



ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ КАЗЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«МОСКОВСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ МИНИСТЕРСТВА ВНУТРЕННИХ ДЕЛ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ ИМЕНИ В.Я. КИКОТЯ»

Л. Е. Дерягина, И. В. Усачева

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Учебное пособие

Москва
2020

ББК 28.706; 28.707.3

Д36

Рецензенты:

ведущий научный сотрудник 1-го отдела НИЦ № 3 ВНИИ
МВД России кандидат психологических наук **Е. А. Печенкова**;
начальник кафедры юридической психологии Санкт-Петербургского
университета МВД России кандидат психологических наук,
доцент **А. А. Рожков**

Дерягина, Л. Е.

Д36 Анатомия и физиология центральной нервной системы :
учебное пособие / Л. Е. Дерягина, И. В. Усачева. – М. : Москов-
ский университет МВД России имени В.Я. Кикотя, 2020. – 298 с.
ISBN 978-5-9694-0877-7

Учебное пособие посвящено вопросам строения и функционирования центральной нервной системы. Последовательно рассмотрены вопросы клеточного строения, общих принципов анатомической организации центральной нервной системы, частной анатомии структур нервной системы, общих положений физиологии нервной системы, функционирования отделов нервной системы и интегративной физиологии.

Предназначено для курсантов и слушателей, обучающихся по программе «Психология служебной деятельности».

ББК 28.706; 28.707.3

ISBN 978-5-9694-0877-7

© Московский университет МВД России
имени В.Я. Кикотя, 2020
© Дерягина Л. Е., Усачева И. В., 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

Часть I. ОБЩИЕ И ЧАСТНЫЕ ВОПРОСЫ АНАТОМИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.....9

1. Основы физиологии клетки.....9

- 1.1. Общие сведения о клетке.....9
- 1.2. Ядро клетки.....11
- 1.3. Рибосомы.....14
- 1.4. Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи.....15
- 1.5. Митохондрии и лизосомы.....16
- 1.6. Тигроид, его функциональное значение.....19
- 1.7. Цитоскелет.....20

2. Общие принципы анатомической организации ЦНС.....23

- 2.1. Понятие нервной системы, морфологическая
и функциональная классификация.....23
- 2.2. Филогенез и онтогенез нервной системы.....26
- 2.3. Оболочки мозга.....35
- 2.4. Полости мозга. Цереброспинальная жидкость
или ликвор.....43
- 2.5. Кровоснабжение мозга и гематоэнцефалический барьер....45

3. Частная анатомия отделов центральной нервной системы.....50

- 3.1. Строение спинного мозга.....50

3.2. Строение ствола мозга.....	58
3.3. Строение мозжечка.....	74
3.4. Строение промежуточного мозга.....	79
3.5. Строение конечного мозга.....	87
3.6. Строение базальных ганглиев.....	98
3.7. Строение лимбической системы.....	104

Часть II. ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.....108

4. Основы нейронной теории.....108

4.1. Нейроны, их строение и классификация.....	108
4.2. Положения нейронной теории.....	112
4.3. Нейроглия, их строение, классификация.....	113

5. Мембранные механизмы возникновения и проведения электрических сигналов.....118

5.1. Строение и функции клеточной мембраны.....	118
5.2. Ионные каналы, их строение, классификация.....	120
5.3. Механизмы трансмембранного транспорта.....	122
5.4. Мембранный потенциал покоя.....	123
5.5. Потенциал действия.....	126

6. Физиология синапсов.....129

6.1. Понятие, общий принцип строения, классификация.....	129
6.2. Электрический синапс, особенности строения и функционирования.....	129

6.3. Химический синапс, особенности строения и функционирования.....	132
6.4. Медиаторы и рецепторы синапсов ЦНС.....	135
7. Принципы передачи информации в ЦНС.....	139
7.1. Иррадиация и конвергенция.....	139
7.2. Торможение, понятие, классификация.....	140
7.3. Торможение по нейрональной организации: поступательное, латеральное, возвратное, реципрокное.....	142
7.4. Интегративные уровни функционирования ЦНС.....	144
8. Физиология мышц.....	146
8.1. Классификация мышц.....	146
8.2. Скелетные мышцы, их строение, функции, механизм мышечного сокращения.....	146
8.3. Типы и режимы мышечных сокращений, двигательные единицы, энергетика мышц.....	152
8.4. Гладкие мышцы, особенности строения и функционирования.....	158
9. Рефлекторная деятельность организма.....	162
9.1. Понятие, классификация рефлексов.....	162
9.2. Рефлекторная дуга, рефлекторное кольцо.....	163
9.3. Координация деятельности центральной нервной системы.....	166
9.4. Нервные центры, понятие, свойства.....	170

Часть III. ФИЗИОЛОГИЯ ОТДЕЛОВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ВОПРОСЫ ИНТЕГРАТИВНОЙ ФИЗИОЛОГИИ ЦНС.....	175
10. Физиология спинного мозга.....	175
10.1. Нейрональная организация спинного мозга.....	175
10.2. Рефлексы спинного мозга.....	179
11. Физиология ствола мозга.....	183
11.1. Продолговатый мозг, жизненно важные нервные центры.....	183
11.2. Мост, значение в координации деятельности коры больших полушарий и мозжечка.....	191
11.3. Средний мозг, статические и статокинетические рефлексы.....	192
12. Физиология мозжечка.....	195
12.1. Структура коры мозжечка, афферентные связи, особенности электрофизиологических процессов.....	195
12.2. Функции мозжечка и их нарушения.....	198
13. Физиология промежуточного мозга.....	204
13.1. Таламус, его функциональное значение.....	204
13.2. Гипоталамус как центр нейроэндокринной регуляции.....	208
13.3. Эпиталамус, его роль в регуляции функций организма.....	215

14. Физиология конечного мозга.....	221
14.1. Базальные ганглии, их роль в организации поведения....	221
14.2. Функциональная организация коры больших полушарий.....	227
15. Двигательная функция ЦНС.....	242
15.1. Иерархическая организация моторных систем.....	242
15.2. Двигательные программы спинного мозга и ствола.....	246
15.3. Планирование будущих действий и вторичные моторные области.....	249
16. Автономная нервная система.....	251
16.1. Строение, классификация автономной нервной системы, функциональные особенности рефлекторной дуги и медиаторного звена.....	251
16.2. Особенности строения симпатического и парасимпатического отделов, их влияние на деятельность внутренних органов.....	257
16.3. Синаптическая передача возбуждения в автономной нервной системе.....	266
17. Основы нейроэндокринной регуляции функций.....	274
17.1. Понятие желез внутренней секреции, схема организации нейроэндокринной регуляции функций.....	274

17.2. Отличия нервной и эндокринной регуляции.	
Классификация желез внутренней секреции.....	277
17.3. Функции желез внутренней секреции.....	280
18. Нейромедиаторные механизмы зависимого поведения.....	288
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	295

Часть I

ОБЩИЕ И ЧАСТНЫЕ ВОПРОСЫ АНАТОМИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

1. Основы физиологии клетки

1.1. Общие сведения о клетке

Клетка является структурной и функциональной единицей всех организмов. Клетки любой ткани имеют одинаковую структуру, включая ядро, цитоплазму, органеллы и клеточную мембрану. В состав клеток входят белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды (жиры) и вода – основной растворитель в живых организмах, а также очень малых концентрациях некоторые другие вещества, в том числе минеральные.

Нуклеиновые кислоты предназначены для хранения и представления генетической информации. Углеводы и липиды служат источниками энергии, которые часто объединяются с белками, образуя соответствующие гликопротеиды и липопротеиды, являющимися структурными компонентами клеток. Белки определяют количество клеток друг друга и получают более 10 % клеточной массы, тогда как количество углеводов и липидов составляет всего 1–5 %. Крупные молекулы белка представляют собой полимеры, образованные путем связывания аминокислот друг с другом. Из 20 встречающихся в организме аминокислот могут образоваться как короткие, включающие лишь несколько аминокислот, цепи, так и очень длинные, состоящие из сотен аминокислот: первые называются олигопептидами, вторые – полипептидами.

Аминокислоты соединяются пептидными связями между аминогруппой одной кислоты и карбоксильной группой

другой (рис. 1). Благодаря всем своим соединениям молекула белка может свернуться в объемную структуру – глобулу. В зависимости от формы различаются глобулярные или объемные и фибриллярные или волокнистые белки. Последовательность аминокислот играет решающую роль в свойствах белковой молекулы. Полярные области обращены к поверхности молекулы, т. е. ближе к воде (гидрофильные), неполярные контактируют друг с другом и прячутся во внутренней части глобулы (гидрофобные).

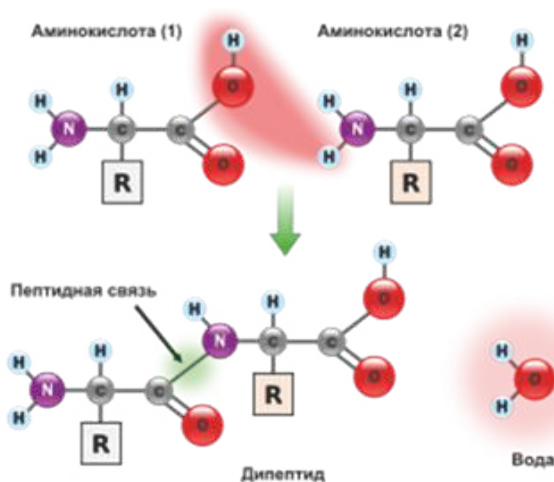


Рис. 1. Пептидная связь между двумя аминокислотами

Центральное место в клетке занимает ее ядро (рис. 2), отделенное ядерной оболочкой от остальной части клетки – цитоплазмы. Полужидкая среда цитоплазмы называется цитоплазматическим матриксом или цитозолем. Он содержит органеллы: митохондрии, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, окаймленные пузырьки или вакуоли, рибосомы, микротрубочки и микрофиламенты.

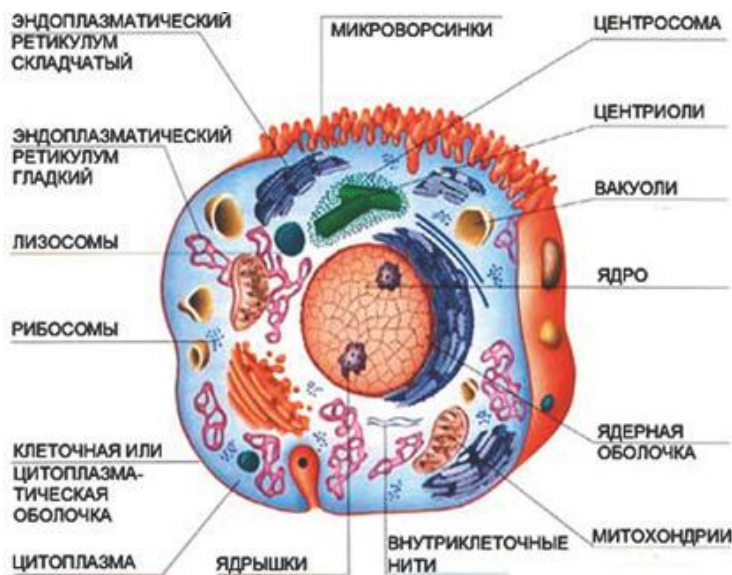


Рис. 2. Схема строения клетки

Многие органеллы имеют свои собственные мембраны, которые разделяют цитоплазму на отдельные отсеки или компартменты. Благодаря этому разделению каждый отсек может выполнять свои собственные специальные функции и использовать для этого свой собственный набор ферментов.

1.2. Ядро клетки

Ядро – важный структурный компонент клетки, который содержит молекулы ДНК – генетическую информацию – и передает, хранит и реализует наследственную информацию, а также обеспечивает синтез белка, образование РНК. В ядре различают хроматин, оболочку, кариолимфу (ядерный сок), ядрышко (рис. 3). Ядерная оболочка состоит из двух мембран, имеет поры, через которые происходит обмен крупными молекулами различных веществ.

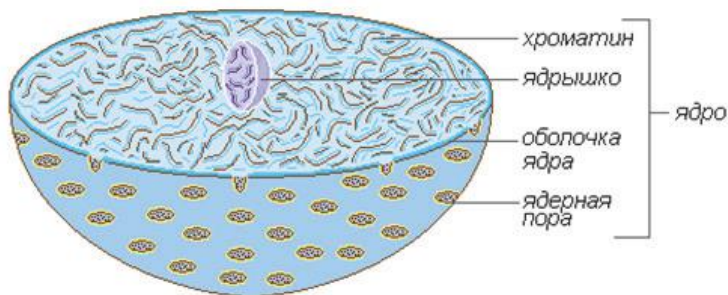


Рис. 3. Схема ядра клетки

Оно может быть в двух состояниях: покой (интерфазное) и деление (митоз или мейоз). Интерфазное ядро представляет собой круглое образование с многочисленными скоплениями белкового вещества, называемого хроматином. Существует два типа хроматина: гетерохроматин и эухроматин. Хроматин состоит из хромосом, в которые встроена основная часть генетической информации. Хромосомы – это плотно упакованные в ядерные белки двойные спирали дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). У каждого вида животных обнаружено постоянное количество хромосом определенной формы и размера. У человека 23 пары гомологичных хромосом. Одна из хромосом каждой пары унаследована от отца, другая – от матери. ДНК представляет собой высокомолекулярный полимер, образованный нуклеотидами, соединенными друг с другом, каждый из которых состоит из углеводной молекулы D-2-дезоксирiboзы, остатка фосфорной кислоты и одного из четырех азотистых оснований: аденина, гуанина, цитозина и тимина (рис. 4).

Кодированная последовательность этих нуклеотидов содержит всю генетическую информацию ДНК: комбинация трех последовательных нуклеотидов (триплет или кодон) означает вы-

бор одной из 20 существующих аминокислот для ее включения в молекулу вновь синтезированного белка. Каждый из четырех нуклеотидов может быть представлен как «буква генетического языка», а триплет – как кодовое слово, из набора которого составлена более или менее длинная фраза. Она содержит полную инструкцию для синтеза какого-либо конкретного белка, а часть хромосомы, на которой записана такая информация, называется ген. Существуют специальные механизмы для экспрессии генов, т. е. спрос на генетическую информацию. Когда возникает потребность в белке, происходит декомпенсация хромосомы, т. е. разуплотнение в локусе (участке), где находится желаемый ген. Двойная спираль ДНК в этой точке расходится, чтобы обеспечить возможность синтеза молекулы информационной рибонуклеиновой кислоты (иРНК). Этот синтез – не что иное, как переписывание генетической информации (транскрипция), и транскрипция контролируется специальным ферментом. Когда транскрипция будет завершена, нити ДНК, которые разошлись по ней, воссоединятся, как застежка молнии. Полученная иРНК имеет только одну цепь, синтезируемую на нити ДНК, как на матрице. Полученная молекула иРНК содержит всю информацию о синтезе желаемого белка, сам синтез будет происходить в другом месте, после того, как молекула иРНК покинет ядро через пору ядерной мембраны.

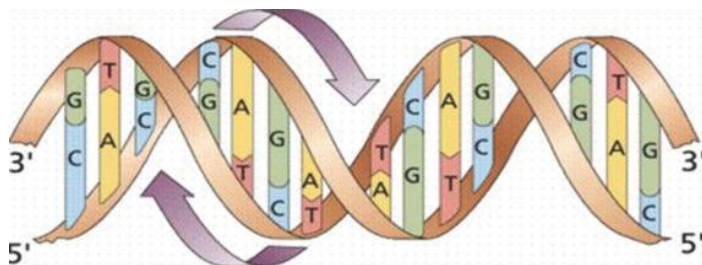


Рис. 4. Принцип образования двойной спирали ДНК

Описанный механизм извлечения генетической информации всегда используется, когда необходимо заменить изношенные белковые молекулы, синтезировать вновь необходимые ферменты и увеличить количество любых рецепторов или структурных белков. Определенные типы генов кодируют, например, образование больших молекул-предшественников, из которых так называемые нейропептиды используются нервными клетками для передачи информации другим клеткам. Все эти процессы усиливаются при формировании новых образцов поведения, т. е. в процессе обучения, когда образуются энграммы памяти (следы).

1.3. Рибосомы

Небольшие тела диаметром 20–22 нм, не имеют собственных мембран, состоят из двух субъединиц (малой и большой) и содержат особый вид РНК, называемый рибосомальным. После выхода молекулы иРНК из ядра к ней присоединяются несколько рибосом, что приводит к образованию полисомы, на которой происходит синтез белка (рис. 5). Синтез состоит в сборе аминокислот в определенной последовательности, кодируемой триплетами иРНК.

