сотр. было показано участие нейронов хвостатого ядра и бледного шара в процессах восприятия и опознания зрительных стимулов, которое заключалось в достоверном изменении межимпульсных интервалов активности. В процессе восприятия и опознания стимулов, а также выполнения психологических тестов происходило изменение физических свойств этих структур (импеданса ткани, напряжения кислорода).

Таким образом, базальные ганглии головного мозга являются интегративными центрами организации моторики, эмоций, ВИД. Каждая из этих функций может быть усилена или заторможена активацией отдельных образований базальных ядер.

12. Структурно-функциональная организация коры больших полушарий

Эволюция коры. Наиболее значительные изменения в строении головного мозга в филогенезе происходят при выходе позвоночных на сушу. В эволюции позвоночных животных происходит резкое увеличение неокортекса. У низших млекопитающих (насекомоядные) новая кора занимает только треть площади полушарий, тогда как у человека - более двух третей. Разные по сложности формы поведения животных и человека формируются на различных уровнях головного мозга, каждый из которых вносит свой вклад в организацию физиологических функций. Высшие этажи головного мозга (корковые образования) нельзя рассматривать в отрыве от нижележащих, т.е. подкорки. Важнейший принцип эволюции физиологических систем, включая головной мозг, состоит в том, что ранее существовавшие структуры сохраняются в процессе эволюции, но уступая место новым механизмам, приобретают иную роль. Передний мозг наибольшего развития достигает у человека и состоит из двух полушарий. **Полушария** - это *подкорковые ядра и кора*, которые связаны между собой пучком нервных волокон - *мозолистым телом*.

Кора имеет 6 слоев клеток и достигает наибольшей площади и развития у человека. По данным разных авторов, в ней находится от 12 до 50 млрд. нервных клеток. Вся нервная система является симметричной. Сагиттальная плоскость (спереди назад) делит нервную систему на две зеркальные части. Левая и правая половины мозга до таламуса неотделимы друг от друга. Сопоставление представлений о поведении и организации мозга характеризовалось двумя противоположными мнениями. С одной стороны, были составлены карты мозга, на которых определенные области предназначались для бережливости, любви, жадности, памяти и т.д. С другой, считали, что мозг работает как единое целое и не существует никакой связи между отдельными областями и психическими функциями. Попытки составления функциональных карт коры мозга предпринимались на основе изучения последствий повреждения мозга, нейрохирургических операций, электрической стимуляции и нейроанатомических исследований. На сегодняшний день можно говорить о центральном и диффузном представительстве функций. Основные сенсорные и моторные функции контролируются определенными областями, психические функции связаны с совместной деятельностью ряда областей.

Строение коры. В каждом полушарии выделяют четыре доли, используя для ориентиров извилины и борозды мозга. Центральная борозда отделяет лобную долю от теменной. Она служит также ориентиром для разделения передней и задней половины полушарий. Другая борозда - латеральная (Сильвиева) отделяет височную долю от лобной и теменной. Задняя часть коры называется затылочной. В качестве пятой доли иногда отдельно выделяют лимбическую кору, находящуюся на внутренней срединной части полушарий. К ней относят части лобной, теменной и височной долей, которые дугообразно окружают промежуточный мозг. Помимо этого остается небольшой участок коры, который прикрыт краями лобной, теменной и височной долей и лежит в глубине латеральной (Сильвиевой) борозды боковой поверхности полушарий. Эту часть коры называют островок (*insula*).

Кора головного мозга представляет собой слой нервных клеток толщиной от 2 до 6 миллиметров, покрывающий все доли. В состав этой сложной высокоспециализированной структуры входит около трех четвертей всех нейронов ЦНС, число которых составляет от 15 до 50 млрд. Площадь поверхности коры составляет около 1500 см. Как один из более молодых в филогенетическом отношении отделов мозга кора получила относительно большее развитие, чем его другие части. В процессе эволюции поверхность коры образовала складки, называемые **извилинами**, благодаря чему сравнительно небольшому объему мозга соответствует большая площадь поверхности коры. Увеличение площади коры, наблюдаемое у видов, находящихся на высших ступенях филогенетической лестницы, позволило сделать вывод, что кора связана с ВНД. Особенно сильно развился неокортекс, расположенный на дорсальной и латеральной поверхности полушарий. Другой тип коры - палеокортекс - находится на базальной и медиальной поверхности

полушарий и имеет отношение к висцеральным функциям и эмоциям. Там, где мы применяем термин "кора" без специальной оговорки, мы имеем в виду неокортекс. **Кора** - это обширное скопление нейронов, причем в каждую данную область коры приходит и выходит из нее множество афферентных и эфферентных нервных волокон. Одни эфферентные волокна через подкорковое вещество идут к другим областям коры, другие эфференты идут к подкорковым центрам, в том числе к двигательным центрам мозгового ствола и спинного мозга. В коре выделяют два основных типа нейронов - это **пирамидные и звездчатые клетки**. Апикальный дендрит - наиболее типичный признак пирамидной клетки, встречающийся у многих видов. Апикальные дендриты достигают наружного (молекулярного) слоя и коры и ветвятся там во все стороны. В молекулярном слое ветви апикальных дендритов плотно прилегают друг к другу. Из-за того что их дистальные отрезки плохо прокрашиваются, молекулярный слой выглядит на поперечном разрезе как тонкая светлая пластинка в наружной части коры. Аксоны средних и больших пирамид отдают множество коллатералей в коре, а главные стволы уходят в подкорковое вещество, часть из них обратно возвращается в кору данного полушария, а часть через мозолистое тело поступает в другое полушарие. Эти клетки служат для объединения разных участков коры и такие пирамидные нейроны называют ассоциативными. Тела пирамидных нейронов, особенно крупных, находящихся в нижних слоях коры, посылают свои аксоны в нижележащие двигательные центры, это проекционные нейроны. Тела звездчатых нейронов имеют небольшую шаровидную форму с множеством коротких дендритов, что и придает им сходство со звездой. Звездчатые клетки имеют только внутрикорковые аксоны. Гистолог Лорен-те де Но описал множество возможных соединений между нейронами различных типов. Существование этих путей, первоначально описанных анатомически, в дальнейшем было подтверждено физиологическими методами.

В зависимости от клеточного строения различают 6 слоев коры. **I слой-молекулярный** беден клетками и образован в основном сплетениями нервных волокон. Это возвратные коллатерали нижележащих пирамидных нейронов, афферентные волокна из промежуточного мозга, внутрикорковые отростки. **II слой - наружный зернистый** содержит мелкие клетки диаметром 4-8 мк. Сюда подходят афференты от рецепторов и органов чувств, аксоны ассоциативных корковых пирамидных нейронов. **III слой - мелких и средних пирамид**. В этом слое оканчиваются афферентные волокна таламуса. **IV слой - внутренний зернистый**, содержит мелкие звездчатые клетки, малые и средние пирамиды. Присутствует не во всех областях. Преимущественно выражен в зрительной доле. **V слой** - состоит в основном из **больших пирамидных клеток** (клетки Беца), аксоны которых образуют пирамидные пути. **VI слой - мультиформный** - состоит из пирамидных (больших, средних и малых), звездчатых и веретенообразных клеток. Крупноклеточные слои (V и VI) считаются преимущественно эфферентными, а мелкоклеточные (II и IV) - афферентными. Основные афферентные проекционные пути

от специфических подкорковых образований подходят во II и особенно в IV слой. Эти мелкоклеточные слои наиболее развиты в центральных отделах слухового, зрительного и кожного анализаторов. Наиболее крупноклеточная кора относится к центральным отделам двигательного анализатора. Благодаря многочисленным связям нейронов одного и того же слоя и нейронам разных слоев, в частности наличию возвратных коллатералей у аксонов клеток IV слоя, восходящих к I слою, создаются внутрикортикальные нейронные системы с обратной связью или замкнутыми кольцевыми путями разной сложности. Возможно, что каждое кольцо имеет свою группу афферентных и эфферентных волокон и может рассматриваться как самостоятельная физиологическая единица, в которой происходит распространение возбуждения во всех направлениях (Лоренте де Но).

Разные области коры характеризуются различной толщиной и составом клеточных слоев. Эти вариации занимают определенные, ясно ограниченные территории. В большом мозге млекопитающих насчитывают 11 хорошо выявленных больших корковых областей. На основании гистологических и физиологических исследований каждая такая область была разделена еще на несколько самостоятельных участков.