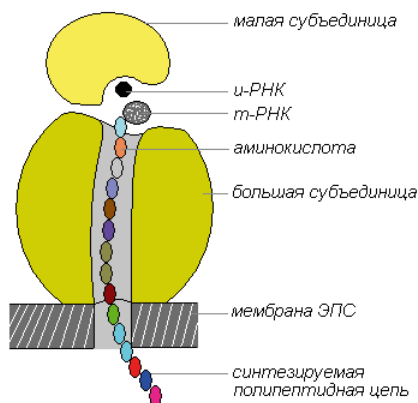


Рис. 5. Строение рибосомы

Передача информации из генетического кода иРНК в аминокислотную последовательность молекулы белка называется трансляцией. В этом случае рибосома движется вдоль цепи иРНК и в то же время одна за другой, аминокислоты соединяются в нужной последовательности. Некоторые

из рибосом и полисом расположены рядом с ядром в цитозоле – их называют свободными. Другая часть рибосом прикреплена к мембране эндоплазматического ретикулаума. На свободных рибосомах белки обычно синтезируются для цитозоля, микротрубочек, микрофиламентов, т. е. для внутреннего применения. На рибосомах, связанных с эндоплазматическим ретикулумом, образуются белки, которые предназначены для выделения из клетки, например, нейропептидных медиаторов.

1.4. Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи

Различают гладкий и шероховатый (зернистый) эндоплазматический ретикулум (далее – ЭР) (рис. 6). Шероховатый ЭР представляет собой сеть цистерн (связанных полых структур) с рибосомами, прикрепленными к их внешним стенкам. Гладкий ЭР не имеет рибосом; в нем образуются углеводы и липиды, необходимые для клетки.

Рибосомы в сочетании с шероховатой мембраной ЭР синтезируют белки, в том числе предназначенные для экспорта: нейротрансмиттеры, нейрогормоны. Синтезированные молекулы выходят из цистерн ЭР в упаковке (транспортном пузырьке – ТП), вырезанной из их собственной мембраны ЭР.

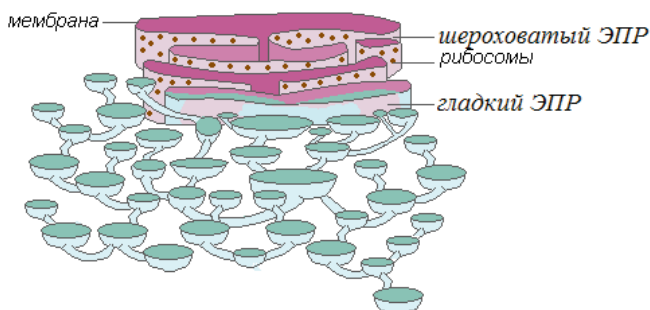


Рис. 6. Строение эндоплазматического ретикулума

ТП движутся к аппарату Гольджи. Аппарат Гольджи похож на стопку из 3–10 пакетиков в форме блюдцеобразных мешочков (рис. 7). В нервной клетке такие стопки образуют сетчатую структуру, окружающую ядро. ТП, поступающие из ЭР, сливаются с ближайшим мешочком аппарата Гольджи так, что мембрана ТП становится частью мембраны самого аппарата Гольджи.

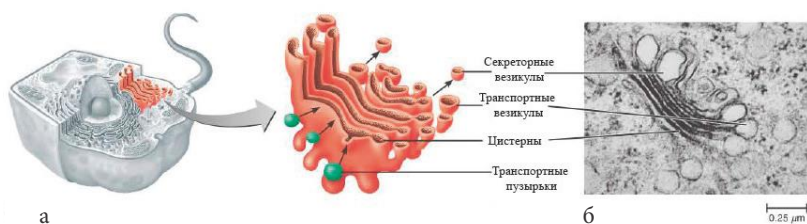


Рис. 7. Аппарат Гольджи: а – схема, б – микрофотография

Белок, содержащийся в нескольких ТП, накапливается и претерпевает ряд изменений. Например, здесь может происходить синтез гликопротеинов – белковых соединений с углеводами. После этого часть готовых продуктов снова покрывается мембраной (на этот раз она заимствована из стенки мешка аппарата Гольджи и очень похожа на клеточную мембрану) – так образуется секреторный пузырек. Он транспортируется к нервному окончанию, где его содержимое может секретироваться экзоцитозом. Выделяемые вещества предназначены для передачи информации другим клеткам.

1.5. Митохондрии и лизосомы

Окисление глюкозы в мозге (12–17 % от всей потребляемой организмом) происходит в митохондриях, которые служат энергетическими станциями клетки. Чем интенсивнее активность клетки, тем больше в ней митохондрий. В нервных клетках они

довольно равномерно распределены в цитоплазме, но могут перемещаться туда и менять свою форму. Диаметр митохондрий колеблется от 0,4 до 1 мкм, они имеют две мембраны, внешнюю и внутреннюю, каждая из которых немного тоньше клеточной мембраны (рис. 8).

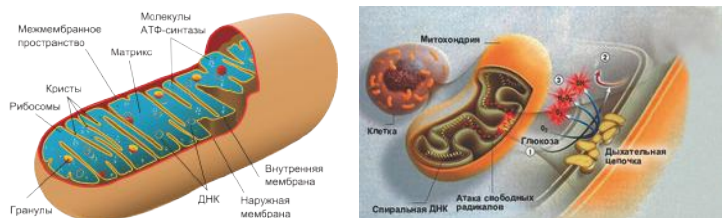


Рис. 8. Строение митохондрий

Внутренняя мембрана имеет многочисленные наросты или кристы. Внутри митохондрий содержится жидкость, в которой кальций и магний накапливаются в виде плотных гранул. Кристы и внутреннее пространство митохондрий содержат дыхательные ферменты, с помощью которых окисляются продукты гликолиза – анаэробное усвоение глюкозы, метаболиты жирных кислот, аминокислоты. Высвобождаемая энергия этих соединений сохраняется в молекулах аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), которая образуется в митохондриях в результате фосфорилирования молекул аденозиндифосфорной кислоты (АДФ).

Митохондрии имеют свои собственные ДНК и РНК, а также рибосомы, на которых синтезируются некоторые белки. Это обстоятельство дает основание называть митохондрии полуавтономными органеллами. Продолжительность их жизни коротка, и примерно половина митохондрий, присутствующих в клетке, обновляется каждые 10–12 дней: создаются новые, чтобы заменить те, которые исчерпали свои ресурсы.

Лизосомы – это пузырьки диаметром 250–500 нм, ограниченные собственной мембраной, внутри которой находятся различные протеолитические, т. е. расщепляющие белки, ферменты (рис. 9).

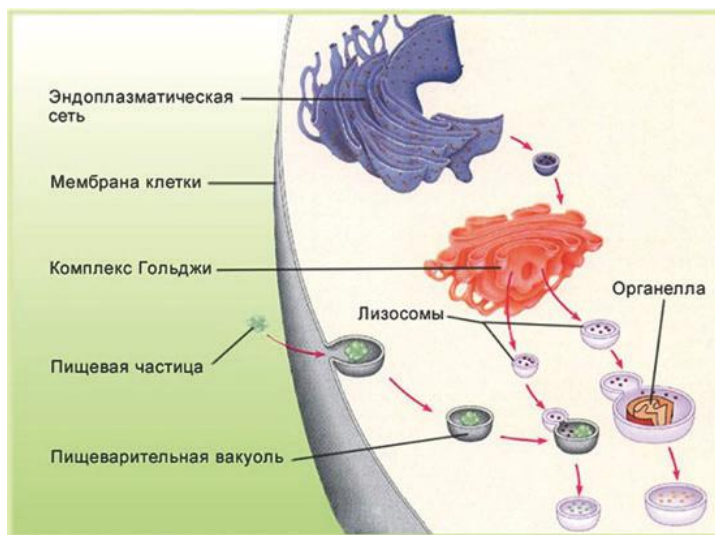


Рис. 9. Участие лизосом в жизнедеятельности клетки

Ферменты лизосом расщепляют большие белковые молекулы на более мелкие части или даже аминокислоты. Ферменты лизосом синтезируются на рибосомах ЭР, затем они поступают в аппарат Гольджи в транспортные пузырьки, где к ним часто присоединяется углеводный компонент, который превращает их в гликолипиды. Далее ферменты упаковываются в мембрану аппарата Гольджи и отрываются от нее, превращаясь в лизосому. Гидролитические ферменты лизосом освобождают клетку от изношенных или разрушающихся цитоплазматических структур, от лишних мембран, которые стали ненужными. Изношенные или поврежденные органеллы сливаются с лизосомами и перева-

риваются лизосомальными ферментами. Ферменты лизосом способны расщеплять вещества не только внутреннего, эндогенного происхождения, но и соединения, которые проникают в клетку снаружи посредством фагоцитоза или пиноцитоза.

1.6. Тигроид, его функциональное значение

Вещество базофильной окраски, или вещество Ниссля (названное по имени автора), находится в теле нервной клетки и в основаниях дендритов. При осмотре под световым микроскопом тигроид обнаруживается в виде гранул или зерен (рис. 10).

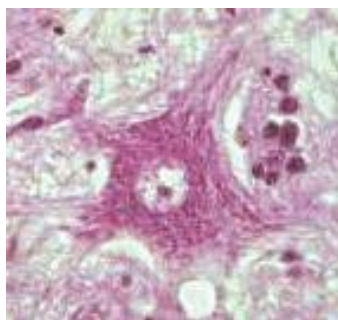


Рис. 10. Микрофотография тигроида в моторных нейронах

Большие скопления тигроида дают цитоплазме пятнистый вид. С помощью электронного микроскопа было обнаружено, что тигроидное вещество представляет собой сформированный эндоплазматический ретикулум той же структуры, что и в других клетках. Ретикулум состоит из мембранной системы, ограничивающей резерву-

ары с большим количеством рибосом, содержащих много РНК, что и определяет базофилию тигроида. Он также содержит белок.

Тигроидное вещество – это обязательное образование нервной клетки, которая легко меняется в зависимости от ее функционального состояния. Хорошо известно, что при переутомлении нервной системы организма количество этого вещества резко уменьшается, и сначала оно исчезает в дендритах, а затем – в соме. При особенно сильном возбуждении нейрона тигроид может полностью исчезнуть. Закономерное уменьшение тигроида и изменение его положения в нервных клетках наблюдаются так-

же в результате патологических процессов. Это дает основание рассматривать количество тигроида, его форму, характер расположения в качестве индикаторов физиологического состояния нейрона.

1.7. Цитоскелет

Форма клетки определяется сетью фибриллярных, т. е. волокнистых, белков, которые могут быть одного из трех типов: 1) микротрубочки; 2) нейрофиламенты; 3) микрофиламенты (рис. 11). Фибриллярные белки собираются из повторяющихся одинаковых единиц – мономеров. Микротрубочки собираются из молекул тубулина, микрофиламенты – из молекул актина, и сборка-разборка происходит по мере необходимости. В нервных клетках многие, но не все, фибриллярные белки ориентированы вдоль процессов – аксонов или дендритов.

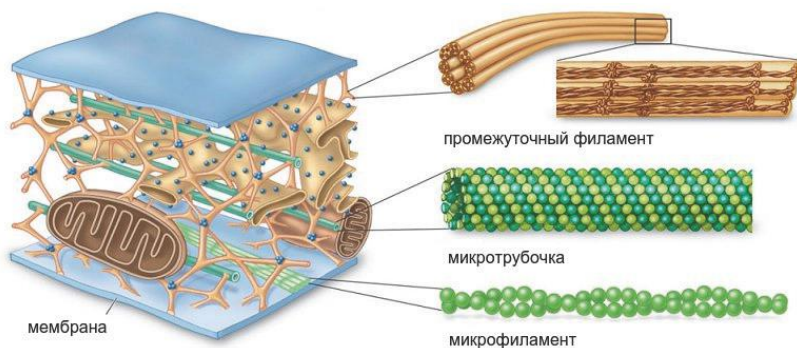


Рис. 11. Элементы цитоскелета

Микротрубочки – самые толстые элементы цитоскелета, они имеют форму полых цилиндров диаметром 25–28 нм. Цилиндр образуется из 13 субъединиц – протофиламентов, каждый из которых собран из молекул тубулина. Расположение микротрубо-

чек в клетке во многом определяет ее форму. Микротрубочки служат своего рода стационарными рельсами, по которым движутся некоторые органеллы: секреторные пузырьки, митохондрии, лизосомы. Скорость этого движения в аксоне может превышать 15 мм/ч, этот тип переноса аксона называется быстрым. Движущей силой быстрого транспорта является специальный белок кинезин, связывающийся с транспортируемой органеллой на одном конце молекулы и с микротрубочкой на другом конце, которая скользит вдоль, используя энергию АТФ для его перемещения. Молекулы АТФ связаны с микротрубочками, а кинезин обладает активностью АТФазы (фермента, расщепляющего АТФ).

Нейрофиламенты состоят из двух скрученных мономерных нитей, образуя протофиламент. Скручивание двух протофиламентов представляет собой протофибриллу, а три спирально скрученных протофибрилла представляют собой нейрофиламент, своего рода канат, диаметром около 10 нм. Нейрофиламенты обнаруживаются в клетке чаще, чем другие фибриллярные белки, их упругая скрученная структура создает основной каркас цитоскелета. При некоторых дегенеративных поражениях головного мозга, таких как болезнь Альцгеймера – наиболее распространенная причина старческого слабоумия, форма нейрофиламентов значительно изменяется, они собираются в характерные клубки Альцгеймера.

Микрофиламенты являются одними из самых тонких элементов цитоскелета, их диаметр составляет всего 3–5 нм. Они сформированы из шаровидных молекул актина, собранных как двойная нить из бисера. Каждый актиновый мономер содержит молекулу АТФ, энергия которой обеспечивает сокращения микрофиламентов. Такие сокращения могут изменить форму клетки, ее аксона или дендритов.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие вещества представляют самую большую часть клеточной массы?
2. Клетки какой ткани отличаются наибольшей возбудимостью?
3. Назовите элементарные составные единицы белковых молекул.
4. Какие вещества не могут пройти через клеточную мембрану путем диффузии?
5. Какие белки требуются для транспорта ионов через клеточную мембрану против градиента концентрации?
6. Какой нуклеотид не входит в состав ДНК?
7. Синтез какого вещества наиболее вероятен в ядре неделящейся в данный момент клетки?
8. Назовите клеточную структуру, на которой происходит синтез белка.
9. В какой структуре клетки образуются секреторные пузырьки?
10. При окислении глюкозы и других питательных веществ образуется АТФ. Где происходит этот процесс?
11. Функцией каких органелл является разрушение изношенных цитоплазматических структур?
12. Какая из указанных структур необходима для быстрого транспорта в клетке?
13. При окраске нервной ткани по методу Гольджи применяется нитрат серебра. Какая структура клетки способна удерживать это вещество?
14. Сокращение каких структур способно изменять форму клетки?

2. Общие принципы анатомической организации ЦНС

2.1. Понятие нервной системы, морфологическая и функциональная классификация

Анатомия нервной системы является одним из разделов анатомии человека, который обсуждает структуру и развитие головного и спинного мозга, а также периферической нервной системы, включая нервы, нервные узлы (ганглии), сплетения и автономную нервную систему. По морфологическим признакам вся единая нервная система подразделяется на центральную нервную систему (ЦНС) и периферическую нервную систему (ПНС) (рис. 12).

Центральная нервная система включает головной и спинной мозг, надежно защищенный костями черепа, позвоночника и специальными мозговыми оболочками от возможных повреждений. Периферические нервы и нервные сплетения или ганглии относятся к ПНС.

Функциональная классификация делит нервную систему на соматическую и автономную (вегетативную). Соматическая нервная система иннервирует поперечно-полосатые скелетные мышцы, ее часто называют «произвольной», т. е. регуляция мышечной активности происходит осознанно, с включением волевых процессов. Автономная (вегетативная) нервная система иннервирует гладкие мышцы внутренних органов, кровеносных сосудов и желез внутренней секреции. Ее часто называют «непроизвольной», т. е. не подчиняющейся воле человека. Принято различать три части: симпатическую, парасимпатическую и метасимпатическую (внутриоргannую).

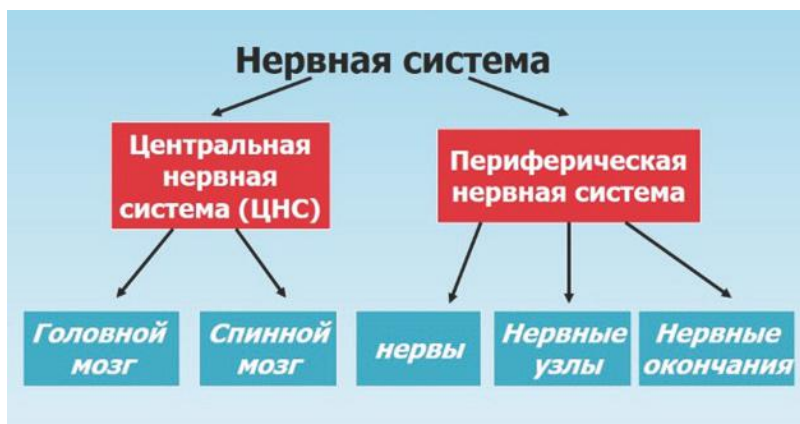


Рис. 12. Морфологическая классификация нервной системы

При описании внешних форм тела используются оси и плоскости, применяемые в системе прямоугольных координат (рис. 13). Есть три оси тела: вертикальная, поперечная и сагиттальная. Все они пересекаются друг с другом под прямыми углами. Вертикальная ось является самой длинной и перпендикулярной плоскости опоры. Поперечная ось проходит параллельно опорной плоскости. Сагиттальная ось, получившая название от латинского слова *sagitta* – стрела, направлена спереди назад. Поперечных и сагиттальных осей можно провести любое количество, вертикальную ось – только одну. Поэтому вертикальная ось называется основной осью. Оси соответствуют трем плоскостям – сагиттальной, фронтальной и горизонтальной.

Сагиттальная плоскость проходит в направлении сагиттальной оси и перпендикулярно поперечной оси. Через тело можно провести любое количество сагиттальных плоскостей. Плоскость, проходящая через вертикальную главную ось, называется срединной или медианой. Она делит тело на две симметричные половины – правую и левую.

Фронтальная плоскость идет в поперечном направлении и перпендикулярна сагиттальной оси. Любая из фронтальных плоскостей делит тело человека на заднюю и переднюю части. Фронтальная плоскость перпендикулярна опоре и параллельна передней поверхности тела, поверхности лба, что является причиной его названия (латин. front – лоб). Горизонтальная или поперечная плоскость проходит в направлении поперечной оси, параллельной плоскости опоры, и перпендикулярна вертикали. Любая из поперечных плоскостей разделит тело на верхнюю и нижнюю половины. По осям и плоскостям определяется положение частей тела, расположение внутренних органов.



Рис. 13. Плоскости человеческого тела

Положение частей тела по отношению к основным осям и плоскостям обозначается специальными терминами:

- медиальный – расположенный ближе к срединной оси, внутренней;

- латеральный – расположенный дальше от срединной оси, боковой, наружный;

- краниальный – расположенный в направлении головы, черепа;

- каудальный – расположенный в обратном направлении, хвостовой;

- дорзальный – расположенный на задней, спинной стороне;

- вентральный – расположенный на передней, брюшной стороне.

Применительно к конечностям пользуются терминами: проксимальный – лежащий ближе к туловищу, дистальный – расположенный дальше от туловища. Например, голень по отношению к стопе расположена проксимально, а по отношению к бедру – дистально.

2.2. Фило- и онтогенез нервной системы

Филогенез нервной системы – это развитие нервной системы в процессе эволюции. В процессе филогенеза нервная система проходит ряд основных этапов.

Стадия I – сетевая нервная система. На этой стадии (кишечнополостные) нервная система (гидра), состоит из нервных клеток, многочисленные отростки которых связаны друг с другом в разных направлениях, образуя сеть, которая диффузно пронизывает весь организм. При раздражении любой точки тела возбуждение распространяется по всей нервной сети, и животное реагирует движением всего тела. Отражением этой стадии у человека является сетевидное стро-

ение интрамуральной нервной системы пищеварительного тракта.

Стадия II – узловая нервная система. На этой стадии (беспозвоночные) нервные клетки объединяются в отдельные скопления или группы, и из скоплений клеточных тел получают нервные узлы – центры, а из скоплений отростков – нервные стволы – нервы. Более того, в каждой ячейке количество процессов уменьшается, и они получают определенное направление. Согласно сегментарной структуре тела животного, например кольчатого червя, в каждом сегменте имеются сегментарные нервные узлы и нервные стволы. Последние соединяют узлы в двух направлениях: поперечные стволы соединяют узлы одного сегмента, а продольные соединяют узлы разных сегментов. Вследствие чего нервные импульсы, возникающие в любой точке тела, не распространяются по всему телу, а распространяются вдоль поперечных стволов внутри этого сегмента. Продольные стволы соединяют нервные сегменты в одно целое. На головном конце животного, которое при движении вперед соприкасается с различными объектами окружающего мира, развиваются органы чувств, поэтому узлы головы развиваются сильнее других, являясь прообразом будущего мозга. Отражением этого этапа является сохранение у человека примитивных признаков (разбросанных по периферии узлов и микроганглиев) в структуре вегетативной нервной системы.

Стадия III – трубчатая нервная система, характерная для хордовых. Этот тип системы обеспечивает наибольшую точность, скорость и локальность ответов. Характеризуется высокой степенью концентрации нервных клеток. Центральная нервная система представлена трубчатым спинным мозгом и головным мозгом. В процессе эволюции развитие мозговых

областей мозга усиливалось, а их регуляторная роль возрастала. В головном мозге высших позвоночных появился новый отдел – кора больших полушарий. Трубчатая нервная система функционально обеспечивает достаточно высокую надежность, точность и скорость реакций организма. Эта нервная система не только предназначена для сохранения наследственно сформированных инстинктов, но и обеспечивает обучение, связанное с получением и использованием новой информации (условно-рефлекторная деятельность, память, активное отражение).

Онтогенез нервной системы – индивидуальное развитие нервной системы, подразделяется на два периода: пренатальный (внутриутробный) и постнатальный (после рождения). Пренатальный продолжается с момента зачатия и формирования зиготы до рождения; постнатальный – с момента рождения до смерти.

Пренатальный период онтогенеза начинается с момента слияния мужских и женских половых клеток и образования зиготы. Зигота последовательно делится, образуя шаровую бластулу. На стадии бластулы происходит дробление и формирование первичной полости, бластоцеля (рис. 14). Пренатальный период делится на три периода: начальный, эмбриональный и плодный. Начальный (предимплантационный) период у человека охватывает первую неделю развития (от момента оплодотворения до имплантации в слизистую оболочку матки). Эмбриональный (предплодный, эмбриональный) период длится с начала второй недели до конца восьмой недели (с момента имплантации до завершения закладки органов). Плодный (фетальный) период начинается с девятой недели и длится до рождения. В это время происходит усиление роста тела.

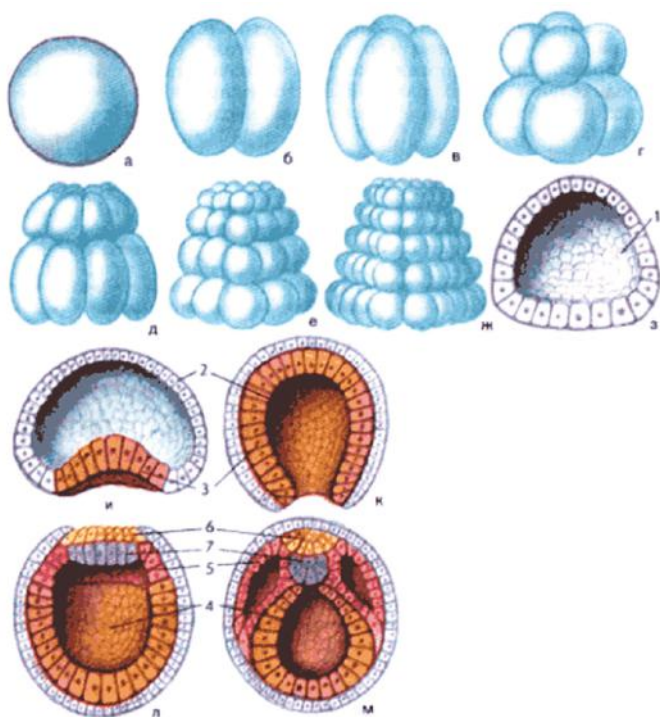


Рис. 14. Стадии развития оплодотворенного яйца ланцетника:
 а – оплодотворенное яйцо (зигота); б–е – стадии 2, 4, 8, 16, 32 бластомеров;
 ж – бластула; з – бластула в разрезе; и – начало образования гастрюлы;
 к – гастрюла; л – ранняя нейрула; м – нейрула; 1 – бластоцель; 2 – эктодерма;
 3 – энтодерма; 4 – полость первичной кишки; 5 – мезодерма;
 6 – нервная пластинка; 7 – хорда

Постнатальный период онтогенеза подразделяют на 11 периодов: 1-й – 10-й день – новорожденные; 10-й день – 1 год – грудной возраст; 1–3 года – раннее детство; 4–7 лет – первое детство; 8–12 лет – второе детство; 13–16 лет – подростковый период; 17–21 год – юношеский возраст; 22–35 лет – первый зрелый возраст; 36–60 лет – второй зрелый возраст; 61–74 года – пожилой возраст; с 75 лет – старческий возраст, после 90 лет – долгожители. Завершается онтогенез естественной смертью.

На ранней стадии онтогенеза эмбриональные клетки дифференцируются в три зародышевых слоя: эктодерму (внешний слой), энтодерму (внутренний слой) и мезодерму, расположенную между энтодермой и эктодермой. Все клетки центральной нервной системы формируются из эктодермы (рис. 15). В дорсальных частях тела эмбриона клетки эктодермы превращаются в нервную (медуллярную) пластинку, которая первоначально состоит из одного слоя клеток.

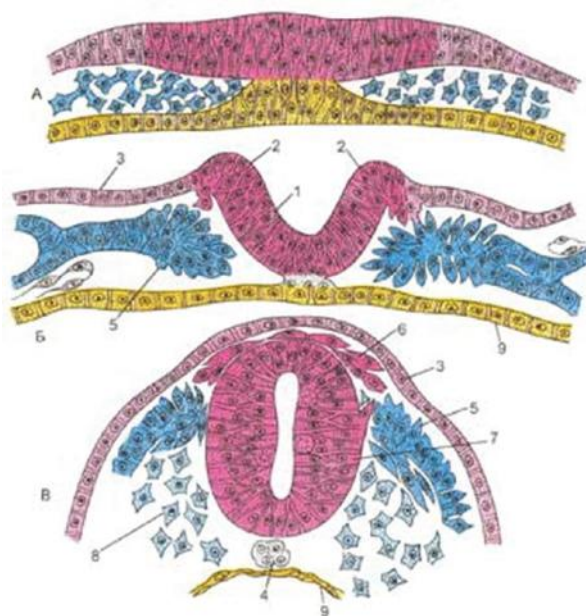


Рис. 15. Нейруляция:

А – стадия нервной пластинки; Б – стадия нервного желобка; В – стадия нервной трубки; 1 – нервный желобок; 2 – нервный валик; 3 – кожная эктодерма; 4 – хорда; 5 – сомитная мезодерма; 6 – нервный гребень (ганглиозная пластинка); 7 – нервная трубка; 8 – мезенхима; 9 – энтодерма

В связи с тем, что интенсивность размножения клеток в разных частях медуллярной пластинки неодинакова, возникает отклонение, которое постепенно принимает форму углубления или

бороздки. Рост боковых отделов этой нервной борозды приводит к тому, что ее края постепенно смыкаются и образуется нервная трубка. В этот период нервная трубка состоит уже из трех слоев – из внутреннего слоя в дальнейшем развивается эпендима центрального канала спинного мозга и полостей желудочков мозга, из среднего (плащевое) слоя в дальнейшем развивается серое вещество мозга, наружный слой в дальнейшем превращается в белое вещество мозга. В течение периода закрытия нервной трубки образуются ганглиозные пластинки, расположенные дорсально относительно нервной трубки. Впоследствии из ганглиозной пластинки образуются чувствительные узлы спинно-мозговых, черепных нервов и периферическая часть вегетативной нервной системы.

После изоляции пластины ганглия нервная трубка в ее краниальном (головном) конце заметно утолщается. Задняя (каудальная) часть нервной трубки далее превращается в спинной мозг. Головной (краниальный) участок нервной трубки является зачатком, из которого развивается мозг.



Рис. 16. Схема образования мозговых пузырей

На 3-й неделе эмбрионального развития в головном мозге нервной трубки формируются три первичных мозговых пузыря (передний, средний и задний), из которых развиваются основные части мозга – конечный, средний и ромбовидный мозг. Впоследствии передний и задний мозговые пузыри делятся на 2 отдела каждый, в результате чего у зародыша 4–5 недель образуются 5 мозговых пузырей: конечный (телэнцефалон), промежуточный (диэнцефалон), средний (мезэнцефалон), задний (метэнцефалон) и продолговатый (продолговатый мозг). Из конечного мозгового пузыря развиваются полушария головного мозга и подкорковые ядра; из промежуточного – промежуточный мозг (зрительные бугры, подбугорье); из среднего – средний мозг (четверохолмие, ножки мозга, сильвиев водопровод); из заднего – мост мозга (варолиев мост) и мозжечок, из продолговатого – продолговатый мозг. Из полостей мозговых пузырей и нервной трубки образуются желудочки головного мозга и канал спинного мозга. Полости заднего и продолговатого мозговых пузырей превращаются в IV желудочек, полость среднего мозгового пузыря – в узкий канал, называемый водопроводом мозга (сильвиев водопровод), который сообщает между собой III и IV желудочки. Полость промежуточного пузыря превращается в III желудочек, а полость конечного пузыря – в два боковых желудочка (рис. 16).

Церебральная жидкость циркулирует в желудочках и позвоночном канале. Нейроны развивающейся нервной системы устанавливают связи между различными частями головного и спинного мозга, а также вступают в связь с другими органами. Чувствительные нейроны, вступая во взаимоотношения с другими органами, оканчиваются рецепторами, воспринимающими раздражение. Моторные нейроны оканчиваются мионевральным синапсом – контактом нервного волокна с мышцей. К 3-му месяцу внутриутробного развития выделяются основные части центральной

нервной системы: полушария головного мозга и ствол головного мозга, желудочки головного мозга, а также спинной мозг. К 5-му месяцу основные бороздки коры головного мозга дифференцируются, но кора все еще недоразвита. На 6-м месяце четко выявлено функциональное преобладание верхних отделов нервной системы плода над нижележащими отделами. Мозг новорожденного относительно велик. Масса в среднем составляет $1/8$ массы тела, т. е. около 400 г, причем у мальчиков она несколько больше, чем у девочек. У новорожденного четко выраженные бороздки, большие извилины, но их глубина и высота невелики. Мелких борозд сравнительно немного, они появляются постепенно в первые годы жизни. К 9 месяцам начальная масса мозга удваивается и к концу первого года составляет $1/11$ – $1/12$ от массы тела. К 3 годам масса мозга по сравнению с его массой при рождении утраивается, к 5 годам она составляет $1/13$ – $1/14$ массы тела. К 20 годам начальная масса мозга увеличивается в 4–5 раз, а у взрослого – только $1/40$ массы тела. Рост мозга происходит главным образом благодаря миелинизации нервных проводников и увеличению размера приблизительно 20 млрд нервных клеток, уже присутствующих при рождении. Наряду с ростом головного мозга меняются пропорции черепа. Ткань мозга новорожденного мало дифференцирована. Кортикальные клетки, подкорковые узлы, пирамидные пути недоразвиты, плохо дифференцированы серое и белое вещество. Нервные клетки плодов и новорожденных сосредоточены на поверхности полушарий головного мозга и в белом веществе мозга. С увеличением поверхности мозга нервные клетки мигрируют в серое вещество; их концентрация на 1 см^3 от общего объема мозга уменьшается. В то же время плотность сосудов головного мозга увеличивается. Наибольшие изменения происходят в первые 5–6 лет жизни. Только в возрасте 15–16 лет наблюдаются те же отношения, что и у взрослых. Боковые желудочки мозга отно-

сительно широки. Мозолистое тело, соединяющее оба полушария, тонкое и короткое. В течение первых 5 лет оно становится толще и длиннее, а к 20 годам мозолистое тело достигает своего окончательного размера. Мозжечок у новорожденного слабо развит, расположен относительно высоко, имеет продолговатую форму, небольшую толщину и неглубокие бороздки. Варолиев мост по мере роста ребенка движется к склону затылочной кости. Продолговатый мозг относительно горизонтальный. Черепные нервы расположены симметрично у основания мозга.

По сравнению с головным спинной мозг новорожденного имеет более сформированную морфологическую структуру и относительно длиннее, чем у взрослого. В дальнейшем рост спинного мозга отстает от роста позвоночника, поэтому его нижний конец «движется» вверх. Рост спинного мозга длится примерно до 20 лет. За это время его масса увеличивается примерно в 8 раз. Конечное соотношение спинного мозга и позвоночного канала устанавливается к 5–6 годам. Рост спинного мозга наиболее выражен в грудном отделе. Шейное и поясничное утолщение спинного мозга начинают формироваться в первые годы жизни ребенка. В этих утолщениях концентрируются клетки, иннервирующие верхние и нижние конечности. С возрастом отмечается увеличение количества клеток в сером веществе спинного мозга, а также наблюдается изменение их микроструктуры. Спинной мозг имеет плотную сеть венозных сплетений, что объясняется относительно быстрым ростом вен спинного мозга по сравнению со скоростью его роста.

Периферическая нервная система новорожденного недостаточно миелинизирована, пучки нервных волокон редки, неравномерно распределены. Процессы миелинизации протекают неравномерно в разных отделах. Миелинизация черепных нервов наиболее активно происходит в первые 3–4 месяца жизни и заканчивается к 1 году. Миелинизация спинномозговых нервов длится

до 2–3 лет. Вегетативная нервная система функционирует с рождения. В будущем происходит слияние отдельных узлов и формирование мощных сплетений симпатической нервной системы.

На ранних стадиях эмбриогенеза между различными частями нервной системы образуются четко дифференцированные «жесткие» связи, которые создают основу для жизненных врожденных реакций. Совокупность этих реакций обеспечивает первичную адаптацию после рождения (например, пищевые, респираторные, защитные реакции). Взаимодействие нейронных групп, обеспечивающих определенную реакцию или комплекс реакций, составляет функциональную систему.