В начале века анатомом Полем Бродманом (1909) была составлена citoархитектоническая карта коры мозга человека, состоящая из 11 областей и 52 полей. В настоящее время особое функциональное значение признается только за большими областями, обладающими четкими отличительными чертами. Архитектонические поля лобной (44, 45), верхней височной (21, 22) и теменно-затылочной (17, 18, 19 и 37, 39, 40) областей - это структуры, филогенетически наиболее связанные с корковыми концами соответствующих анализаторов.

Функциональная организация коры. Кора головного мозга у человека, вероятно, наиболее сложна по структуре и наиболее многообразна по функциям из всего того, что мы знаем. Согласно гипотезе американского физиолога Вернера Маунткастла, механизмы ее функционирования сходны у всех людей. И все-таки активность ее нейронных ансамблей создает у каждого из нас уникальное сознание собственного "Я", отличного от всех других. Маунткастлом был предложен принцип структурно-функциональной организации коры. Он базируется на трех постулатах. Во-первых, кора головного мозга состоит из сложных многоклеточных ансамблей нейронов. Основная структурно-функциональная единица - ансамбль или колонка образована примерно 100 вертикально связанными нейронами всех слоев коры. В такую мини-колонку входят: 1 - нейроны, получающие входные сигналы от подкорковых структур, например, от специфических сенсорных и моторных ядер таламуса; 2 - нейроны, получающие входные сигналы из других областей коры; 3 - все нейроны локальных сетей, образующие вертикальные клеточные колонки; 4 - клетки, передающие выходные сигналы обратно к другим областям коры, таламусу, лимбической системе. Главное заключается в том, что сенсорные сигналы, идущие от одного и того же участка, воз-

буждают группу нейронов, расположенных по вертикали. Во-вторых, несколько таких сходных в своей основе простых вертикальных ансамблей могут объединяться с помощью межколоночных связей в более крупную единицу, перерабатывающую информацию - модуль или модулярную колонку. Хотя плотность клеток в слоях разных частей коры различна, структура и функции таких модулярных колонок однотипны. Колонки различаются лишь по источнику получаемых ими входных сигналов и по пунктам, которым адресуются их выходные сигналы. В-третьих, модули не только получают и обрабатывают информацию. Они совместно функционируют в составе обширных петель, по которым информация, выходя из колонок, передается

другим кортикальным и субкортикальным мишеням, а затем возвращается обратно в кору. Эти петли обеспечивают упорядоченное повторное поступление информации в кортикальные ансамбли. По подсчетам Маунткастла, у человека в такой организационной структуре участвуют миллиарды нейронов, образующих колонки в коре большого мозга. Такая организация коры, по мнению Маунткастла, может служить основой для объяснения предполагаемых механизмов сознания и мышления. Каждый модуль действует как единица, перерабатывающая информацию. Модули группируются в более крупные совокупности, которые мы называем первичной зрительной, слуховой или двигательной корой в зависимости от того, откуда в основном получает информацию данная совокупность модулей. Но поскольку переработка информации ведется в параллельных каналах, каждая из этих совокупностей, выполняющих одну главную функцию, содержит также более мелкие подгруппы вертикальных единиц, каждая из которых связана с особыми подгруппами других совокупностей, выполняющих свои специфические первоочередные функции. Эти взаимосвязанные подгруппы представляют собой специфическим образом соединенные части сети нейронов, которая может широко разветвляться по всей коре.

Такая организация может обладать двумя важными особенностями. Во-первых, любая подгруппа модулей может входить в состав различных систем. Каких именно - это зависит от получаемой в данный момент информации. Во-вторых, и это наиболее важное, осуществление самой сложной функции - способности прийти к какой-то форме абстрактного заключения "о себе и мире" - может быть результатом деятельности всей системы в целом. Небольшие повреждения (мозга или коры) не смогут уничтожить этот результат в целом, а могут лишь ухудшить его. Процесс восстановления после обширных повреждений связан со способностью сохранившихся подгрупп в уцелевших совокупностях к новому объединению.

Функциональные области коры. Каждая доля коры мозга связана с различными функциями. В затылочной доле расположены зрительные центры, в височной - слуховые. В передней части теменной - соматосенсорные. В зависимости от характера распространения возбуждения по коре в каждой области коры выделяют следующие зоны. Зоны, получающие возбуждение

от органов чувств или управляющие движениями, называются **первичными зонами**. Различают первичные *сенсорные* и *моторные зоны*. Первичные сенсорные зоны есть во всех областях: теменной, височной и затылочной и лобной долях. Они обладают высокой модальной специфичностью: каждая из них активируется только стимулами определенной модальности. В затылочной доле расположены первичные зрительные центры. В передней части теменной - соматосенсорные, получающие возбуждение от органов чувств или управляющие движениями, называются первичными зонами. Первичные моторные зоны лобной доли управляют определенными частями тела. Все первичные области топологически организованы так, что в коре существует упорядоченное представительство

различных частей тела, определенных частей поля зрения, свойств звуков. Их повреждение приводит к строго определенным дефектам: слепота в одной части поля зрения, избирательная потеря слуха, утрата чувствительности или паралич в определенной части тела. Число утраченных "сенсорных окон" зависит от размера повреждения коры и зоны представительства.

Среди всех этих полей первой удалось выделить зону первичной зрительной коры (17), которая на поперечных срезах выглядит слоистой или полосатой (лат. *stria* - полоса). Стриарная кора имеет шесть слоев. По данным американского нейрофизиолога Д. Хьюбела верхний слой представлен отростками клеток нижележащих слоев. В 4 слой приходят волокна из НКТ. Верхние слои 2 и 3 посылают сигналы в другие области коры. Из 5 слоя волокна идут в средний мозг, в верхние бугорки четверохолмия. Из 6 слоя волокна направляются обратно в НКТ. Наиболее заметные различия между клетками корковых слоев наблюдаются в сложности их реакций. Многочисленные связи идут вверх и вниз, тесно объединяя разные слои. Горизонтальные связи имеют обычно длину 1-2 мм. Такое ограничение горизонтальной передачи в коре приводит к важным последствиям. Входы и выходы зрительной коры организованы по топографическому принципу. В соответствии с отображаемой точкой на сетчатке имеется ее проекция в коре. Информация с любого небольшого участка в поле зрения поступает в небольшой участок коры, где подвергается переработке и передается дальше независимо от того, что происходит с информацией на соседнем участке. Таким образом, зрительное изображение анализируется как бы мозаично. Поэтому первичная зрительная кора не может быть местом, где распознаются, воспринимаются или подвергаются другой обработке целые объекты и образы, т.е. не может быть местом для процессов восприятия. На мозаичный характер обработки зрительной информации указывают данные клинической неврологии. После небольших инсультов, опухолей или ранений первичной зрительной коры может наступать полная слепота в небольших, четко отграниченных участках поля зрения. При этом во всех остальных участках сохраняется нормальное зрение. Если бы каждая клетка была в какой-то мере связана со всеми другими, то вместо этого можно было бы ожидать некоторого общего, нелокального нарушения зрения. У человека значительная часть коры не связана

с определенными видами ощущений. Эти области называют непроекционными (ассоциативными) зонами. Традиционная наука о мозге считает, что здесь образуются ассоциативные связи между специализированными областями и интегрируется приходящая из них информация. Кроме того, здесь текущая информация объединяется с эмоциями и воспоминаниями, что позволяет людям думать, решать, составлять планы.