2.3. Оболочки мозга

В анатомии, физиологии и особенно в патологии центральной нервной системы большая роль принадлежит соединительнотканным оболочкам спинного и головного мозга. Головной и спинной мозг окружены тремя оболочками: мягкой, паутинной и твердой.

Оболочки спинного мозга:

1. **Твердая оболочка спинного мозга** (рис. 17) облегает в форме мешка снаружи спинной мозг. Она не прилегает вплотную к стенкам позвоночного канала, которые покрыты надкостницей.



Рис. 17. Оболочки спинного мозга

Между надкостницей и твердой оболочкой находится эпидуральное пространство. В нем залегают жировая клетчатка и венозные сплетения – внутреннее венозное позвоночное сплетение, в которые вливается венозная кровь от спинного мозга и позвонков. Сверху твердая оболочка срастается с краями большого отверстия затылочной кости, а снизу заканчивается на уровне II–III крестцовых позвонков, суживаясь в виде нити, которая прикрепляется к копчику.

2. Паутинная оболочка спинного мозга в виде тонкой полупрозрачной бессосудистой ткани прилипает изнутри к твердой мембране.

Между ними находится щелевидное, пронизанное тонкими перекладинами субдуральное пространство, заполненное ликвором (140 мл). Спинной мозг как бы плавает в нем. Ликвор является частью лимфатической системы и выполняет трофическую и защитную функцию. В субдуральном пространстве также есть жировая ткань. Он выполняет защитную функцию.

3. Мягкая оболочка спинного мозга, покрытая эндотелием, примыкает к спинному мозгу и следует за всеми его бороздами, имеет два листка. Сверху эта оболочка покрыта эндотелием и содержит между двумя его листками сосуды, вместе с которыми заходит в его борозды и мозговое вещество, образуя вокруг сосудов периваскулярные лимфатические пространства.

Между паутинной и мягкой оболочками находится *подпаутинное пространство* (cavitas subarachnoidalis), в котором мозг и нервные корешки лежат свободно, окруженные большим количеством спинномозговой жидкости, находящейся в непрерывном сообщении с жидкостью подпаутинных пространств головного мозга и мозговых желудочков. Это

пространство особенно широко в нижней части арахноидального мешка, где оно окружает окончание спинного мозга.

Между паутинной оболочкой и покрывающей спинной мозг мягкой оболочкой расположены связки: вдоль средней линии в шейной области сзади и по бокам спинного мозга во фронтальной плоскости – зубчатая связка, состоящая из 19–23 зубцов, проходящих в промежутках между передними и задними корешками. Зубчатые связки служат для укрепления мозга на месте, не позволяя ему вытягиваться в длину. С помощью зубчатых связок подпространство разделено на передний и задний отделы.

Оболочки головного мозга:

1. **Твердая оболочка** – плотная беловатая соединительнотканная оболочка, лежащая снаружи от остальных оболочек. Её наружная поверхность непосредственно прилежит к костям черепа, для которых твердая оболочка служит надкостницей, в этом состоит её отличие от той же оболочки спинного мозга. Она неплотно срастается с костями черепа, легко отделяясь от них. Однако у основания черепа и в местах выхода черепных нервов оболочка плотно сращена с костями. Внутренняя поверхность, обращенная к мозгу, покрыта эндотелием, и в результате она гладкая и блестящая. Эта оболочка отличается от двух других особой плотностью, прочностью и наличием в её составе эластичных и коллагеновых волокон. Между ней и паутинной оболочкой головного мозга находится узкое субдуральное щелевидное пространство, заполненное небольшим количеством жидкости.

В некоторых местах твердая оболочка расщепляется на два листка, и её внутренний листок глубоко выступает в виде отростков в щелях, отделяющих части мозга друг от друга. Такое расщепление происходит в области венозных сосудов, а так-

же в ямке на вершине пирамиды височной кости (*impressio trigemini*), где лежит узел тройничного нерва. Твердая оболочка выделяет на своей внутренней стороне *несколько отростков*, которые, проникая между частями мозга, отделяют их друг от друга;

– самый большой отросток твердой мозговой оболочки – серп большого мозга, расположенный в продольном направлении между обоими полушариями большого мозга. Прикрепляясь по средней линии свода черепа к краям передней продольной борозды, он своим передним узким концом прирастает к петушиному гребню, а задним широким срастается с верхней поверхностью мозжечкового намета;

– намет мозжечка, представляющий собой горизонтально натянутую пластинку, слегка выпуклую вверх, как двускатная крыша. Эта пластинка прикреплена по краям поперечной бороздки затылочной кости и вдоль верхней грани пирамиды височной кости с обеих сторон к заднему клиновидному отростку клиновидной кости. Намет мозжечка отделяет затылочные доли большого мозга от нижележащего мозжечка;

– серп мозжечка, расположенный, подобно серпу большого мозга, по средней линии вдоль внутреннего затылочного гребня к большому отверстию затылочной кости, охватывая последнее по бокам двумя ножками; этот невысокий отросток впадает в заднюю вырезку мозжечка. Серп мозжечка проходит между полушариями мозжечка;

– диафрагма турецкого седла, представляющая собой пластину, ограничивающую верхнюю часть вместилища для гипофиза на дне турецкого седла. В середине она имеет отверстие для прохода воронки, к которой прикреплен гипофиз.

Венозные синусы представляют собой венозные каналы, лишенные клапанов (треугольные в поперечном сечении), залега-

ющие в толще самой твердой оболочки в местах прикрепления ее отростков к черепу и отличающиеся от вен по строению своих стенок.

Стенки пазух образованы плотно натянутыми листами твердой оболочки, в результате чего они не спадаются во время пореза и разрывы при ранении зияют. Неподатливость стенок венозных синусов обеспечивает свободный отток венозной крови при изменении внутричерепного давления, что важно для бесперебойной работы мозга и объясняет наличие таких венозных синусов только в черепе.

Всего таких синусов существует девять, рассмотрим далее семь основных из них (рис. 18).

1. Поперечный синус – самый большой и широкий – расположен вдоль заднего края намета мозжечка, в поперечной борозде затылочной кости.

2. Затем он опускается как сигмовидной синус в сигмовидную бороздку, после чего у яремного отверстия переходит в устье внутренней яремной вены. За счет этого поперечный синус с сигмовидным служит основным коллектором для всей венозной крови полости черепа.

В поперечный синус непосредственно и опосредованно впадают все остальные синусы.

3. Верхний продольный синус проходит по верхнему краю серпа по всей верхней продольной борозде от петушиного гребня до внутреннего затылочного возвышения.

4. По бокам нижней продольной синус, в толще твердой оболочки проложены так называемые кровавые озера – небольшие полости, соединяющиеся, с одной стороны, с синусом и диплоическими венами, с другой – с венами из твердой оболочки и мозга.

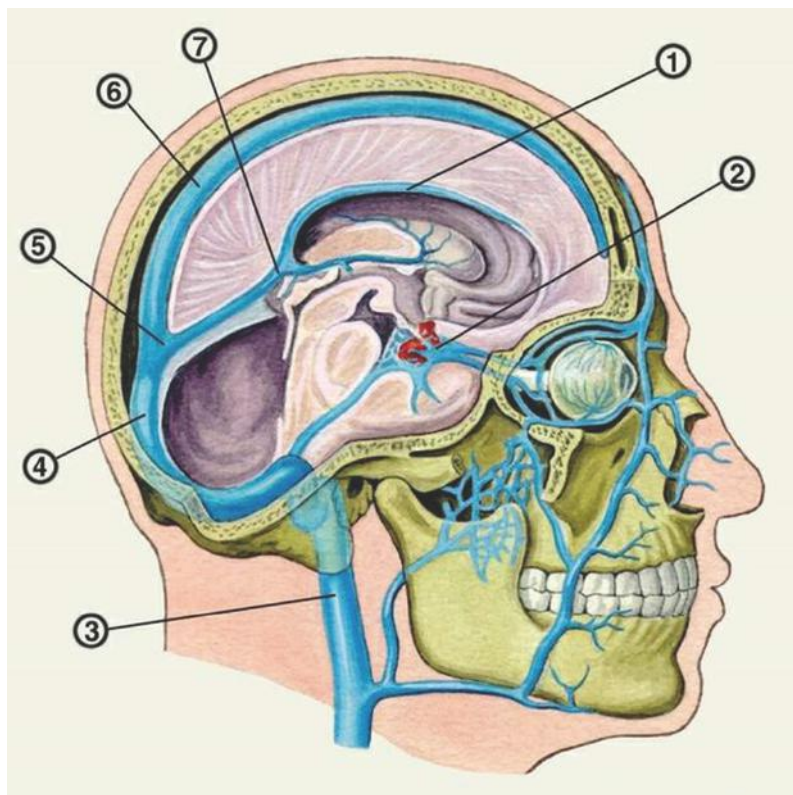


Рис. 18. Венозные синусы твердой мозговой оболочки.

Представлены 7 из 9 синусов:

1 – нижний сагиттальный синус; 2 – межпещеристый синус; 3 – внутренняя яремная вена; 4 – поперечный синус; 5 – синусный сток; 6 – верхний сагиттальный синус; 7 – прямой синус

5. Затылочный синус – продолжение предыдущего, вдоль места прикрепления серпа мозжечка к внутреннему затылочному гребню и далее (после раздвоения) по обоим краям большого отверстия затылочной кости.

6. Прямой синус – на линии прикрепления серпа мозга к намету мозжечка. Он занимает передний нижний продольный синус, проходящий вдоль нижнего свободного края серпа мозга, а также

большую мозговую вену, по которой кровь оттекает из глубоких частей мозга. В месте, где сходятся поперечный синус, верхний продольный синус, прямой и затылочные пазухи, образуется общее расширение, которое называется стоком синусов.

7. На основании черепа, сбоку турецкого седла, имеется пещеристый синус, который выглядит как венозное сплетение или широкая полость, окружающая внутреннюю сонную артерию. Он связан с тем же синусом другой стороны двумя поперечными анастомозами, проходящими впереди и позади ямки гипофиза, в результате чего в области турецкого седла образуется венозное кольцо. Пещеристый синус представляет собой сложный анатомический комплекс, который, помимо самого синуса, включает в себя внутреннюю сонную артерию, нервные стволы и окружающую соединительную ткань. Все эти образования как бы представляют собой специальное устройство, играющее важную роль в регуляции внутричерепного венозного кровотока.

8. Спереди в пещерный синус вливается нижний конец основного синуса, идет вдоль края малого крыла основной кости. Отток крови из пещеристого синуса происходит в двух лежащих позади синуса: верхний и нижний каменистые пазухи, встроенные в одноименные желобки.

9. Оба нижних каменистых синуса связаны между собой несколькими венозными каналами, которые лежат в толще твердой оболочки в базилярной части затылочной кости и все вместе называются базилярным сплетением. Базилярное сплетение сообщается с венозными сплетениями позвоночного канала, через которые кровь оттекает из полости черепа.

2. Паутинная оболочка, как и в спинном мозге, отделена от твердой мембраны капиллярной щелью субдурального пространства. Паутинная оболочка не проникает в глубины борозд и углублений мозга, подобно мягким мозговым оболочкам, а рас-

пространяется через них в виде мостов, в результате чего между ней и мягкой мембраной образуется подпаутинное пространство, которое заполнено прозрачной жидкостью. В некоторых местах, главным образом на основании головного мозга, особенно развиты подпаутинные пространства, образующие широкие и глубокие вместилища спинномозговой жидкости, называемые цистернами: между задним краем мозжечка и продолговатым мозгом; между ножками мозга; впереди зрительного перекрестка; в боковой ямке.

Все подпаутинные пространства широко взаимосвязаны и при большом отверстии затылочной кости простираются непосредственно в подпаутинное пространство спинного мозга. Кроме того, они находятся в прямой связи с желудочками головного мозга через отверстия в задней стенке IV желудочка. В подпаутинных пространствах лежат сосуды головного мозга, которые соединяются соединительнотканными перекладинами, а окружающая жидкость защищена от сдавливания.

Особенность строения паутинной оболочки – так называемые грануляции паутинной оболочки, которые являются наростами паутинной оболочки в виде округлых тел серо-розового цвета, выступающих в полость венозных синусов или в прилежающих кровяных озерах. Они присутствуют у детей и взрослых, но достигают наибольшего размера и обилия в пожилом возрасте. Увеличиваясь в размерах, грануляции с их давлением на кости черепа образуют углубления на внутренней поверхности костей. Грануляция служит для фильтрации спинномозговой жидкости в кровотоки путем фильтрации.

Мягкая оболочка тесно прилегает к мозгу, проникая во все борозды и щели его поверхности, достигает желудочков головного мозга, образуя сосудистые сплетения, вырабатывающие внутримозговую жидкость – ликвор.

Ликвор действует как лимфа, соединяя ткани мозга с системой кровообращения. Мягкая оболочка состоит из рыхлой соединительной ткани, в толще которой находятся кровеносные сосуды и сосудистые сплетения, питающие мозг. Между мембранной и кровеносными сосудами существует периваскулярное пространство, которое сообщается с подпаутинным пространством (рис. 19).

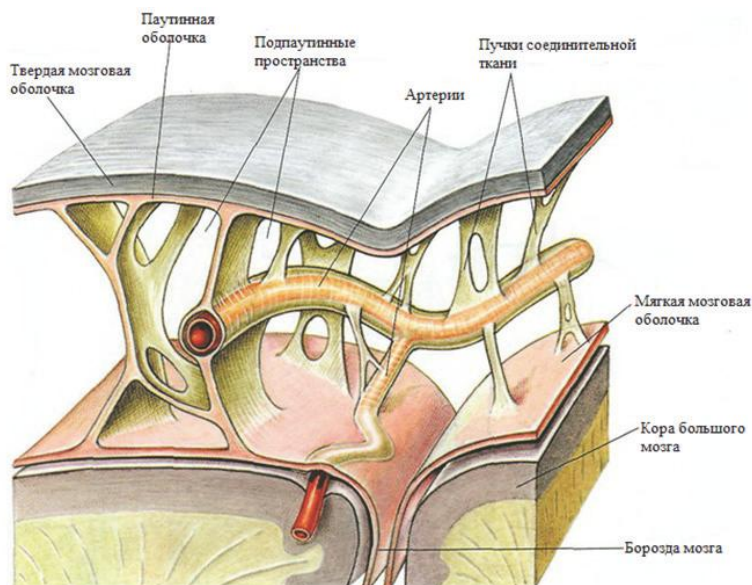


Рис. 19. Оболочки головного мозга

2.4. Полости мозга, цереброспинальная жидкость или ликвор

В процессе эмбрионального развития полости мозговых пузырей превращаются в желудочки головного мозга. В левом и правом полушариях соответственно находятся I и II желудочки, в промежуточном желудочке – III желудочек, в ромбовидном

мозге – IV желудочек. III и IV желудочки соединены сильвиевым водопроводом, проходящим через средний мозг (рис. 20). Полости мозга заполнены спинномозговой жидкостью – ликвором. Они сообщаются друг с другом, а также с позвоночным каналом и подпаутинным пространством (пространство под одним из мозговых оболочек).

Ликвор вырабатывается сосудистыми сплетениями желудочков головного мозга, которые имеют железистую структуру, и поглощается венами мягкой оболочки головного мозга (рис. 20). Процессы образования и всасывания ликвора протекают непрерывно, обеспечивая 4–5-кратный обмен cerebroспинальной жидкости в течение одного дня. В полости черепа наблюдается относительная недостаточность всасывания спинномозговой жидкости (т. е. ликвор всасывается меньше, чем вырабатывается), а в межпозвонковом канале преобладает относительная недостаточность продукции спинномозговой жидкости (спинномозговая жидкость вырабатывается меньше, чем всасывается). Если нарушается баланс ликвора между головным и спинным мозгом, в черепной полости развивается чрезмерное накопление жидкости, и жидкость быстро абсорбируется и концентрируется в субарахноидальном пространстве спинного мозга.

Циркуляция ликвора зависит от пульсации сосудов головного мозга, дыхания, движений головы, интенсивности образования и всасывания самой жидкости. Из боковых желудочков головного мозга цереброспинальная жидкость поступает в III желудочек головного мозга, а затем, через водопровод головного мозга, в IV желудочек, из которого ликвор поступает в большую цистерну и внешнее субарахноидальное пространство мозга, центральный канал и субарахноидальное пространство спинного мозга и конечную цистерну спинного мозга.

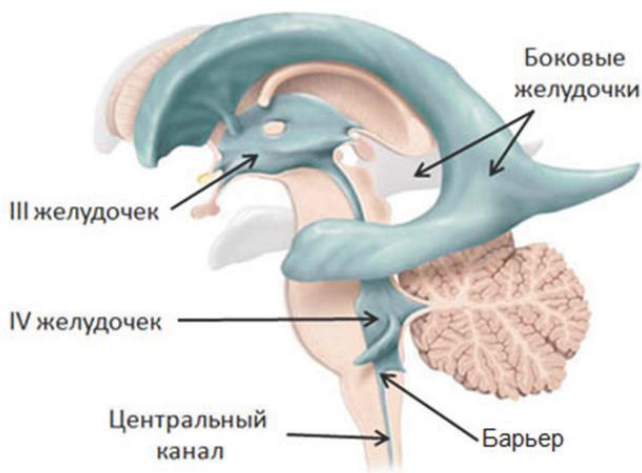


Рис. 20. Полости мозга

Цереброспинальная жидкость выполняет следующие функции:

- механическая защита мозга;
- амортизация изменений осмотического давления;
- поддержание трофических и обменных процессов между кровью и мозгом.