Различают **вторичные и третичные ассоциативные зоны**. Вторичные расположены рядом с первичными и обладают некоторой модальной специфичностью, т.е. они представляют центры обработки соответствующей сенсорной информации более высокого уровня. Здесь информация интегрируется в

осмысленное целое. Их повреждение приводит к расстройствам восприятия (зрительная, тактильная, слуховая агнозии). Вторичные зрительные зоны (поле 18 и 19) кольцеобразно окружают 17 поле. В 17 поле поступают афференты из НКТ, в 18 - из подушки. Эти две системы зрительных проекционных волокон относительно независимы друг от друга. Функция первичной зоны (17) - четкое восприятие зрительных объектов. При поражении 17 поля человек не видит предметы. Вторичные зрительные зоны осуществляют опознание зрительных образов. Их поражение ведет к отсутствию узнавания предметов (видит, но не узнает). Под зрительной агнозией понимают неспособность узнавать предметы. Имеются данные о существовании третьей зрительной системы, которая передает зрительную информацию из латеральной части подушки в корковые поля затылочной, нижней теменной и височной областей (37?). Функция этой системы состоит в опознании символических зрительных образов (букв, цифр, мимики). Третичные зоны (по А.Р. Лурия) расположены на стыке вторичных зон теменной, височной и затылочных долей. В этих зонах нет модальной специфичности. Тактильные, кинестетические импульсы, объединяясь со зрительными, создают ощущение формы и размера объекта на основе следов памяти о нем. При повреждении этих зон происходит расстройство восприятия нескольких модальностей. На этом уровне проявляется межполушарная асимметрия. Повреждение внутри этих зон в правом полушарии ведет к расстройствам способности оперировать с пространственными отношениями. Это так называемый синдром игнорирования (больной не обращает внимания на левую сторону пространства). Повреждение третичных зон слева ведет к затруднению в понимании речи и способности называть предметы. Таким образом, ассоциативные области задних отделов коры связаны с перцептивными процессами.

Лобной долей называют часть больших полушарий, расположенную впереди от центральной борозды. В эту долю входят прецентральная (моторная и премоторная) и собственно лобная (префронтальная) область. В процессе онтогенеза кора лобной области созревает позже, чем прецентральная кора, а в пределах лобной области позже всего заканчивают свое развитие поля 44 и 45, связанные со специфической человеческой речевой функцией. В заднем отделе нижней лобной извилины (слева) находится об-

ласть Брока, которая связана с моторной функцией речи. При повреждении этой области возникает экспрессивная афазия (афазия Брока), которая состоит в нарушении речи больного, но понимание чужой речи сохранено. Больной говорит очень мало, запинаясь, с трудом произносит слова. В речи отсутствуют грамматические формы и интонации. Он понимает устную и письменную речь и осознает большую часть ошибок в своей речи. Для лобной коры характерна смазанность границ между полями и наличие между ними переходных зон. Длинные ассоциативные волокна связывают лобную кору со всеми другими отделами коры больших полушарий. Лобная кора получает восходящие влияния из дорсомедиальных и передних ядер таламуса. Эфферентные пути связывают префронтальную кору с таламусом, субталамической областью, хвостатым ядром, гипоталамусом, ядрами лимбической системы. Такая обширная система связей создает условия для интеграции информации из внешней и внутренней среды. Передние части лобных долей (префронтальные), возможно, обеспечивают высшие интегративные функции: интеллект, личность, организацию и планирование действий. При повреждении этих областей больной может сказать, что он должен сделать, но не способен выполнить нужное действие. Он не может затормозить первое устремление, порожденное поставленной задачей. Сделав правильно один шаг, он использует одну и ту же стратегию для решения разных задач. Это явление называют **персеверацией**. Повреждение лобных долей приводит также к эмоциональным нарушениям: такие люди эмоционально нейтральны, не отличают полезность и вредность (синдром Клювера-Бьюси). Общим признаком так называемого лобного синдрома служат отсутствие инициативы и апатия в сочетании с эйфорическим настроением, нарушение абстрактного мышления, неспособность усваивать новое, отсутствие критичности к себе, стереотипность в поведении.

Ассоциативные зоны лобной доли. Интегрированная сенсорная информация передается лобной коре. Благодаря обширным двухсторонним связям лобной коры с лимбической системой к сенсорной картине добавляется эмоциональный оттенок, а также информация, взятая из памяти. Другие нервные связи поставляют информацию, которая позволяет лобной коре оценить текущие требования организма и окружающей среды и выбрать среди них первоочередные - решить, что лучше и что хуже для организма в данной ситуации. Лобная кора, вероятно, ответственна за выбор целей, которые мы ставим на будущее, а также за нашу оценку различных обстоятельств в связи с этими целями. Современные исследования показывают, что большая часть того, что прежде считали ассоциативными зонами коры, возможно, представляет собой ряд сенсорных зон высшего порядка, которые фильтруют и интегрируют информацию от различных органов чувств. При помощи обширных нервных связей лобная кора взаимодействует с височной корой в осуществлении ряда высших мозговых функций. Так, уникальная способность человека - использование языка - основана на совместной рабо-

те ассоциативных полей височных и лобных долей, а также затылочной доли.

Височная кора участвует в процессах памяти, в частности в решении вопроса о том, что именно подлежит хранению, а также в хранении и извлечении информации не только о самих прошлых событиях, но и о том, как они оценивались - были приятными или неприятными. Обширные поражения височной области приводят к неспособности извлекать информацию из долговременной памяти или к ее полной потере. Очевидно, что функции лобных долей по составлению планов должны быть связаны с восстановлением в памяти соответствующих ситуаций из прошлого опыта. Эти данные могут поступать из височной коры. В задней части лобной доли расположена первичная моторная область. Вторичная моторная область лежит впереди от первичной и называется премоторной областью. Эта область участвует в организации движений высокого уровня. Повреждение моторной области (первичной) ведет к параличам. Повреждение премоторной зоны слева (зона Брока) приводит к дезорганизации речи - афазия Брока.

Соматосенсорная кора объединяет прецентральную и постцентральную области. Эти области связаны с моторным и кожным сенсорным анализаторами. Прецентральная область занимает переднюю центральную извилину и задние отделы верхней и средней лобных извилин на латеральной поверхности каждого полушария. Она состоит из заднего поля 4 и переднего поля 6. Поле 4 (моторная кора) является центральной зоной двигательного анализатора. Здесь отсутствует слой зернистых клеток и ярко выражен V слой, откуда берет начало пирамидный тракт, обеспечивающий произвольные движения. Моторная зона коры имеет четкую соматотопическую организацию. Проекция тела в моторной коре весьма детализированы: более важные в физиологическом отношении части тела имеют более обширное корковое представительство. Поле 6 рассматривается как вторичная двигательная зона. Установлено наличие дополнительных моторных зон в коре, главная из них находится на медиальной поверхности полушария в парацентральной дольке. Постцентральная область занимает постцентральную извилину и включает поля 1-3 и 43. Поля 1-3 располагаются на задней центральной извилине и парацентральной дольке. Поле 43 лежит горизонтально на роландовой крышке. К постцентральной области приурочены анализаторы кожной и проприоцептивной чувствительности. Проекционные зоны для кожной чувствительности - поля 4 и 5. В постцентральной области каждого полушария находится соматотопическая проекция противоположной стороны тела. Проекция тела в сенсорной коре, так же как и в моторной, детализированы: более важные в физиологическом отношении части тела имеют более обширное корковое представительство.

Височная область отличается большей сложностью строения и многообразием функций. На наружной поверхности височной доли находится первичная проекционная слуховая зона (поле 41 и 42). Эта зона обеспечивает

механизмы непосредственного восприятия и дифференцировку звуков. Рядом находится вторичная слуховая зона (поля 21 и 22). Основной функцией вторичной слуховой зоны доминантного полушария является восприятие речи (при поражении - синдром сенсорной афазии). Рецептивная афазия (афазия Вернике) заключается в затруднении понимания речи. Афазия возникает при повреждении задней области первой височной извилины (зона Вернике). Речь больного с афазией Вернике более беглая, но в зависимости от степени повреждения может меняться от немного странной до совершенно бессмысленной. Больные употребляют несуществующие и несоответствующие слова (словесная крошка). Больные часто не осознают дефектов и бессмысленности речи, продолжают говорить бессмысленно, но плавно. Чтение и письмо также нарушены. Слуховая агнозия - больной не узнает музыкальный тон, телефонный звонок, шум воды, звуки речи (словесная глухота). Слуховая агнозия связана с повреждением височной доли (левого) доминантного полушария. Ассоциативные зоны височной коры связаны с лимбической системой. Поражение височных долей у человека ведет к развитию амнестического синдрома, дереализации и деперсонализации, выраженным эмоциональным расстройствам, нарушению влечения, памяти. Потерю памяти наблюдали при относительно локальных повреждениях височных долей и гиппокампа, который находится в глубине височной коры. В зависимости от локализации происходили разные нарушения. Поражение левой височной области вызывало нарушение слуховой памяти, височной правой - ухудшение зрительной памяти.

Теменная область расположена в задних отделах больших полушарий и относится к числу ассоциативных корковых зон. Интерпариетальная борозда делит теменную область на две части: верхнюю (поля 5 и 7) и нижнюю (поля 39 и 40). К нижней части примыкает височно-теменно-затылочная область (поле 37). Верхние теменные поля 5 и 7, прилегающие сзади к постцентральной извилине, имеют отношение к восприятию кожной и проприоцептивной чувствительности. Ассоциативные поля теменной доли объединяют информацию, приходящую от соматосенсорной коры - это возбуждения от кожи, сухожилий, мышц, связок, суставов относительно положения тела и его движений и информацию от зрительной и слуховой коры, идущую из затылочных и височных областей. Эта объединенная информация помогает нам иметь точное представление о собственном теле во время его передвижений в пространстве. Слияние сенсорной информации с информацией аппарата памяти позволяет нам осмысленно интерпретировать специфические зрительные сигналы, звуки и тактильные ощущения. Нижние теменные поля имеют отношение к организации тонко дифференцированных целенаправленных предметных действий (праксис), реализация которых возможна только на основе зрительного контроля и правильной ориентировки в пространстве. При повреждении областей теменной доли, расположенных рядом с первичными соматосенсорными зонами, возникает ап-праксия - неспособность производить определенные произвольные движения при от-

сутствии параличей или потери чувствительности. Таким образом, теменная кора играет большую роль в межанализаторном синтезе сенсорной информации и интегративной деятельности головного мозга.

Дисфункции, связанные с повреждением мозга. Значительная часть теоретических положений о функциях мозга была получена из клинических наблюдений за больными с повреждениями определенных областей коры. Рассмотрим основные последствия и симптомы повреждений.

Агнозия - неспособность узнавать. Под зрительной агнозией понимают неспособность узнавать предметы. Существуют различные формы агнозии. Агнозия на лицо - прозопагнозия. Она является результатом повреждения правого (не доминантного) полушария. Особенно тяжелые агнозии возникают при по-

вреждении обоих полушарий. Больной может узнать предмет по осязанию. Слуховая агнозия - больной не узнает музыкальный тон, телефонный звонок, шум воды, звуки речи (словесная глухота). Слуховая агнозия связана с повреждением височной доли (левого) доминантного полушария. Астереогнозис - неспособность узнавать предметы на ощупь. Возникает при повреждении областей теменной доли, расположенных рядом с первичными соматосенсорными зонами. Считают, что при этом страдает тактильно-кинестетическая память, ответственная за восприятие формы, размера, строения.

Афазия - неспособность говорить или понимать речь. Чаще всего это связано с повреждением областей левого полушария. Выделяют две основные формы афазий: экспрессивную (моторную) и рецептивную (сенсорную) афазии. Экспрессивная афазия (афазия Брока) состоит в нарушении речи больного, но понимание чужой речи сохранено. Этот тип афазии связан с повреждением лобных областей левого полушария (зона Брока). Больной говорит очень мало, запинаясь, с трудом произносит слова. В речи отсутствуют грамматические формы и интонации. Он понимает устную и письменную речь и осознает большую часть ошибок в своей речи. Рецептивная афазия (афазия Вернике) заключается в затруднении понимания речи. Афазия возникает при повреждении задней области первой височной извилины (зона Вернике). Речь больного с афазией Вернике более беглая, но в зависимости от степени повреждения может меняться от немного странной до совершенно бессмысленной. Больные употребляют несуществующие и несоответствующие слова (словесная крошка). Больные часто не осознают дефектов и бессмысленности речи, продолжают говорить бессмысленно, но плавно. Чтение и письмо также нарушены. Чистые типы этих афазий встречаются редко. Были выделены и другие типы афазий. Проводниковая афазия - нарушение связи между зонами Брока и Вернике. Больной говорит бегло, но бессмысленно, может понимать речь и чтение. Понимает, что ему сказали, но не в состоянии правильно повторить сказанное. Словесная глухота наблюдается при повреждении проводящих путей от уха к зоне Вернике. Больной не понимает только устную речь. Он понимает письмо и

правильно говорит, т.е. это слуховая агнозия. Анемическая агнозия характеризуется затруднениями в познании предметов. Хотя такие затруднения встречаются при всех афазиях. Чистая изолированная форма анемической агнозии является результатом повреждения ограниченной зоны коры в области угловой извилины (кзади от зоны Вернике). Больной нормально понимает разговор и правильно говорит сам, но если ему предъявляют какой-либо предмет для названия или если он пытается вспомнить чье-то имя, он может сильно запинаться. Это связано с разрушением мультисенсорных ассоциаций, за которые ответственны задние области коры. Глобальная афазия - нарушение всех функций, связанных с речью. Понимание речи и собственная речь сильно нарушены или отсутствуют. Это связано с повреждением обширных областей левого полушария, которые играют роль в организации речи.

Апраксия - неспособность производить определенные произвольные движения при отсутствии параличей или потери чувствительности. Апраксию можно рассматривать как следствие разрушения программы или "двигательной памяти", в которой записана последовательность движений для действий. Кинетическая апраксия связана с повреждениями премоторной области лобных долей. Эти нарушения могут быть ограничены одной конечностью в зависимости от повреждения в правом или левом полушарии (больной не может правильно держать карандаш). Идеомоторная апраксия - неспособность выполнить сложноорганизованные действия по инструкции, хотя в соответствующей ситуации больной может осуществить их спонтанно. Больной затрудняется изобразить что-либо (например, зажечь спичку, почистить зубы). Он понимает, что от него хотят, но не может выполнить. Это является следствием прерывания путей между областью формирования словесного образа двигательного акта и моторными областями лобной доли, необходимыми для его выполнения. Идеомоторная апраксия обусловлена повреждением теменной области левого (доминантного) полушария, но считают, что поведенческие эффекты повреждения являются, по-видимому, билатеральными. Идеационная апраксия - неспособность сформировать соответствующую последовательность движений или правильно использовать предметы. Больной знает, как зажечь спичку, но совершает действия неправильно. (Нюхает духи ртом, а не носом. Чиркает о коробок свечкой, а не спичкой. Начинает писать раньше, чем взял ручку для письма). Больной не критически оценивает свои действия. Относительно локализации повреждений нет единого мнения. Считают, что это связано с повреждением теменной доли левого (доминантного) полушария или мозолистого тела. Конструкционная апраксия - неспособность воспроизводить геометрические фигуры при их рисовании или сборке. Здесь утрачивается формирование зрительного образа необходимых действий, хотя основные зрительные и двигательные функции выглядят сохраненными. Конструкционная апраксия наблюдается при повреждении затылочной и теменной коры. Более тяжелая форма бывает при повреждении правого полушария.

Амнезия. Концепция локализации функций в мозге долгое время включала представление о том, что существуют определенные места хранения памяти. Эти представления о локализации памяти поддерживались клиническими данными об амнезиях - формах потери памяти. Потерю памяти наблюдали при относительно локальных повреждениях определенных областей мозга, особенно височных долей и гиппокампа, который находится в глубине височной коры. Большинство амнестических синдромов не содержит убедительных признаков изменения долговременной памяти. Расстройства памяти обычно затрагивают недавние события. В случаях, когда страдает долговременная память, бывает скорее нарушен доступ к долговременной памяти, который со временем восстанавливается. Некоторые данные о долговременной памяти были получены канадским нейрохирургом Пенфилдом. Раздражая височную область, гиппокамп и миндалины, он вызывал у больных зрительные и слуховые воспоминания (как наяву). Однако удаление области не уничтожало воспоминания. Предполагается, что нарушения связаны не с уничтожением энграммы, а с повреждением каких-либо этапов формирования памяти или ее воспроизведения. Важную роль в консолидации следов памяти играют гиппокамп и миндалина. Удаление гиппокампа ведет к тому, что информация из кратковременной памяти не переходит в долговременную. Больной живет только настоящим временем. При электрошоке страдает в основном гиппокамп. У больных возникает частичная амнезия на события, предшествующие лечению (до нескольких лет). Амнезия встречается у людей с корсаковским синдромом. Это болезнь хронических алкоголиков, которые часто обходятся без еды. Она возникает в результате недостатка витамина В 1 (тиамина) и на ранних стадиях излечима путем дополнительного введения витамина В1. Такие больные испытывают трудности с усвоением нового материала, а также не помнят события, которые были до болезни. Поражение мозга при корсаковском синдроме диффузное: повреждаются ядра таламуса (левое дорсомедиальное), нейроны мозжечка и лобной коры.