2.5. Кровоснабжение мозга и гематоэнцефалический барьер

Кровоснабжение головного мозга осуществляется двумя внутренними сонными артериями и двумя позвоночными артериями, образующими на основании головного мозга круг, из которого отходят маленькие артерии, питающие весь мозг. Метаболизм в мозге очень интенсивен, особенно в сером веществе. При возбуждении потребление кислорода увеличивается в 10 раз. Снижение кровоснабжения всего на 30 % нарушает

работу мозга – могут возникать обмороки. Нервная ткань очень чувствительна к дефициту кислорода и питательных веществ. Прекращение кровоснабжения на 5 мин вызывает гибель нейронов в коре головного мозга, что нарушает высшие психические функции. Кровоснабжение мозга поддерживается при падении давления до 50 мм рт. ст. Это извлекает достаточное количество кислорода и питательных веществ. Если артериальное давление падает ниже этого значения, активность мозга снижается. Сосуды мозга очень извилистые. Поскольку размер черепа стабилен, объем мозга постоянен, в мозговых сосудах пульсация отсутствует. Кровь течет непрерывно. Между артериями и венами нет артериовенозных шунтов, и вся кровь проходит через капилляры, которые всегда открыты. Регуляция кровоснабжения головного мозга осуществляется в основном за счет перераспределения крови между возбужденным и покоящимся центрами. Постоянное изменение кровоснабжения достигается за счет уменьшения объема спинномозговой жидкости. Увеличение кровоснабжения связано с увеличением объемной скорости кровотока. Считается, что сосуды головного мозга в основном иннервируются только симпатическими нервами (ветвями шейных узлов). Тем не менее, есть предположения, что парасимпатическая иннервация присутствует.

Питание спинного мозга обеспечивается кровеносными сосудами, идущими из позвоночных артерий и из аорты. Самые верхние шейные сегменты получают кровь из системы позвоночной артерии (а также части головного мозга) через так называемые передние и задние позвоночные артерии. По всему спинному мозгу в переднюю и заднюю спинальные артерии поступают дополнительные сосуды, по которым кровь поступает из аорты, корешково-спинномозговых артерий. Количество таких сосудов определяется индивидуальными характеристиками.

Обычно передних корешково-спиннальных артерий 6–8, они больше в диаметре (самые толстые подходят к шейному и поясничному утолщениям). Нижняя корешково-спинальная артерия (самая большая) называется артерией Адамкевича. У некоторых людей имеется дополнительная корешково-спинальная артерия, исходящая из крестцовых артерий – артерия Депрож–Готтерона. Зона кровоснабжения передних корешково-спинальных артерий занимает следующие структуры: передний и боковой рога, основание бокового рога и центральные отделы переднего и бокового канатиков.

Задних корешково-спинальных артерий на порядок больше передних – от 15 до 20. Но они имеют меньший диаметр. Зонной их кровоснабжения является задняя треть спинного мозга в поперечном сечении (задние канатики, основная часть заднего рога, часть боковых канатиков).

В системе корешково-спинальных артерий имеются анастомозы, что играет важную роль в питании спинного мозга и компенсации кровоснабжения при его нарушениях.

Вены спинного мозга сопровождают артерии. Венозная система спинного мозга имеет обширные связи с позвоночными венозными сплетениями, венами черепа. Кровь из спинного мозга по всей системе кровеносных сосудов течет в верхнюю и нижнюю полую вену. В том месте, где вены спинного мозга проходят через твердую мозговую оболочку, имеются клапаны, препятствующие кровотоку в противоположном направлении.

Гематоэнцефалический барьер (ГЭБ) – физиологический барьер между кровеносной системой и центральной нервной системой. Капилляры мозга отличаются тем, что эндотелиальные клетки не имеют ни пор, ни фенестр. Соседние ячейки выложены черепицеобразно, одна поверх другой. Базальная мембрана имеет трехслойную структуру и содержит мало перicyтов. Ос-

новым отличием этой структуры является наличие глиальных элементов, расположенных между кровеносным сосудом и нейроном. Отростки астроцитов образуют своеобразный корпус вокруг капилляра, что исключает проникновение веществ в ткани мозга, минуя глиальные элементы. Состав ГЭБ включает внеклеточное пространство, заполненное основным аморфным веществом углеводно-белковой природы (мукополисахариды и мукопротеины) (рис. 21).

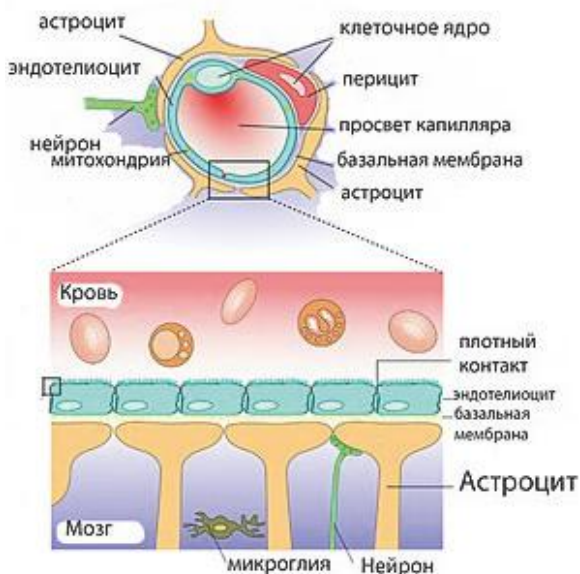


Рис. 21. Схема гематоэнцефалического барьера

Гематоэнцефалический барьер регулирует проникновение из крови в мозг биологически активных веществ, метаболитов, химических веществ, воздействующих на чувствительные структуры мозга, препятствует поступлению в мозг чужеродных веществ, микроорганизмов, токсинов.

Вопросы для самоконтроля

1. На какие отделы делят нервную систему по морфологическому признаку?
2. В чем заключается функциональная классификация нервной системы?
3. Какие оси тела вы знаете?
4. Назовите принятые в анатомии плоскости тела.
5. Какие этапы филогенеза нервной системы общеприняты?
6. Что такое онтогенез нервной системы?
7. Назовите периоды постнатального онтогенеза.
8. Из какого зародышевого листка образуется нервная система?
9. Сколько образуется первичных мозговых пузырей?
10. Сколько и каких мозговых пузырей образуется у 4–5-недельного эмбриона?
11. Какие изменения в онтогенезе происходят в спинном мозге?
12. До какого возраста продолжается миелинизация спинно-мозговых нервов?
13. Назовите оболочки мозга.
14. Какие отростки имеет твердая оболочка головного мозга?
15. Сколько венозных синусов вы знаете?
16. Назовите полости мозга.
17. Какие функции цереброспинальной жидкости вы знаете?

3. Частная анатомия отделов центральной нервной системы

3.1. Строение спинного мозга

Спинной мозг расположен в позвоночном канале, занимая в нем пространство от основания черепа до I–II поясничных позвонков, имеет сегментарное строение. Сверху (рострально) он соединяется со стволом мозга, а ниже (каудально) не достигает конца позвоночного канала, заканчиваясь на границе первого и второго поясничных позвонков так называемым хвостиком, образованным корнями поясничного и крестцового сегментов. Различная длина позвоночника и спинного мозга объясняется тем, что во время развития и роста позвоночник удлинняется больше, чем спинной мозг. Отсутствие спинного мозга ниже второго поясничного позвонка позволяет провести там диагностическую пункцию, чтобы взять спинномозговую жидкость. Ниже этого уровня вершина мозгового конуса спинного мозга продолжается в тонкую концевую (терминальную) нить. Терминальная нить в ее верхних отделах все еще содержит нервную ткань и является рудиментом каудального конца спинного мозга. Эта часть нити называется внутренней нитью, у взрослого имеет длину около 15 см. Ниже уровня крестцового позвонка концевая нить представляет собой образование соединительной ткани, которое является продолжением всех трех оболочек спинного мозга и называется парной частью концевой нити. Длина этой части около 8 см. Он заканчивается на уровне тела II копчикового позвонка, сливаясь с надкостницей.

Длина спинного мозга у взрослого человека в среднем составляет 43 см (для мужчин – 45 см, для женщин – 41–42 см); масса – 34–38 г, 2 % от массы мозга.

В шейном и пояснично-крестцовом отделах спинного мозга имеются два заметных утолщения: шейное и пояснично-крестцовое. Формирование утолщений объясняется тем, что со стороны шейного и пояснично-крестцового отделов спинного мозга осуществляется иннервация верхних и нижних конечностей соответственно. В этих отделах в спинном мозге имеется большее количество нервных клеток и волокон по сравнению с другими отделами. В нижних отделах спинной мозг постепенно сужается и образует мозговой конус.

На передней поверхности спинного мозга видна передняя срединная щель, которая глубже проникает в ткань спинного мозга, чем задняя срединная борозда. Эти борозды являются границами, разделяющими спинной мозг на две симметричные половины. В глубине задней срединной борозды имеется задняя срединная перегородка, пронизывающая почти всю толщину белого вещества. Эта перегородка достигает задней поверхности серого вещества спинного мозга.

На передней поверхности спинного мозга, с каждой стороны передней щели, проходит переднелатеральная борозда. Это место выхода из спинного мозга передних (моторных) корешков спинного мозга и граница на поверхности спинного мозга между передним и боковым канатиками. На задней поверхности каждой половины спинного мозга имеется заднелатеральная борозда, место проникновения задних чувствительных корешков спинномозговых нервов. Эта борозда служит границей между боковым и задним канатиками. (рис. 22).

В спинном мозге выделяется серое и белое вещество. В поперечном разрезе серое вещество выглядит как бабочка или буква Н. В сером веществе преобладают нервные клетки, в белом веществе – отростки нейронов.

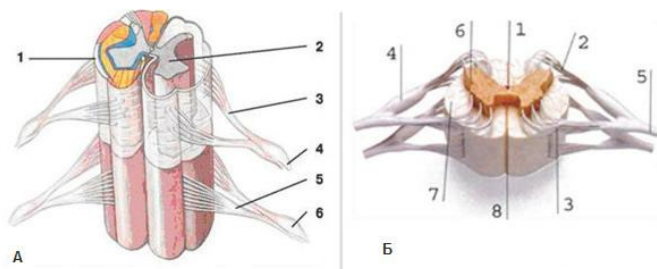


Рис. 22. Схема структур спинного мозга:

А: 1 – оболочки спинного мозга; 2 – серое вещество; 3 – задний корешок; 4 – спинномозговой нерв; 5 – передний корешок; 6 – нервный узел; Б: 1 – центральный канал; 2 – задний корешок спинномозгового нерва; 3 – передний корешок спинномозгового нерва; 4 – позвоночный нервный узел; 5 – спинномозговой нерв; 6 – серое вещество; 7 – белое вещество; 8 – передняя срединная борозда

Передний корешок состоит из отростков двигательных (моторных) нервных клеток, расположенных в переднем роге серого вещества спинного мозга. Задний корешок чувствительный, представлен множеством отростков, проникающих в спинной мозг, из аксонов псевдоуниполярных клеток, тела которых образуют спинальный ганглий, лежащий на стыке заднего корня с передним (рис. 22).

Спинной мозг содержит 31 сегмент (8 шейных – С, 12 грудных – Th, 5 поясничных – L, 5 крестцовых – S, 1 копчиковый – Сс). Из каждого сегмента спинномозговые нервы, образованные объединением заднего сенсорного и переднего моторных корешков, идут в обе стороны (рис. 23).

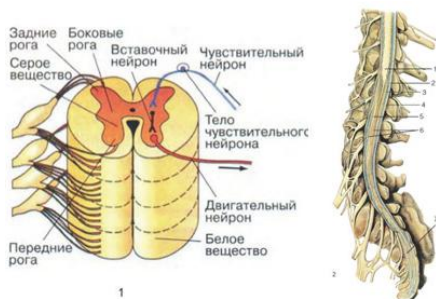


Рис. 23. Схема образования спинномозговых нервов (1) и расположения спинного мозга (2): 1 – мозговой конус; 2 – паутинная оболочка спинного мозга; 3 – подпаутинное пространство; 4 – твердая оболочка спинного мозга; 5 – терминальная нить; 6, 7 – конский хвост

Связь каждого сегмента с областью иннервации осуществляется по жесткой топографической схеме: двигательные волокна управляют строго определенными мышцами, а чувствительные получают информацию от определенных регионов: например, в коже это ограниченные участки или дерматомы (рис. 24).

Проводящие пути спинного мозга представляют собой совокупность нервных волокон, проходящих в определенных областях белого вещества спинного мозга, объединенных общей морфологической строения и функцией. Три группы путей различаются по строению и функции:

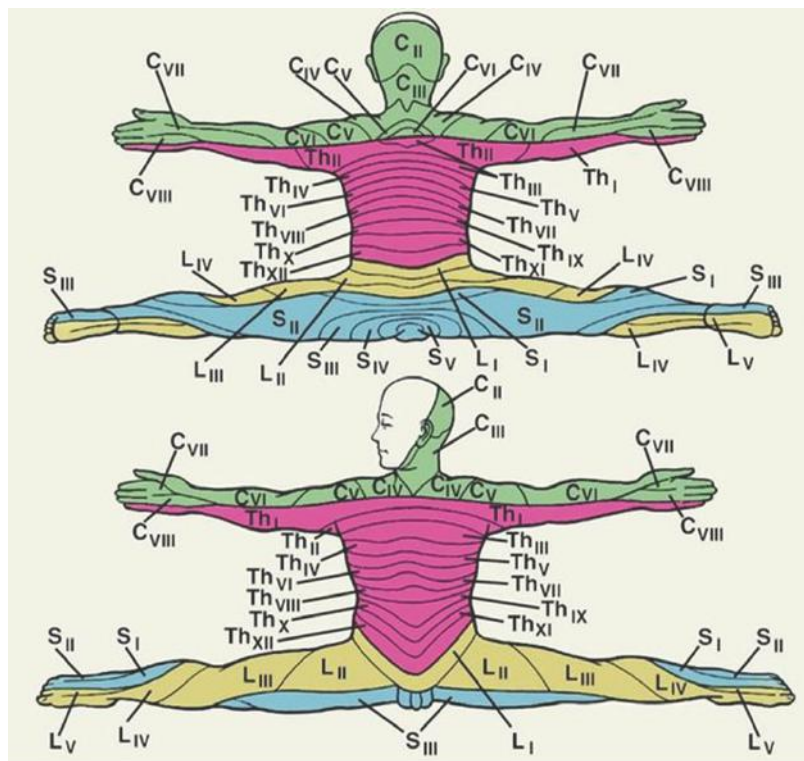


Рис. 24. Схема дерматомов тела

1. Ассоциативные пути соединяют области серого вещества, различные сегменты в пределах одной половины мозга. Различают короткие и длинные ассоциативные волокна (в пределах 2–3 сегментов или соединяют удаленные сегменты).

2. Комиссуральные волокна соединяют правую и левую половину спинного мозга.

3. Проекционные волокна соединяют спинной мозг с частями головного мозга и, наоборот, с корой головного мозга, базальными ядрами с ядрами ствола головного мозга и спинного мозга.

Различают восходящие и нисходящие проекционные пути. Восходящие (афферентные, чувствительные) несут импульсы, поступающие от органов чувств, опорно-двигательного аппарата, внутренних органов и кровеносных сосудов головного мозга. В соответствии с характером импульсов восходящие проекционные пути делятся на три группы:

- экстерорецептивные пути, через которые проводится экстерорецептивная чувствительность (зрение, слух, вкус, обоняние), кожа (боль, температура, осязание, давление);

- проприорецептивные – пути, по которым импульсы исходят от органов движения, несут информацию о положении частей тела, о диапазоне движений;

- интерорецептивные – пути, по которым импульсы исходят от внутренних органов, кровеносных сосудов (хемо-, баро-, механорецепторы).

Для удобства изучения можно разделить пути по положению в переднем, заднем и боковом канатиках (рис. 25).