Таким образом, кора головного мозга является высшим отделом ЦНС и осуществляет процессы переработки информации, принятия решения и реализации действий, иными словами - поведение индивидуума.

13. Вегетативная нервная система и гомеостаз

13.1. Функции и организация вегетативной нервной системы

Вегетативная, или автономная, нервная система (ВНС) иннервирует гладкую мускулатуру всех органов, сердце, железы, отвечает за нервную регуляцию внутренней среды. Влияние ВНС обычно не находится под контролем нашего сознания. В этом состоит отличие ВНС от произвольной, сознательно управляемой соматической системы, обуславливающей афферентные и эфферентные связи организма с окружающей средой. Вегетатив-

ная и соматическая нервная системы действуют содружественно. Их нервные центры, особенно на уровне ствола мозга и полушарий, невозможно отделить друг от друга. Однако периферические отделы этих двух систем совершенно различны. ВНС регулирует деятельность внутренних органов без активного участия нашего сознания, так что мы этого даже не замечаем. В течение многих лет считалось, что функции ВНС недоступны для нормального самоконтроля. Эксперименты с созданием биологической обратной связи и изучение практики восточных мистиков с их древней религиозной традицией тренировки тела позволяют предполагать, что т.н. "непроизвольную" мускулатуру можно поставить под волевой контроль. Однако эти данные не изменяют того основного факта, что обычно мы не можем сознательно контролировать внутреннее состояние организма. Природа мудро сконструировала нас так, что нам, например, не надо постоянно напоминать сердцу, чтобы оно сокращалось 70 раз в минуту, поддерживать температуру тела в пределах 36-37°. Если бы внутренние функции требовали нашего повседневного контроля, у нас почти не оставалось бы времени на что-либо иное, кроме непрерывных забот о поддержании жизнедеятельности собственного организма. Главная функция ВНС заключается в поддержании постоянства внутренней среды, или гомеостаза, при различных воздействиях на организм.

ВНС подразделяют на два отдела: **симпатическую и парасимпатическую**. Эти отделы обладают функциональным антагонизмом при осуществлении регуляции деятельности внутренних органов. Совместная работа двух систем антагонистов поддерживает в организме стабильность внутренней среды перед лицом вечно изменяющегося внешнего мира. Основная функция симпатической НС - мобилизация всего организма при чрезвычайных обстоятельствах. Такая мобилизация связана с рядом сложных реакций, начиная от расщепления гликогена в печени (в результате образуется глюкоза как источник энергии) и кончая изменениями в циркуляции крови. Каждую из этих реакций следует понимать как механизм приспособления к "аварийным" ситуациям, выработанным в ходе эволюции. Обеспечение доступа к запасам энергии дает организму максимум физических возможностей при непредвиденных случаях. Усиление кровотока в мышцах позволяет развить большие физические усилия, а уменьшение кровотока в кожных сосудах снижает вероятность обильного кровотечения при повреждениях кожи. У. Кэннон назвал весь этот комплекс изменений "реакцией борьбы или бегства". Действие симпатической НС обычно проявляется диффузно, т.е. охватывает весь организм и поддерживается относительно долго. Присоединение дополнительных гормональных механизмов оказывает еще более длительное и генерализованное действие. Надпочечники иннервируются симпатической нервной системой и при ее активации в кровь выделяются катехоламины (адреналин и норадреналин). Они разносятся током крови и достигают всех органов-мишеней.

С другой стороны, действие парасимпатической нервной системы способствует сохранению и поддержанию основных ресурсов организма. Ее действие относительно локально и кратковременно. Эффекты этих двух систем противоположны друг другу. В то время как симпатическая НС ускоряет сокращения сердца, парасимпатическая замедляет их, усиливает приток крови к желудочно-кишечному тракту, стимулирует превращение глюкозы в гликоген. Преобладание парасимпатической активности создает условия для отдыха и восстановления организма. В крайнем проявлении общий характер парасимпатической активации напоминает то состояние покоя, которое наступает после сытой еды. Повышенный приток крови к желудочно-кишечному тракту усиливает выделение ферментов и ускоряет продвижение пищи через кишечник. Частота и сила сердечных сокращений снижаются, зрачки суживаются, просвет дыхательных путей уменьшается, а образование в них слизи возрастает. Мочевой пузырь сжимается. Все эти изменения возвращают организм в то состояние, которое предшествовало реакции типа "борьбы или бегства". Итак, главное различие состоит в том, что симпатическая НС мобилизует организм для действия (катаболизм), а парасимпатическая НС восстанавливает запасы энергии в организме (анаболизм). Следующее по важности различие то, что симпатическая НС имеет тенденцию действовать быстро и как единое целое, тогда как парасимпатическая активация более кратковременна и носит локальный характер. Последнее различие в функционировании обеих систем связано с особенностями их структурной организации.

Структурная организация ВНС. Периферический отдел ВНС является эфферентным. Он состоит из двух популяций нейронов, соединенных последовательно. Первый нейрон ВНС, лежащий в ЦНС, называют преганглионарным, его аксон идет ко второму нейрону. Конечные (вторые) нейроны, соответствующие мотонейронам соматической НС, вынесены за пределы ЦНС и их тела находятся в вегетативных ганглиях. Эти нейроны называются постганглионарными, т.к. их аксоны выходят из ганглиев и идут к исполнительным органам. Центры симпатической и парасимпатической НС расположены на различных уровнях ЦНС. Центры симпатической нервной системы находятся в грудных и трех верхних поясничных сегментах спинного мозга (тораколюмбальный отдел). Центры парасимпатического отдела расположены в стволе мозга и крестцовых сегментах спинного мозга (краниосакральный отдел).

Симпатическая система. Тела преганглионарных нейронов лежат в боковых рогах грудных и поясничных сегментов. Аксоны этих нейронов тонкие, хотя многие миелинизированные, скорость проведения 1-20 м/сек. Аксоны выходят из спинного мозга в составе передних корешков и белых соединительных ветвей и оканчиваются в ганглиях двух видов. 1 - паравертебральные ганглии или пограничные симпатические стволы, парные образования, идущие по обе стороны позвоночника от основания черепа до крестца. От симпатических стволов отходят более тонкие немиелинизированные

ванные аксоны, которые направляются к органам в составе серых соединительных ветвей или образуют специальные нервы, иннервирующие органы головы, грудной, брюшной, тазовой полостей. 2 - превертебральные ганглии, непарные образования, находящиеся на периферии. К ним относятся: чревный, верхний и нижний брызжеечные узлы. Волокна от этих ганглиев идут в составе сплетений и нервов к органам брюшной полости и органам таза. Большинство симпатических ганглиев удалено от иннервируемых органов, поэтому от ганглиев идут довольно длинные постганглионарные волокна. Исключение составляют лишь относительно небольшие симпатические ганглии, расположенные рядом с половыми органами. Симпатическая НС иннервирует гладкие мышцы всех органов (сосудов, органов брюшной полости, выделительных органов, легких, волос, зрачка), сердце, железы (потовые, слюнные, пищеварительные). Кроме того, симпатические волокна иннервируют клетки подкожной жировой клетчатки, печени и, возможно, каналы почек.

Парасимпатическая система. Тела преганглионарных нейронов лежат в стволе мозга и сакральном отделе спинного мозга. От этих нейронов отходят как миелинизированные, так и безмякотные аксоны значительной длины. Эти преганглионарные волокна в составе особых нервов идут к постганглионарным нейронам, которые находятся вблизи иннервируемых органов или в их толще. Преганглионарные парасимпатические волокна, иннервирующие органы головы: глазные мышцы и слезные и слюнные железы идут в составе трех пар черепномозговых нервов (III - глазодвигательный, VII - лицевой, IX - языкоглоточный). К органам брюшной и грудной полости парасимпатические нервы идут в составе X пары - блуждающего нерва. К органам таза парасимпатические волокна идут в составе тазовых нервов, выходящих из крестцового отдела спинного мозга. Околоорганные парасимпатические ганглии находятся лишь в области головы и тазовых органов. Все остальные постганглионарные парасимпатические клетки расположены на поверхности или в толще органов ЖКТ, сердца, легких, образуя т.н. интрамуральные ганглии. Таким образом, парасимпатическая система иннервирует гладкую мускулатуру и железы ЖКТ, выделительные и половые органы, легкие, предсердия, слезные и слюнные железы, глазные мышцы. Парасимпатические нервы не снабжают гладкие мышцы кровеносных сосудов, за исключением артерий половых органов (половой член, клитор, малые половые губы) и, возможно, артерий мозга.

Афферентная (чувствительная) иннервация внутренних органов (висцеральные афференты) идет в составе вегетативных нервов. Висцеральные афференты частично входят в спинной мозг вместе с соматическими чувствительными волокнами. В этом случае чувствительные нейроны расположены в спинальных ганглиях. Большая же часть афферентных волокон от органов грудной и брюшной полости идет в составе блуждающего нерва - и они называются вагальными афферентами.

Симпатические и парасимпатические влияния на внутренние органы. Большинство внутренних органов имеет симпатическую и парасимпатическую иннервацию. Влияния этих двух отделов часто носят антагонистический характер. Так, раздражение симпатических нервов ведет к увеличению частоты сердечных сокращений, ударного и минутного объема сердца, снижению двигательной активности кишечника, расслаблению желчного пузыря и бронхов, сокращению сфинктеров ЖКТ. Стимуляция же парасимпатических нервов (n.vagus) оказывает противоположный эффект: частота сокращений сердца и сила сокращения предсердий снижаются, моторика кишечника усиливается, желчный пузырь и бронхи сокращаются, сфинктеры ЖКТ расслабляются. В то же время в нормальных физиологических условиях оба отдела ВНС действуют "синергично". Эта функциональная синергия и обеспечивает постоянство условий функционирования систем. Так, при повышении давления в артериальной сосудистой системе происходит снижение частоты и силы сердечных сокращений. Этот эффект обусловлен как увеличением активности парасимпатических сердечных волокон, так и снижением активности симпатических волокон. Во многих органах, имеющих двойственную иннервацию в нормальных физиологических условиях, преобладает парасимпатический эффект. К таким органам относятся мочевой пузырь и некоторые экзокринные железы (слюнные, носоглотка, бронхиальные). Существуют органы, иннервируемые только симпатическими (артерии брюшной полости, сердца, матка, селезенка) или парасимпатическими (сфинктер зрачка, сосуды половых органов) нервами.

13.2. Гомеостаз - поддержание постоянства внутренней среды организма

Организм может существовать, если состав его внутренней среды поддерживается в определенных, довольно узких пределах. В норме величина артериального давления, уровень сахара, количество солей, холестерина в крови, температура тела и другие показатели изменяются очень незначительно. Именно эта особенность живых систем сохранять стационарное состояние в условиях непрерывно меняющейся окружающей среды и обуславливает их выживание. Для обеспечения стационарного состояния у всех организмов выработались анатомические, физиологические и поведенческие приспособления, служащие для поддержания постоянства внутренней среды.

Поддержание постоянства внутренней среды организма называют **гомео-стазом** (homeo - сходный, stasis - стабильность). Гомеостатическая регуляция осуществляется посредством вегетативной и центральной нервной системы через гипофиз и другие эндокринные железы. Действуя совместно, эти системы согласовывают потребности тела с условиями окружающей среды. Закон постоянства внутренней среды - фундаментальный закон биологии. Впервые мысль о том, что постоянство внутренней среды (ПВС) обеспечивает оптимальные условия для жизни, была высказана в 1857 г. Клодом Бернаром. Независимость (относительная) от условий окружающей

среды является показателем жизненного успеха и на этом основании млекопитающих следует рассматривать как преуспевающий класс: они способны поддерживать относительно постоянный уровень активности, несмотря на колебания внешних условий.

В основе теории гомеостаза лежит положение о том, что метаболические процессы в организме, являющиеся непременным условием жизни, с одной стороны, могут адекватно протекать только в очень узких рамках допустимых колебаний ряда параметров - т.н. физиологических констант. С другой стороны, диапазон колебаний внешней среды иногда на несколько порядков шире этих допустимых рамок. Поэтому необходимо наличие механизмов, обеспечивающих сведение такого диапазона изменений внешней среды обитания к возможному для существования организма. Любое стойкое отклонение состояния гомеостатических параметров от нормальных пределов свидетельствует о развитии патологического состояния - болезни. Стойкое повышение АД рассматривается как гипертония, увеличение количества сахара в крови - сахарный диабет, холестерина и жира (триглицеридов) - как фактор риска атеросклероза. Для обеспечения более или менее стабильной активности организма необходима его регуляция на всех уровнях - от молекулярного до поведенческого.

Существующие у живых существ способы регуляции имеют много общего с регулирующими устройствами в технических системах. В том и другом случае стабильность достигается благодаря определенной форме управления. В 1948 г. американский математик Н. Винер создал новую науку, науку об управлении и дал ей название - кибернетика (субетос - рулевой). Одной из задач кибернетики является выяснение общих закономерностей регулирования в живых и неживых системах. Применение теории управления к живым системам позволило выяснить физиологические механизмы и функциональные взаимоотношения как в самих организмах, так и при их взаимодействии с окружающей средой. Гомеостатические механизмы регулирования можно представить себе в виде системы, которая включает три компонента, или звена: 1 - воздействующие факторы, как внешние, так и внутренние; 2 - регулируемая константа (параметр); 3 - регулирующие механизмы. Цель системы - не допустить выход регулируемой функции за допустимые пределы. Мерой эффективности всякой управляющей системы является степень отклонения регулируемого параметра от должного уровня и скорость его возвращения к этому уровню. Гомеостатические механизмы должны иметь свободу колебаний, т.к. именно колебания активируют систему управления и возвращают регулируемую переменную к исходной величине. В этом заключается одна из важных функций биологических ритмов. Обычно системы регулирования организованы на таком взаимодействии компонентов, при котором выход регулируется входом. Это называется **принципом обратной связи**. Для осуществления обратной связи необходимо, чтобы результат работы системы сравнивался с заданным исходным значением и в случае отклонения от него соответствующим образом

изменялся. Существуют два вида обратной связи: *положительная* и *отрицательная*. В биологических системах наиболее распространена отрицательная обратная связь. При нарушении равновесия системы возникает ряд последствий, которые приводят к устранению этого нарушения и к возвращению системы в исходное состояние. Регуляция напряжения газов крови, частота сердечных сокращений, величина кровяного давления, уровень гормонов в крови, поддержание температуры тела - все это биологические механизмы с ООС. Отрицательная обратная связь повышает стабильность системы.

Более редкий случай - наличие положительной обратной связи (ПОС) в биологических системах. ПОС приводит к нестабильности системы. При наличии ПОС возникшее возмущение ведет к таким последствиям, которые еще больше его усиливают. Примером ПОС служит механизм возникновения ПД в нервной и мышечной клетке.

Таким образом, колебания, или флюктуации, всех процессов жизнедеятельности, иными словами, физиологические ритмы являются неотъемлемым механизмом гомеостатического регулирования. Причем ритмы могут взаимодействовать друг с другом, изменяя характер протекания биологических процессов. Примером служит синусовая аритмия, при которой ритм сердца изменяется во время вдоха и выдоха. При детальном анализе биологических процессов оказалось, что все биологические ритмы обнаруживают флюктуации даже тогда, когда параметры внешней среды поддерживаются на относительно постоянном уровне и никакие возмущающие воздействия не отмечаются.

13.3. Гипоталамус - центр регуляции адаптивного поведения

У позвоночных гипоталамус является высшим подкорковым центром вегетативных, эмоциональных и моторных проявлений, сложных реакций адаптивного поведения, а также основным центральным механизмом поддержания гомеостаза внутренней среды организма, симпатического и парасимпатического тонуса, эрготропных (симпатических) и трофотропных (парасимпатических) состояний адаптивного поведения (Баклаваджанян).