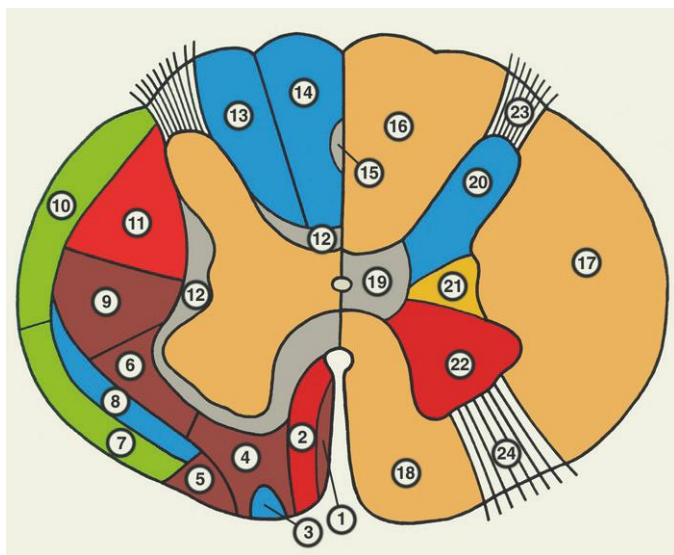


Рис. 25. Схема проводящих путей:

1 – покрышечно-спинномозговой путь; 2 – передний корково-спинномозговой путь; 3 – передний спиноталамический путь; 4 – преддверно-спинномозговой путь; 5 – оливо-спинномозговой путь; 6 – ретикуло-спинномозговой путь; 7 – передний спинал-мозжечковый путь; 8 – латеральный спиноталамический путь; 9 – красное ядро-спинномозговой путь; 10 – задний спинал-мозжечковый путь; 11 – латеральный корково-спинномозговой путь; 12 – собственные пучки спинного мозга; 13 – клиновидный пучок; 14 – тонкий пучок; 15 – овальный пучок; 16 – задний канатик; 17 – боковой канатик; 18 – передний канатик; 19 – промежуточное вещество; 20 – задний рог; 21 – боковой рог; 22 – передний рог; 23 – задний корешок; 24 – передний корешок

Передний канатик включает в себя следующие пути:

Нисходящие:

1. Передний корково-спинномозговой (пирамидный) содержит отростки гигантских пирамидных клеток (гигантский пирамидальный нейрон), передает импульсы от двигательных зон коры головного мозга к передним рогам спинного мозга.

2. Ретикуло-спинномозговой путь проводит импульсы от ретикулярной формации головного мозга к двигательным ядрам переднего рога спинного мозга.

3. Покрышечно-спинномозговой путь соединяет подкорковые центры зрения (верхние бугорки крыши среднего мозга) и слуха (нижние бугорки) с двигательными ядрами передних рогов спинного мозга. Наличие этого пути позволяет осуществлять рефлекторные защитные движения при зрительных и слуховых раздражениях.

4. Между передним корково-спинномозговым (пирамидным) путем впереди и передней серой спайкой сзади находится задний продольный пучок, который идет от ствола мозга до верхних сегментов спинного мозга. Волокна этого пучка проводят нервные импульсы, которые координируют, в частности, работу мышц глазного яблока и мышц шеи.

5. Преддверно-спинномозговой путь расположен на границе переднего и бокового канатиков. Волокна этого пути начинаются в вестибулярных ядрах VIII пары черепных нервов, расположенных в продолговатом мозге, к двигательным клеткам передних рогов спинного мозга.

Восходящий:

6. Передний спинно-таламический путь *tractus spinothalamicus ventralis* (передний) расположен несколько впереди ретикулярно-спинного пути. Проводит импульсы тактильной чувствительности (прикосновение и давление).

Боковые канатики спинного мозга содержат следующие пути:

Восходящие:

1. Задний спинно-мозжечковый путь (пучок Флексига) проводит импульсы проприоцептивной чувствительности, занимает заднелатеральные отделы бокового канатика вблизи задней латеральной борозды.

2. Передний спинно-мозжечковый путь (пучок Говерса), также несущий проприоцептивные импульсы к мозжечку,

расположен в переднелатеральных отделах латерального канатика.

3. Латеральный спинно-таламический путь локализуется в передних отделах бокового канатика. Проводит болевые импульсы и температурную чувствительность.

Нисходящие:

4. Латеральный корково-спинномозговой (пирамидный) путь проводит двигательные импульсы от коры головного мозга к передним рогам спинного мозга.

5. Красноядерно-спинномозговой путь (*tractus rubrospinalis*, Монаков путь) расположен впереди от латерального корково-спинномозгового (пирамидного) пути. Красноядерно-спинномозговой путь является проводником импульсов автоматического (подсознательного) контроля движений и тонуса скелетных мышц к передним рогам спинного мозга.

Задний канатик на уровне шейного и верхнего грудного сегментов спинного мозга с задней промежуточной борозды разделен на два пучка:

1) медиальный непосредственно примыкает к задней продольной борозде – тонкий пучок (пучок Голля), состоит из более длинных проводников, простирающихся от нижних частей тела и нижних конечностей соответствующей стороны до продолговатого мозга. Он включает в себя волокна, которые составляют задние корешки 19 нижних сегментов спинного мозга и занимают его медиальную часть в задней части спинного мозга;

2) клиновидный пучок (пучок Бурдаха), который образуется в результате входа в 12 верхних сегментов спинного мозга волокон, занимающих боковое положение и принадлежащих нейронам, иннервирующим верхние конечности и верхнюю часть тела.

Тонкий и клиновидные пучки являются проводниками проприоцептивной чувствительности (суставно-мышечные ощущение).

ния), которые несут информацию о положении тела и его частей в пространстве в кору полушарий головного мозга.

3.2. Строение ствола мозга

Ствол мозга включает в себя три анатомические структуры: продолговатый мозг, варолиев мост и средний мозг (рис. 26).

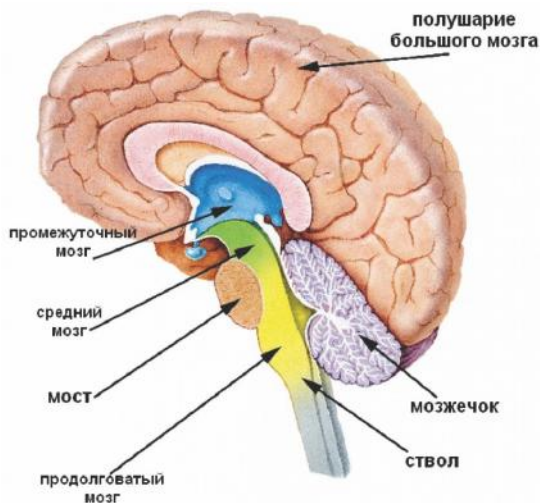


Рис. 26. Схема головного мозга

Над спинным мозгом находится продолговатый мозг, его прямым продолжением является мост, ограниченный резко выраженным выпячиванием – он образован многочисленными волокнами, которые служат для соединения с мозжечком. Средний мозг расположен выше от моста и включает в себя четверохолмие и ножки мозга, которые выходят из моста и загружаются в полушария головного мозга.

Продолговатый мозг

Границы. Верхняя граница продолговатого мозга на вентральной поверхности головного мозга проходит вдоль нижнего

края моста. На дорсальной поверхности верхняя граница соответствует мозговым полоскам четвертого желудочка. Снизу продолговатого мозга граничит со спинным мозгом на уровне большого затылочного отверстия.

Внешняя структура. Верхние части продолговатого мозга несколько толще нижних, поэтому продолговатый мозг имеет форму усеченного конуса или луковицы (бульбуса, отсюда часто используется выражение «бульбарные...»). Средняя длина продолговатого мозга взрослого человека составляет ~ 28 мм.

Продолговатый мозг объединяет в себе особенности строения спинного мозга и начального отдела головного мозга.

На передней поверхности продолговатого мозга расположены (рис. 27):

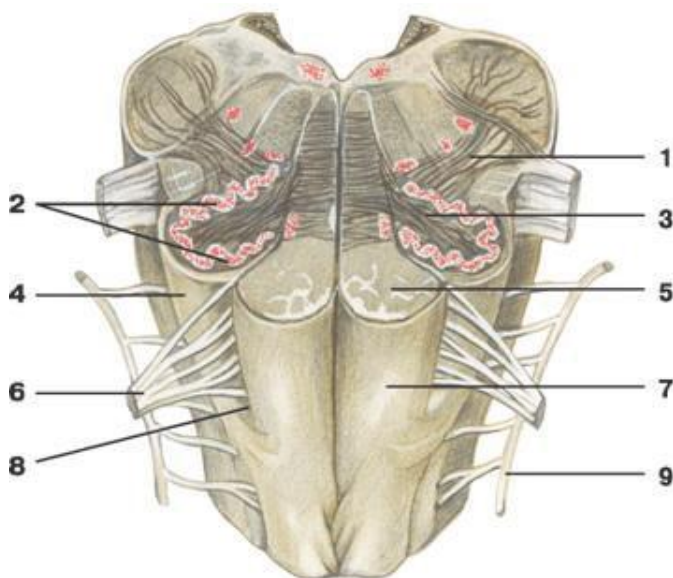


Рис. 27. Продолговатый мозг:

- 1 – оливомозжечковый тракт; 2 – ядро оливы; 3 – ворота ядра оливы;
4 – олива; 5 – пирамидный тракт; 6 – подъязычный нерв; 7 – пирамида;
8 – передняя боковая борозда; 9 – добавочный нерв

- по средней линии – передняя срединная борозда, составляющая продолжение одиночной борозды спинного мозга;

- по бокам от передней срединной борозды – два продольных тяжа – пирамиды, в которых продолжается передний канатики (пучки нервных волокон в составе пирамид частично перекрещиваются в глубине передней срединной борозды с волокнами противоположной стороны (перекрест пирамид), после чего спускаются в боковом канатике на другой стороне спинного мозга, частично остаются не перекрещенными и спускаются в переднем канатике спинного мозга на своей стороне);

- сбоку от пирамиды – овальное возвышение – олива, которая отделена от пирамиды бороздкой.

На задней поверхности продолговатого мозга расположены:

- задняя срединная борозда – непосредственное продолжение одноименной борозды спинного мозга;

- задние канатики, лежащие по бокам данной борозды, ограниченные сбоку слабо выраженной заднелатеральной бороздой, по направлению кверху задние канатики расходятся в стороны и переходят к мозжечку, входя в состав его нижних ножек, огибающих снизу ромбовидную ямку; каждый задний канатик подразделяется при помощи промежуточной борозды на средний (тонкий), боковой (клиновидный).

В нижнем углу ромбовидной ямки тонкие и клиновидные пучки приобретают утолщения. В этих утолщениях имеются тонкие клиновидные ядра, в которых заканчиваются задние мозговые волокна (тонкие и клиновидные пучки), проходящие через задние каналы.

Боковая поверхность длинного продолговатого мозга, расположенная между передней и задней боковыми бороздками, соответствует боковому каналу.

Внутреннее строение продолговатого мозга. В продолговатом мозге имеются ядра серого вещества, которые связаны с равновесием, координацией движений, а также с регуляцией обмена веществ, дыхания и кровообращения (рис. 27).

1. Ядро оливы, связанное с зубчатым ядром мозжечка, является промежуточным ядром равновесия, наиболее выраженным у человека, в связи с вертикальным положением тела.

2. Ретикулярная формация, образуемая из переплетения нервных волокон и нервных клеток, лежащих между ними. Многочисленные ветвящиеся отростки ее нейронов получают афферентную информацию от всех сенсорных систем, проводники которых проходят через ствол мозга. Ретикулярная формация объединяет сенсорные сигналы и в соответствии с их природой влияет на деятельность головного и спинного мозга. Ретикулярная формация оказывает преимущественно восходящее активирующее воздействие на мозг; нисходящее влияние может быть как активирующим, так и тормозящим. Некоторые ядра ретикулярной формации выполняют узко специальные функции, такие как, например, регулирование артериального давления или контроль тонуса скелетных мышц; играют очень важную роль в регулировании цикла сна и бодрствования и в формировании внимания.

3. Ядра четырех пар нижних черепных нервов (IX–XII).

4. Жизненно важные центры дыхания и кровообращения, связанные с ядрами блуждающего нерва. Следовательно, при повреждении головного мозга в данной области может наступить мгновенная смерть.

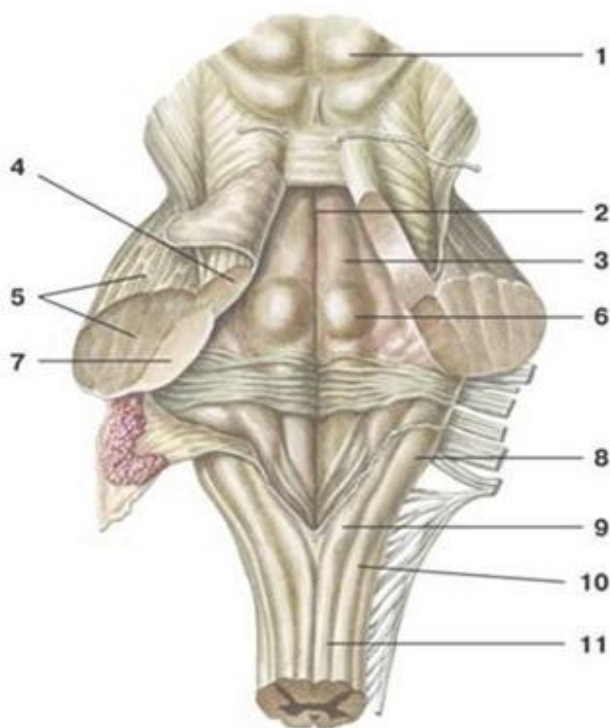


Рис. 28. Структуры продолговатого мозга сзади:

1 – крыша среднего мозга; 2 – срединная борозда; 3 – медиальное возвышение; 4 – верхняя ножка мозжечка; 5 – средняя ножка мозжечка; 6 – лицевой бугорок; 7 – нижняя ножка мозжечка; 8 – клиновидный бугорок; 9 – тонкий бугорок; 10 – клиновидный пучок; 11 – тонкий пучок

Белое вещество продолговатого мозга содержит длинные и короткие волокна.

К *длинным* относятся:

1) нисходящие кортико-спинальные (пирамидные) пути, имеющие частичный перекрест в области пирамид;

2) восходящие пути проприоцептивной чувствительности, переключающиеся в ядрах задних канатиков (тонком и клиновидном, рис. 28), где находятся тела вторых нейронов, отростки

которых идут к таламусу. Волокна этого пучка образуют медиальную петлю.

К *коротким* путям относятся пучки нервных волокон, которые соединяют собственные ядра серого вещества, а также ядро продолговатого мозга с соседними отделами головного мозга.

Серое вещество ствола содержит скопления нейронов, которые являются ядрами 20 пар черепных нервов, каждый из которых имеет свой серийный номер (табл.). Как видно из таблицы, большинство черепных нервов содержат как афферентные (т. е. чувствительные или сенсорные), так и эфферентные (двигательные) волокна.

Таблица

Функции черепномозговых нервов

№	Название	Афферентный / эфферентный	Специфическая функция
1	2	3	4
I	Обонятельный	Афферентный	Обоняние
II	Зрительный	Афферентный	Зрение
III	Глазодвигательный	Эфферентный Афферентный	Движения глаз, сужение зрачка и изменение формы хрусталика Передача информации от глазодвигательных мышц
IV	Блоковый	Эфферентный Афферентный	Движения глаз, передача информации от глазодвигательных мышц
V	Тройничный	Эфферентный Афферентный	Жевание Чувствительность лица
VI	Отводящий	Афферентный Эфферентный	Передача информации от глазодвигательных мышц Движения глаз
VII	Лицевой	Эфферентный Афферентный	Движения мимических мышц лица, выделение слюны и слез Вкусная чувствительность передних 2/3 языка

Окончание табл.

1	2	3	4
VIII	Слуховой (вестибулокохле- арный)	Афферентный	Слух, чувство равновесия
IX	Языкоглоточный	Афферентный Эфферентный	Вкусовая чувствительность задней 1/3 языка и неба, сведе- ния о газовом составе артери- альной крови Выделение слюны, глотание
X	Блуждающий	Афферентный Эфферентный	Регуляция сокращений глад- ких мышц внутренних органов и выделения секретов пищева- рительных желез
XI	Добавочный	Афферентный	Передача информации от мышц шеи
XII	Подъязычный	Эфферентный Афферентный	Движения языка Передача информации от мышц языка

Ядра III, VII, IX и X нервов также включают нейроны парасимпатического отдела вегетативной нервной системы. Моторные и сенсорные нейроны ствола головного мозга представляют лишь незначительную часть его серого вещества. Большинство ствольных нейронов специализируются на обработке информации, их кластеры образуют многочисленные ядра, отростки которых могут быть направлены в спинной мозг, образуя нисходящие пути, или соединяют ствол с другими областями головного мозга.

Варолиев мост представляет собой толстый белый вал со стороны основания мозга, граничащий сзади с верхним концом продолговатого мозга и спереди с ножками мозга (рис. 29). Боковая граница моста представляет собой искусственно проведенную линию через ядра тройничного и лицевого нервов.

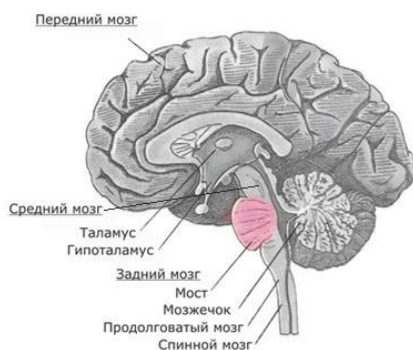


Рис. 29. Расположение варолиева моста

Внутреннее строение моста. На поперечных разрезах моста (рис. 30) видно, что он состоит из большей передней части (основание) и меньшей задней (покрышка). Границей между ними служит толстый слой поперечных волокон – трапезиевидное тело, волокна которого относятся к слуховому пути.