Гипоталамус - высший центр регуляции вегетативных функций. Сигналы от нейронных систем гипоталамуса поступают в центры вегетативной НС продолговатого и спинного мозга. Гипоталамус осуществляет контроль над всей эндокринной системой посредством специфических нейронов, регулирующих секрецию гормонов передней доли гипофиза (АКТГ, тиреотропный, гонадо-тропные, соматотропный, пролактин). Аксоны других гипоталамических нейронов оканчиваются в задней доле гипофиза. Здесь выделяются вещества, которые затем поступают в кровь и циркулируют в ней в виде гормонов (вазопрес-син или АДГ, окситоцин). Кора мозга может вносить коррективы в реакции гипоталамуса. Если, например, кора сочтет, что время и место не подходят для приема пищи, информация о низком содержании сахара в крови может проиг-норироваться. Лимбическая система добавляет в

сигналы, поступающие в гипоталамус, эмоциональную и мотивационную окраску, обеспечивает сравнение текущей информации с прошлым опытом. Все эти изменения могут актуализироваться в сознании и обеспечивать мотивированное поведение. Вместе с кортикальным и лимбическим компонентом гипоталамус выполняет другие рутинные интегрирующие действия, причем длительные во времени. Гипоталамус заранее "знает", какие потребности возникнут у организма при нормальном суточном ритме. Он переводит эндокринную систему в состояние активации перед пробуждением, следит за гормональной активностью яичников во время менструального цикла. У животных, впадающих в зимнюю спячку, координирует жизнедеятельность организма во время циклов, длящихся несколько месяцев. Гипоталамус, составляя всего 5% от массы мозга, поддерживает все функции организма, за исключением дыхания и сердечно-сосудистой активности.

Гипоталамус - одна из областей мозга, общая структура и организация которой довольно сходна у многих позвоночных и человека. Филогенетически это старый отдел головного мозга, и поэтому у наземных млекопитающих строение его относительно одинаково. Гипоталамус представляет собой небольшой отдел головного мозга весом около 5 гр. Он не обладает четкими границами, и его можно рассматривать как часть сети нейронов, протягивающейся от среднего мозга через гипоталамус к глубинным отделам переднего мозга, тесно связанным с филогенетически старой обонятельной системой. Гипоталамус включает в себя такие структуры, как серый бугор, воронку, которая заканчивается гипофизом, и маммилярные или сосцевидные тела. Гипоталамус является вентральным отделом промежуточного мозга. В гипоталамусе описано более 30 групп ядер, которые топографически располагаются в нескольких группах. Большинство ядер гипоталамуса имеет плохо очерченные границы и, кроме того, их трудно рассматривать как центры с узкой локализацией специфических функций. Более перспективным считается деление гипоталамуса на области и зоны, обладающие определенной функциональной спецификой. Согласно одной из классификаций, в гипоталамусе выделяют три области: перивентрикулярную, медиальную и латеральную.

1. Перивентрикулярная зона примыкает к третьему мозговому желудочку. Выстилающие желудочки клетки передают нейронам этой зоны информацию о параметрах внутренней среды, таких как: температура тела, концентрация солей в крови и тканях, уровень гормонов, выделяемых щитовидной железой, надпочечниками, половыми железами. Перивентрикулярная область представлена несколькими слоями мелких нейронов (8-12 мкм), расположенных вдоль стенок желудочка. Крупное скопление нейронов находится в базальной части - ядро воронки (п. infundibularis).

2. Медиальная зона составляет основной объем гипоталамуса и содержит множество ядер и большинство проводящих путей, с помощью которых гипоталамус осуществляет контроль деятельности гипофиза. Нейроны этой зоны имеют короткие аксоны, не выходящие за пределы гипоталамуса.

Эти клетки выделяют гормоны в гипоталамусе, откуда они транспортируются кровью в гипофиз. Эти гормоны представляют собой пептиды и оказывают тропное (регулирующее) действие на выделение гормонов передней долей гипофиза. Их называют рилизинг-факторы и подразделяют на стимулирующие (либерины) и ингибирующие факторы (статины). В этой же области находятся нейроны, обеспечивающие водно-солевой баланс, регуляцию пищевого поведения (центры голода, жажды, насыщения), регулирующие энергетический и водный баланс организма. В медиальной зоне выделяют переднюю, среднюю и заднюю группу ядер. В состав передней группы входят следующие ядра: паравентрикулярное ядро (*n.paraventricularis*), передние гипоталамические ядра, состоящие из супраоптического ядра (*n.supraopticus*) и супрахиазматического ядра (*n.suprachiasmaticus*). В составе паравентрикулярного и супраоптического ядер находятся крупные секреторные нейроны (30 - 35 мкм), длинные аксоны которых образуют гипоталамо-гипофизарный тракт, состоящий из 200 тыс. волокон, которые спускаются в заднюю долю гипофиза (нейрогипофиз) и выделяют там два гормона: окситоцин и вазопрессин (антидиуретический-АДГ). В состав средней группы входит вентромедиальное ядро, идущее от маммилярных тел до супраоптического ядра. Над ним расположено дорсомедиальное ядро. Оба ядра состоят из мелких и средних нейронов. К задней группе относят заднее гипоталамическое ядро и группу маммилярных ядер. Нейроны задней группы участвуют в терморегуляции.

3. Через **латеральную** зону осуществляется контроль над гипоталамусом со стороны коры больших полушарий и лимбических структур. Сюда же поступает сенсорная информация из центров продолговатого мозга, регулирующих деятельность дыхания и сердечно-сосудистой системы. Латеральный гипоталамус - то место, где кора может корректировать деятельность гипоталамуса по регуляции внутренней среды. Латеральный гипоталамус образует двухсторонние связи с верхними отделами ствола мозга, центральным серым веществом среднего мозга и лимбической системой. Аfferентные сигналы с поверхности тела (терморцепторы) и внутренних органов (осморцепторы, содержание гормонов) поступают либо через таламус, либо через лимбическую область среднего мозга. В состав латеральной области входят латеральное гипоталамическое ядро, ядро серого бугра (*n.tuberalis*) и аркуатное ядро (*n.arquatus*). Характерной особенностью связей гипоталамуса является множественность источников аfferентных возбуждений и перекрытие их проекций на различных ядерных образованиях. Гипоталамус имеет прямые входы от коры БП: от лобных полей (44, 45, 8, 10) и зрительного тракта аfferенты поступают в переднюю группу ядер. Из структур ствола мозга (норадренергические нейроны голубого пятна и серотонинергические нейроны ядер шва) аfferенты поступают тоже в переднюю группу ядер. От среднего мозга, РФ моста и продолговатого мозга аfferенты поступают в латеральную и заднюю группы ядер.

Эфферентные проекции гипоталамуса преимущественно связаны с гипофизом и эпифизом, а также с базальными ганглиями и моторными ядрами ствола мозга. Вообще связать конкретные функции гипоталамуса с его отдельными ядрами довольно трудно, кроме супраоптического и паравентрикулярного ядер, функции которых наиболее исследованы.

Супрахиазмальное ядро относится к ядрам передней группы и расположено непосредственно над перекрестом зрительных нервов. Полагают, что его нейроны имеют отношение к регуляции полового поведения и регуляции циркадианных ритмов. Это ядро состоит приблизительно из 10000 небольших нейронов и участвует в регуляции пищевого и питьевого поведения, циклов сна и бодрствования, двигательной активности, температуры тела, содержания АКТГ в крови, серотонина, мелатонина. Нейроны этого ядра обладают свойством автоматии и, возможно, могут быть внутренними часами организма. Данные о том, что эти ядра действительно генерируют собственные ритмы, были получены в опытах на крысах (S. Inouye, H. Kawamura). После того как все нервные связи между супрахиазмальными ядрами и остальными участками мозга были перерезаны, циркадианный ритм активности сохранялся только в этих ядрах. За счет наличия прямых связей этого ядра с сетчаткой глаза ритм нейронов этого ядра связан с изменениями освещенности, в связи с чем многие циркадианные ритмы зависят от времени суток. Нейроны этого ядра получают воздействия от центров, модулирующих биоритмы. Сюда поступают сигналы от серотонинергических (тормозят активность супрахиазматических нейронов), адренергических, холинергических, дофаминергических нейронов ствола мозга. Нейроны супрахиазматического ядра посылают свои аксоны к другим ядрам гипоталамуса, гипофизу, эпифизу и участкам ствола мозга, регулирующим смену сна и бодрствования.

Супраоптическое и паравентрикулярное ядра принимают участие в регуляции водно-солевого поведения, лактации. Считают, что непосредственно в гипоталамусе есть осморорецепторы, чувствительные к изменению осмотического давления крови. При введении в кровь гипертонических растворов наблюдали усиление импульсной активности нейронов супраоптического ядра. Нейроны этих ядер непосредственно продуцируют гормон окситоцин (паравентрикулярное ядро) и антидиуретический гормон - вазопрессин (супраоптическое ядро). Окситоцин и АДГ по аксонам нейронов поступают в нейрогипофиз и через аксовазальные синапсы выделяются в капилляры сосудистой системы. При разрушении супраоптического ядра гипоталамуса возникает несахарный диабет. Для этого заболевания характерна полидипсия (потребление до 40 л воды) и полиурия. В норме АДГ стимулирует обратное всасывание воды в почечных канальцах, т.е. концентрированно мочи.

Принципы организации гипоталамуса. Данные исследований гипоталамуса при помощи локального электрического раздражения и микроинъекций химических веществ свидетельствуют о том, что в этом центре существуют нервные структуры, управляющие самыми разнообразными по-

веденческими реакциями. Электрическое раздражение гипоталамуса вызывает у животных типичные поведенческие реакции. Важнейшими из таких реакций являются оборонительное поведение и бегство, пищевое поведение (потребление пищи и воды), половое поведение и терморегуляторные реакции. Все эти поведенческие комплексы обеспечивают выживание особи и вида и поэтому их можно назвать гомеостатическими процессами в широком смысле слова. При локальном электрическом раздражении каудального отдела гипоталамуса у бодрствующей кошки возникает оборонительное поведение (выгибание спины, шипение, расхождение пальцев и выпускание когтей, вегетативные реакции - учащение дыхания, расширение зрачков, пилоэрекция в области спины и хвоста (У. Гесс). Возрастает артериальное давление и кровоток в скелетных мышцах, снижается кровоток в кишечнике). Такие вегетативные реакции связаны в основном с возбуждением адренергических симпатических нейронов. При этом происходит активация и гормональной сферы: из мозгового вещества надпочечников в кровь выбрасываются катехоламины, из аденогипофиза - АКТГ, в результате чего усиливается высвобождение кортикостероидов из надпочечников.

Электрическое раздражение зоны, расположенной на 2-3 мм дорсальнее зоны оборонительного поведения, вызывает реакции, характерные для животного в поисках пищи. Животное идет к миске, начинает есть, даже если оно не голодно, не различая съедобные и несъедобные предметы. Такое поведение сопровождается увеличением слюноотделения, повышением моторики и кровоснабжения кишечника, снижением мышечного кровотока, повышается активность парасимпатических нервов ЖКТ. Поражение латеральных областей гипоталамуса (опухоли) приводит к отказу от пищи (афагия). Раздражение латеральных ядер приводит к появлению у животного "волчьего аппетита", даже если его накормили перед этим досыта. Считают, что в латеральном гипоталамусе находится центр голода. Разрушение медиальных областей гипоталамуса резко усиливает пищевое поведение, вызывает гиперфагию и ожирение. Электрическая стимуляция вентромедиальных ядер сопровождается отказом животного от пищи. Центр насыщения расположен в медиальном гипоталамусе, в вентромедиальных ядрах. Микроинъекция в гипоталамус норадреналина приводит к резкому возрастанию потребления пищи, а инъекция ацетилхолина в латеральную область - к увеличению потребления жидкости.

В 1953 г. Дж. Олдс в опытах со стимуляцией гипоталамуса у крыс обнаружил эффект самостимуляции. Животные не только научились нажимать на рычаг, чтобы получать раздражение, но однажды научившись, продолжали это делать с частотой до 7000 тысяч раз в час в течение десяти часов. Соответствующие области гипоталамуса стали называть центрами удовольствия. Был выявлен целый ряд участков, которые животные стремились стимулировать. Это области латерального гипоталамуса. Эти участки в основном совпадали с путями передачи возбуждения от дофаминергических нейронов черной субстанции и адренергических нейронов голубого пятна. Поскольку

электростимуляция действительно усиливает синтез и секрецию соответствующих медиаторов (дофамина и норадреналина), можно предполагать, что один из них или оба играют роль в возникновении ощущения "удовольствия". При стимуляции медиального гипоталамуса возникают отрицательные реакции и эффекты самостимуляции часто отсутствуют.

Заключение

В процессе эволюции происходило уплотнение диффузных нервных сетей в нервные тяжи и ганглии. У сегментированных животных передний конец нервной системы, первоначально выполнявший функции сенсорного центра преобразовался в "суперганглий" или головной мозг, из заднего отдела сформировался спинной мозг. Спинной и головной мозг образуют центральную нервную систему.

Нервная активность зависит от того, как отдельные нейроны перерабатывают и интегрируют поступающие к ним синаптические сигналы. Интегративные свойства нейронов определяются взаимодействием между их возбуждающими и тормозными входами. Рефлекторные дуги, обеспечивающие распространение возбуждения в нервной системе, образуют нейронные сети. Между сенсорными входами и исполнительными выходами в центральной нервной системе располагаются сложные нейронные сети, ответственные за все рефлекторные и высшие функции нервной системы. Нейронные связи в этих центральных сетях в значительной части запрограммированы генетически, однако их организация поддерживается и видоизменяется в результате их функционирования. Многие формы поведения животных и человека генетически запрограммированы в структуре и биохимии нервной системы. У высокоорганизованных животных происходит специализация отделов центральной нервной системы и начинает проявляться специфическая особенность нервных структур - пластичность, то есть модификация своей активности и ее сохранение под влиянием прошлого опыта, что является основой научения и памяти. Таким образом, в процессе эволюции главной ролью центральной нервной системы кроме регуляции и поддержания гомеостаза становится управление процессами адаптации и поведения организма.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л. Мозг, разум и поведение. М.: Мир, 1988. 248 с.
2. Механизмы деятельности мозга человека (Основы современной физиологии) / Ред. Н.П. Бехтерева. Л.: Наука, 1988. 676 с.
3. *Общий* курс физиологии человека и животных / Под ред. проф. А.Д. Ноздрачева. Книга 1. М.: Высш. школа, 1991. 512 с.
4. *Физиология* человека / Под ред. проф. Л.З. Тель, член-корр. РАН Н.Я. Агаджаняна. Книга 1. Алма-Ата: Казахстан, 1992. 416 с.
5. *Шульговский В.В.* Физиология центральной нервной системы. М.: МГУ, 1997. 396 с.

СОДЕРЖАНИЕ

ГЛАВА I. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ	3
1. Эволюция и строение ЦНС	3
2. НЕЙРОН - СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЕДИНИЦА ЦНС. Глиальные клетки	5
3. Синапсы в ЦНС	7
4. РЕФЛЕКС - ОСНОВНАЯ ФОРМА ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЦНС, УЧЕНИЕ О РЕФЛЕКСЕ	12
5. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ЦНС	13
6. ПРИНЦИПЫ КООРДИНАЦИОННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЦНС	18
ГЛАВА II. ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ	21
7. Спинной мозг	21
7.1 Строение спинного мозга	21
7.2 Рефлекторные и проводниковые функции спинного мозга	23
8. Физиология ствола мозга	27
8.1. Продолговатый мозг	28
8.2 Средний мозг	30
8.3. Двигательные функции ствола мозга	33
9. Активационные системы мозга	35
9.1. Таламическая система	35
9.2. Ретикулярная система	39
9.3. Лимбическая система	43
10. Мозжечок, строение и функции	45
11. СТРИОПАЛЛИДАРНАЯ СИСТЕМА	50
12. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ	54
13. ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА И ГОМЕОСТАЗ	66
13.1. Функции и организация вегетативной нервной системы	66
13.2. Гомеостаз - поддержание постоянства внутренней среды организма	70
13.3. Гипоталамус - центр регуляции адаптивного поведения	72
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	78
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	77

Мышкин Иван Юрьевич

Физиология центральной нервной системы

Учебное пособие

Редактор, корректор А.А. Аладьева
Компьютерная верстка И.Н. Ивановой

Лицензия ЛР № 020319 от 30.12.96.

Подписано в печать 24.02.99. Формат 60x84/16. Бумага тип.
Усл. печ. л. 4,42. Уч.-изд. л. 5,4. Тираж 100 экз. Заказ

Оригинал-макет подготовлен
в редакционно-издательском отделе ЯрГУ.

Отпечатано на ризографе.

Ярославский государственный университет
150000 Ярославль, ул. Советская,