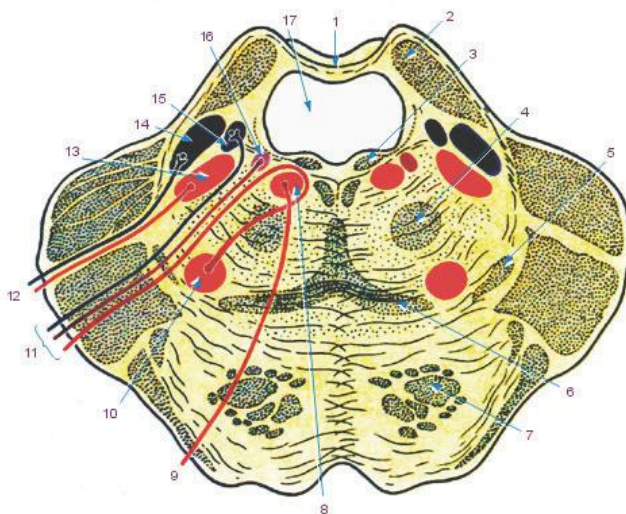


Рис. 30. Поперечный разрез мозга на уровне моста:

1 – верхний мозговой парус; 2 – верхние мозжечковые ножки; 3 – задний продольный пучок; 4 – центральный тракт покрышки моста; 5 – латеральная петля; 6 – медиальная петля; 7 – продольные волокна моста; 8 – ядро отводящего нерва (VI пара); 9 – отводящий нерв; 10 – ядро лицевого нерва (VII пара); 11 – лицевой нерв (nervus facialis); 12 – тройничный нерв; 13 – двигательное ядро тройничного нерва; 14 – мостовое ядро тройничного нерва; 15 – ядро одиночного пути; 16 – верхнее слюноотделительное ядро; 17 – четвертый желудочек

В области трапецевидного тела находится заднее ядро трапецевидного тела, связанное со слуховым путем.

В передней части моста расположены два вида волокон:

- продольные волокна, относящиеся к пирамидным путям, связанным с собственными ядрами моста;
- поперечные волокна, идущие от собственных ядер моста к коре мозжечка.

Между волокнами находятся собственные ядра моста. Вся эта система волокон связывает через мост кору полушарий большого мозга с корой полушарий мозжечка. Чем сильнее развита кора большого мозга, тем сильнее развиты мост и мозжечок.

В **задней части** находится ретикулярная формация (РФ) моста, являющаяся продолжением ретикулярной формации продолговатого мозга, а поверх РФ – высланное эпендимой дно ромбовидной ямки с лежащими под ядрами черепных нервов (VIII–V пары).

В **задней части** также продолжаются пути продолговатого мозга, расположенного между средней линией и задним ядром трапецевидного тела, которые являются частью медиальной петли.

Ножки моста. От продолговатого мозга мост отделен бороздой и соединен с соседними отделами ножками:

- от крыши идут ножки к мозжечку
- сзади отходят ножки, соединяющие продолговатый мозг и мост;
- третья пара ножек соединяет мост и средний мозг.

Средний мозг

Внешняя структура. Средний мозг состоит из двух основных частей (рис. 31): крыши, где расположены подкорковые центры слуха и зрения, и ножек мозга, где в основном расположены проводящие пути.

Задняя часть (крыша среднего мозга) скрыта под задним концом мозолистого тела и разделена на два бугорка, расположенные попарно, с помощью двух поперечных канавок – продольной и поперечной:

- два верхних холмика являются подкорковыми центрами зрения;

- два нижних холмика являются подкорковыми центрами слуха.

Разрушение бугорков не приводит к полной потере зрения и слуха.

В бороздке между верхними бугорками лежит шишковидная железа (эпифиз), которая относится к промежуточному мозгу.

Передняя часть (ножки мозга) содержит все пути к переднему мозгу.

Ножки мозга выглядят как два толстых полуцилиндрических тяжа, которые расходятся от края моста под углом и врезаются в толщу полушарий головного мозга. Ножки мозга делятся на основание ножек мозга и покрывку.

Границей между ними служит *черное вещество*, обязанное своим цветом содержащемуся в составляющих его нервных клетках черному пигменту – меланину.

Черное вещество проходит на всем протяжении ножки мозга от моста до промежуточного мозга, содержит медиатор *дофамин*. Повреждение черного вещества приводит к нарушению тонких координированных движений, связанных с пластическим тонусом мышц (болезнь Паркинсона).

Расположенное впереди от черного вещества основание ножек мозга содержит продольные нервные волокна, спускающиеся от коры полушария большого мозга ко всем нижележащим отделам центральной нервной системы.

Покрышка, находящаяся сзади от черного вещества, содержит преимущественно восходящие волокна, в том числе медиальную и латеральную петли. В составе этих петель восходят к большому мозгу все чувствительные пути, за исключением зрительного и обонятельного.

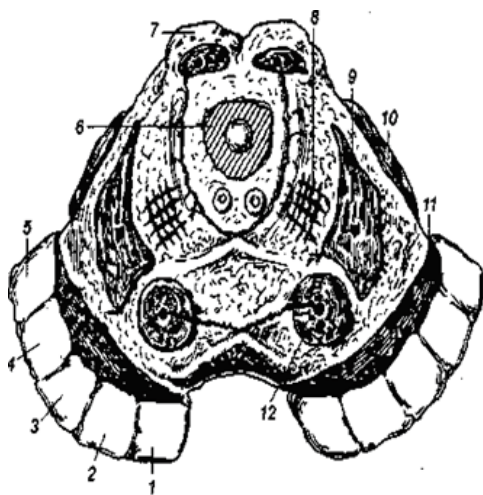


Рис. 31. Поперечный разрез среднего мозга:
(1–5 – проводящие пути)
1 – передние корково-мостовые; 2 – корково-ядерные;
3 – латеральные корково-спинальные; 4 – передние корково-спинальные;
5 – задние корково-мостовые; 6 – водопровод среднего мозга; 7 – каудальный холмик; 8 – ретикулярная формация; 9 – медиальная петля; 10 – латеральная петля; 11 – черное вещество; 12 – красное ядро

От покрышки также отходит нисходящий центральный покрывочный путь, расположенный в центральной части покрышки среднего мозга. Он содержит волокна, идущие от таламуса, бледного шара, красного ядра и ретикулярной формации среднего мозга к ретикулярной формации и оливе продолговатого мозга.

В покрышке ножки мозга находится *красное ядро*, которое простирается от гипоталамуса промежуточного мозга до нижнего двуххолмия, где от него начинается нисходящий красноталово-спинномозговой путь (руброспинальный), соединяющий красное ядро с передними рогами спинного мозга.

К красному ядру проходят волокна от мозжечка в составе его верхних ножек, а также от бледного шара – самого древнего

из базальных ядер головного мозга. Благодаря этим связям мозжечок и базальные ядра через посредство красного ядра оказывают влияние на всю скелетную мускулатуру (регуляция бессознательных автоматических движений).

В покрывку среднего мозга продолжают также ретикулярная формация и медиальный продольный пучок. Медиальный продольный пучок является важным путем, связующим различные ядра нервов глазных мышц между собой, чем обуславливаются сочетанные движения глаз при отклонении их в ту или другую сторону. Функция его связана также с движениями глаз и головы, возникающими при раздражении аппарата равновесия.

Ретикулярная формация среднего мозга расположена сзади красного ядра, является продолжением ретикулярной формации продолговатого мозга и играет важную роль в регуляции работы глазодвигательного аппарата.

Важным ядром ретикулярной формации является *голубое пятно*, которое синтезирует медиатор *норадреналин*. Это ядро участвует в регуляции эмоциональных состояний и смене фаз сна (медленного сна на быстрый).

Полость среднего мозга, являющаяся остатком первичной полости среднего мозгового пузыря, имеет вид узкого канала и называется *водопроводом мозга*. Он представляет узкий, выстланный эпендимой канал 1,5–2,0 см длиной, соединяющий IV желудочек с III.

Внутреннее строение. На поперечном разрезе среднего мозга различают три основные части (рис. 31, 32): пластинку крыши; покрывку; передний отдел или основание ножки мозга.

Водопровод мозга окружен центральным серым веществом, имеющим по своей функции отношение к вегетативной системе. Под передней стенкой водопровода, в покрывке ножки мозга за-

ложены ядра двух двигательных черепных нервов – глазодвигательного (III пара) на уровне верхнего двухолмия и блокового (IV пара) на уровне нижнего двухолмия. Ближе к середине и сзади от ядра глазодвигательного нерва находится вегетативное добавочное ядро и непарное срединное ядро. Выше (ростральнее) ядра глазодвигательного нерва в покрывшке ножки мозга располагается ядро медиального продольного пучка. Сбоку от водопровода мозга находится ядро среднемозгового тракта тройничного нерва.

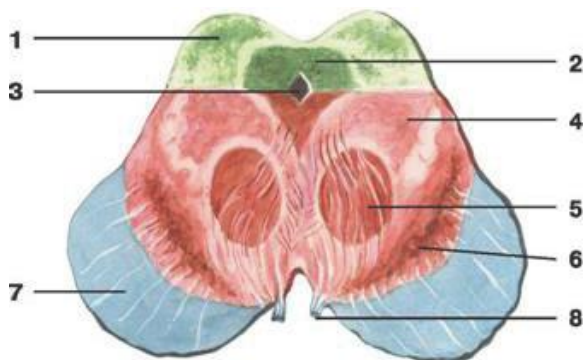


Рис. 32. Средний мозг в разрезе:

1 – крыша среднего мозга; 2 – центральное серое вещество; 3 – водопровод мозга; 4 – покрывшка; 5 – красное ядро; 6 – черное вещество; 7 – ножка мозга; 8 – глазодвигательный нерв

IV желудочек. Структуры, его образующие. IV желудочек является остатком полости заднего мозгового пузыря и, следовательно, является общей полостью для всех частей заднего мозга, которые составляют ромбовидный мозг (продолговатый мозг, мозжечок, мост и перешеек).

IV желудочек представляет собой полость, основание которой имеет ромбовидную ямку (рис. 33). Дно или основание желудочка имеет форму ромба, как будто вдавлено в заднюю поверхность продолговатого мозга и моста. Поэтому его называют ромбовидной ямкой.

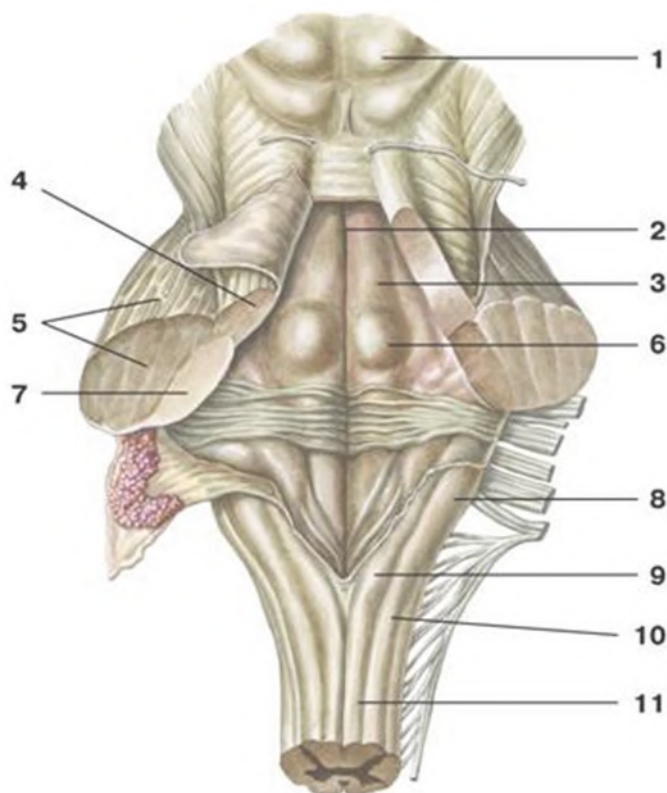


Рис. 33. IV желудочек:

1 – крыша среднего мозга; 2 – срединная борозда; 3 – медиальное возвышение; 4 – верхняя ножка мозжечка; 5 – средняя ножка мозжечка; 6 – лицевой бугорок; 7 – нижняя ножка мозжечка; 8 – клиновидный бугорок продолговатого мозга; 9 – тонкий бугорок продолговатого мозга; 10 – клиновидный пучок продолговатого мозга; 11 – тонкий пучок продолговатого мозга

Верхний угол ромбовидной ямки сообщается с водопроводом мозга, нижний и боковые углы – с подпаутинным пространством. Нижний угол также является связующим звеном между IV желудочком и центральным каналом спинного мозга. В случае сужения или зарращения этих отверстий на почве воспаления мозговых оболочек (менингит) накапливающаяся в мозговых же-

лудочках спинномозговая жидкость не находит себе выхода в подпаутинное пространство и возникает водянка головного мозга.

Крыша IV желудочка имеет форму шатра и составлена двумя мозговыми парусами:

- верхним, натянутым между верхними ножками мозжечка;
- нижним, парным образованием, примыкающим к нижним ножкам мозжечка;

Часть крыши между парусами образована веществом мозжечка. Нижний мозговой парус дополняется листком мягкой мозговой оболочки, покрытой изнутри слоем эпителия.

Ромбовидная ямка имеет четыре стороны соответственно ромбовидной формы – две верхние и две нижние (рис. 33):

- верхние стороны ромба ограничены двумя верхними мозжечковыми ножками;

- нижние стороны – две нижние ножки;
- вдоль ромба, вдоль средней линии от верхнего угла к нижнему тянется средняя борозда, которая делит ромбовидную ямку на правую и левую половинки;

- по бокам борозды имеется срединное парное возвышение из-за накопления серого вещества;

- срединное возвышение постепенно сужается вниз, превращаясь в треугольник, на который проецируется ядро подъязычного нерва;

- на стороне дна этого треугольника лежит меньший треугольник, заметный в его сером цвете, треугольник блуждающего нерва, в который встроено вегетативное ядро блуждающего нерва;

- вверху срединное возвышение имеет лицевой бугорок из-за прохождения лицевого корня и проекции ядра отводящих нервов.

- в области боковых углов вестибулярное поле расположено с обеих сторон; ядра VIII пары размещены здесь;

— часть волокон, выходящих из них, проходит через ромбовидную ямку от боковых углов до срединной бороздки в виде горизонтальных полос. Эти полосы делят ромбовидную ямку на верхнюю и нижнюю половины и соответствуют границе между продолговатым мозгом и мостом.

Топография серого вещества ромбовидной ямки. Серое вещество спинного мозга непосредственно переходит в серое вещество ствола головного мозга, в котором его часть проходит вдоль ромбовидной ямки и стенок водопровода, а часть делится на отдельные ядра черепных нервов или ядра пучки проводящих путей (рис. 34).

В верхнем треугольнике, в области срединной борозды, расположены ядра тройничного нерва (V пара), ядро отведенного нерва (VI пара) и ядро лицевого нерва, расположенное немного глубже (VII пара).

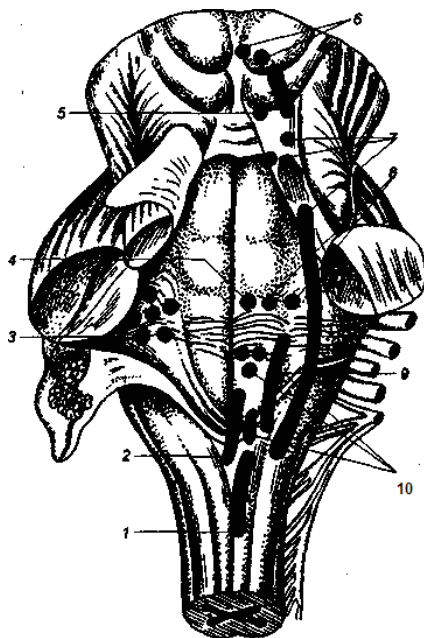


Рис. 34. Проекция ядер черепно-мозговых нервов:

- 1 — добавочный;
- 2 — подъязычный;
- 3 — преддверно-улитковый;
- 4 — отводящий;
- 5 — блоковый;
- 6 — глазодвигательный;
- 7 — тройничный;
- 8 — лицевой;
- 9 — языкоглоточный;
- 10 — блуждающий

Огибая ядро отводящего нерва, отростки тел ядра лицевого нерва образуют возвышение ромбовидной ямки, получившее название лицевого бугорка. В нижнем треугольнике располагаются ядра преддверно-улиткового нерва (VIII пара), которые называются вестибулярными. В треугольник блуждающего нерва проецируются ядра языкоглоточного (IX пара) и блуждающего нервов (X пара). Они имеют общее двигательное ядро, отростки клеток которого формируют волокна добавочного нерва (XI пара). Ядро подъязычного нерва (XII пара) проецируется в треугольник подъязычного нерва по бокам задней срединной борозды продолговатого мозга.

3.3. Строение мозжечка

Мозжечок является производным от заднего мозга, который развился в связи с гравитационными рецепторами. Поэтому он напрямую связан с координацией движений и является органом адаптации организма к преодолению основных свойств массы тела – тяжести и инерции.

Мозжечок расположен под затылочными долями полушарий головного мозга, позади моста и продолговатого мозга и лежит в задней черепной ямке (рис. 35). Различают объемные боковые части, или полушария, и среднюю узкую часть, расположенную между ними – червя. На переднем крае мозжечка находится передняя выемка, которая затрагивает прилежащую часть ствола мозга. На заднем крае имеется более узкая задняя выемка, отделяющая полушария друг от друга.

Поверхность мозжечка покрыта слоем серого вещества, из которого состоит кора головного мозга. Посредством горизонтальных и других крупных борозд, вся поверхность мозжечка делится на несколько долек. Среди них необходимо выделить наиболее изолированную небольшую дольку – *кочочок*, лежащий

на нижней поверхности каждого полушария вблизи средней ножки мозжечка, а также часть червя, связанную с клочком, – *узелок*. Клочок соединен с узелком с помощью тонкой полоски – ножки клочка, которая в середине переходит в тонкую полулунную пластинку – нижний мозговой парус.

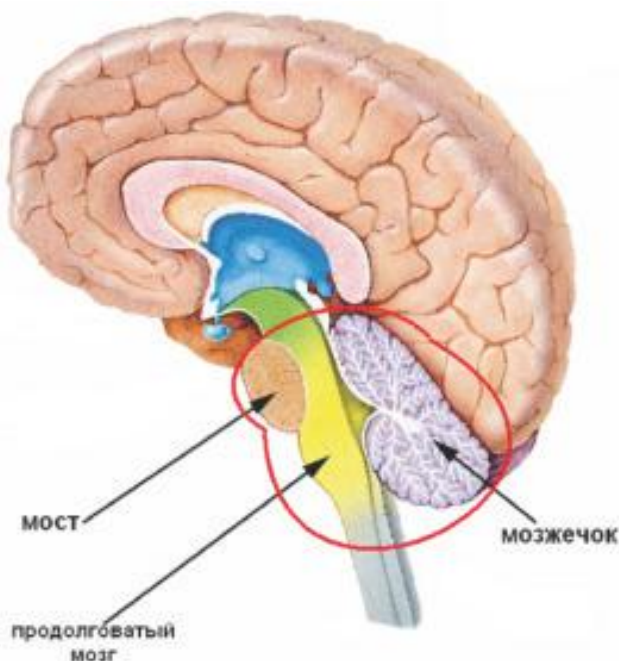


Рис. 35. Расположение мозжечка

В толще мозжечка имеются парные ядра серого вещества, заложенные в каждой половине мозжечка среди ее белого вещества (рис. 36):

- по бокам от средней линии лежит самое срединное ядро – ядро шатра;
- сбоку от него расположено шаровидное ядро;
- сбоку от шаровидного ядра находится пробковидное ядро;

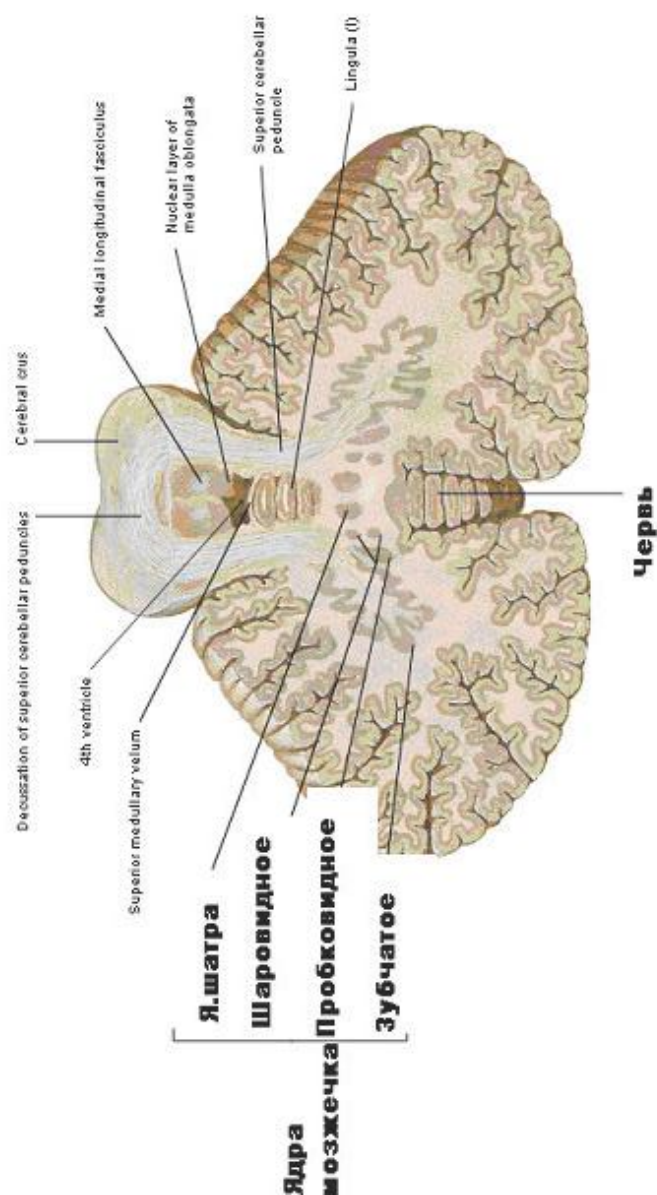


Рис. 36. Ядра мозжечка

– в центре полушария находится зубчатое ядро, связанное проводящими путями с ядром оливы. Поэтому оба ядра участвуют в осуществлении функции равновесия.

Ядра мозжечка различаются по времени образования в филогенезе:

– ядро шатра относится к самой старой части мозжечка, связанной с вестибулярным аппаратом;

– шаровидные и пробковидные ядра – к старой части, возникшей в связи с движениями тела,

– зубчатое ядро – к самой молодой части, которая развивалась в связи с движением с помощью конечностей.

Белое вещество мозжечка состоит из трех типов нервных волокон:

- 1) связывающих извилины и дольки;
- 2) идущих от коры к внутренним ядрам мозжечка;
- 3) связывающих мозжечок с соседними частями мозга.

Эти волокна входят в три пары мозжечковых ножек (рис. 37):

Нижние ножки соединяют мозжечок с продолговатым мозгом. Они включают *восходящие* пути к мозжечку: задний спинно-мозжечковый путь, пути от ядер задних канатиков продолговатого мозга, пути от оливы, волокна от ядер вестибулярного нерва. Благодаря всем этим волокнам мозжечок получает импульсы от вестибулярного аппарата и проприоцептивных рецепторов, в результате чего он становится центром проприоцептивной чувствительности, осуществляя автоматическую коррекцию двигательной активности.

В нижних ножках также проходят нисходящие пути от мозжечка: от ядра шатра к латеральному вестибулярному ядру, откуда импульсы идут к передним рогам спинного мозга (вестибулоспинальный путь).

Средние ножки идут к мосту. Они включают нервные волокна от ядер моста до коры мозжечка, которые являются продолжением кортикостовых путей (от коры полушарий головного мозга). Эти пути соединяют кору головного мозга с корой мозжечка, объясняя прямую взаимозависимость степени развития этих зон мозга.

Верхние ножки идут к крыше среднего мозга. Они состоят из нервных волокон, идущих в обоих направлениях:

– к мозжечку – передний спино-мозжечковый путь (от спинного мозга);

– от зубчатого ядра мозжечка к покрывке среднего мозга, совершает перекрест и заканчивается в красном ядре, далее в таламусе.

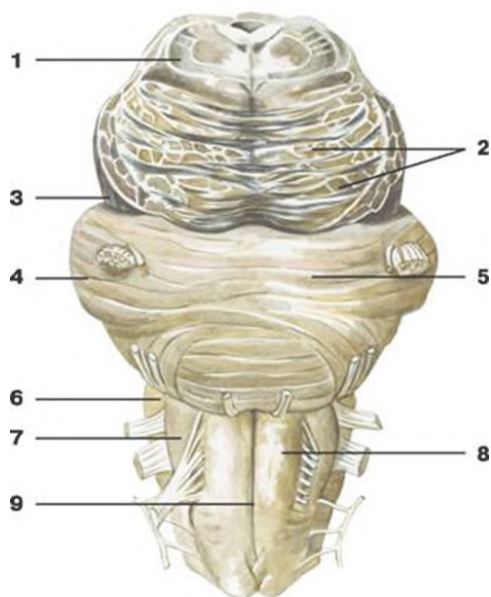


Рис. 37. Ножки мозжечка:

- 1 – верхняя ножка мозжечка; 2 – пирамидный тракт; 3 – ножка конечного мозга; 4 – средняя ножка мозжечка; 5 – мост; 6 – нижняя ножка мозжечка; 7 – олива; 8 – пирамида; 9 – передняя срединная щель

3.4. Строение промежуточного мозга

Промежуточный мозг во время эмбриогенеза развивается из переднего мозгового пузыря и образует стенки III желудочка.

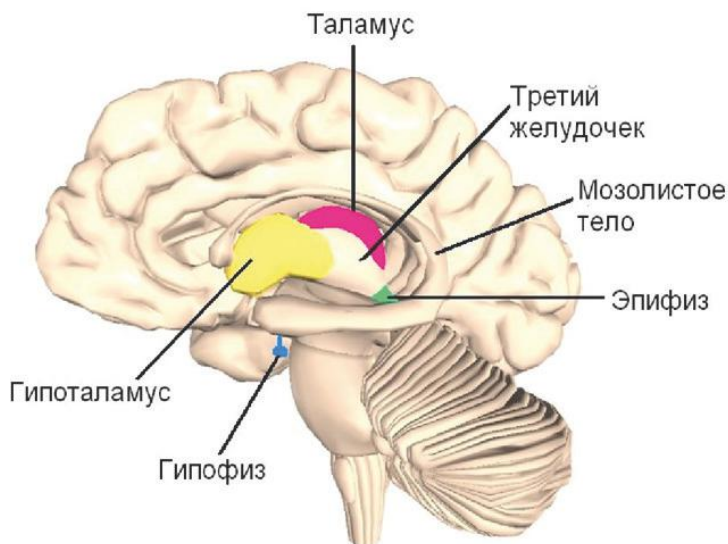


Рис. 38. Промежуточный мозг

Промежуточный мозг расположен спереди и над стволом мозга, с основными структурами в виде зрительного бугра (таламуса) – важного промежуточного центра сенсорных путей к конечному мозгу, подбугорной области (гипоталамус), содержащей много центров, необходимых для регуляции обмена веществ в организме, поведения и тесно связанной с функционированием гипофиза, находящимся под ним. За зрительным бугром находится шишковидная тело (эпифиз) – эндокринная железа, участвующая в регуляции цикла «бодрствование – сон».

Таким образом, топографически и функционально промежуточный мозг принято подразделять на эпиталамус, таламус и гипоталамус (рис. 38).

Таламус представляет собой большое парное скопление серого вещества в боковых стенках промежуточного мозга по бокам III желудочка, имеющее яйцевидную форму. Его передний конец заострен в виде переднего бугра, а задний расширен и утолщен в виде подушки (рис. 39).

Деление на передний конец и подушку соответствует функциональному делению таламуса:

- центры афферентных путей (передний конец);
- зрительный центр (задний).

Задняя поверхность таламуса покрыта тонким слоем белого вещества. В боковом отделе она обращена в полость бокового желудочка, отделяясь от соседнего с ней хвостатого ядра пограничной бороздкой. По этой бороздке проходит терминальная полоска мозгового вещества.

Медиальная поверхность таламуса, покрытая тонким слоем серого вещества, расположена вертикально и обращена к полости III желудочка, образуя его боковую стенку. Сверху он отделен от задней поверхности белой полоской мозга. Правая и левая медиальные поверхности таламуса связаны серой таламусов, лежащей почти посередине.

Боковая поверхность таламуса граничит с внутренней капсулой. Нижняя поверхность таламуса расположена над ножкой мозга, соединяясь с его покрывкой.

Серое вещество таламуса разделено слоями белого вещества на переднюю, среднюю и боковую части.

В зрительном бугре промежуточного мозга нейроны группируются в большое количество ядер (до 120), которые *в зависимости от их местоположения* разделяют на группы: переднюю, заднюю, срединную, медиальную и вентральную (рис. 40).

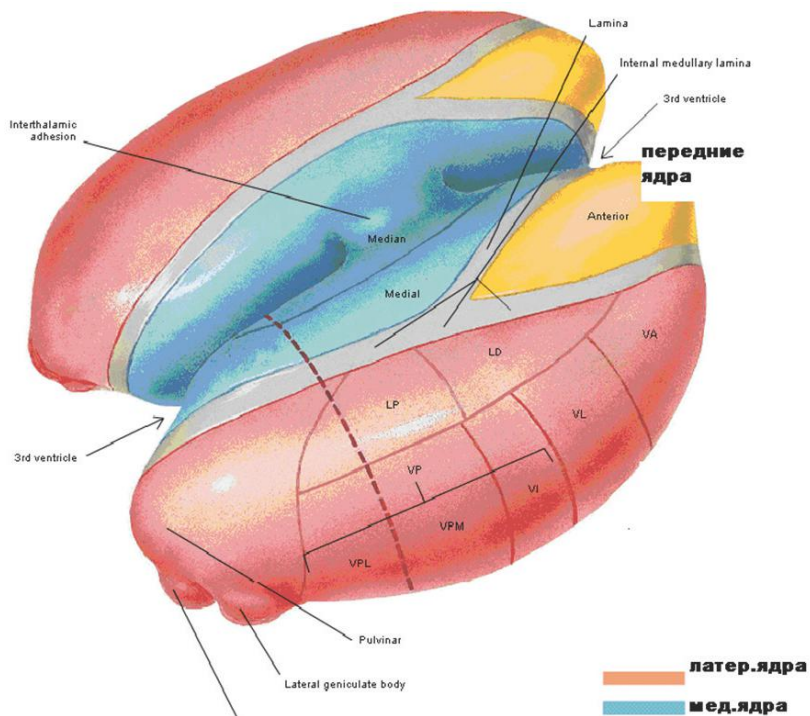


Рис. 39. Части таламуса

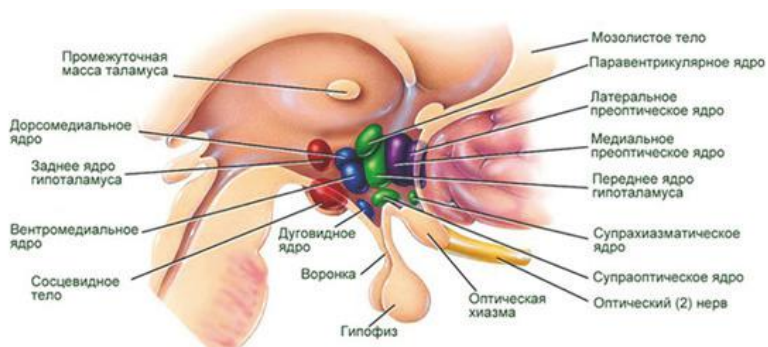


Рис. 40. Ядра таламуса

Кроме того, ядра таламуса делятся *по функциональному признаку*: специфические (проекционные), неспецифические, ассоциативные и моторные.

Epithalamus (надталамическая область) состоит из поводка и эпифиза (рис. 41). Белые мозговые полосы обоих таламусов направляются сзади (каудально) и образуют на той и другой стороне треугольное расширение, называемое треугольник поводка. От треугольника отходит так называемый поводок, который вместе с таким же поводком противоположной стороны соединяется с шишковидным телом, эпифизом. Впереди от эпифиза оба поводка связаны вместе с помощью спайки поводка.

Само шишковидное тело, напоминающее сосновую шишку, по своему строению и функции относится к железам внутренней секреции. Выдаваясь сзади в область среднего мозга, шишковидное тело располагается в бороздке между верхними холмиками крыши среднего мозга, образуя как бы пятый бугорок.

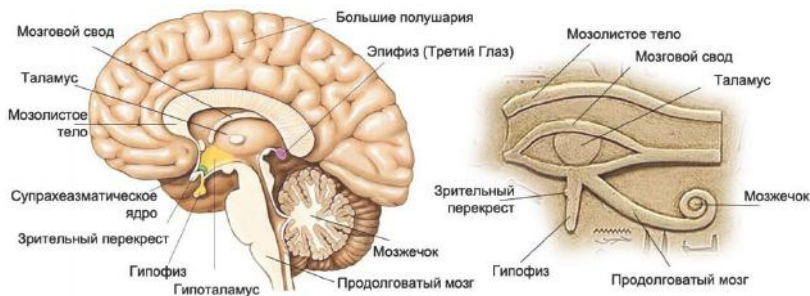


Рис. 41. Расположение эпифиза

Гипоталамус – это филогенетически старая часть промежуточного мозга, которая играет важную роль в поддержании постоянства внутренней среды и обеспечении интеграции функций вегетативной, эндокринной и соматической систем. Это не-

большое по объему, но важное по функции деление лежит на дне и по бокам III желудочка головного мозга.

Включает в себя следующие анатомические структуры: зрительный перекрест, зрительный тракт, серый бугорок с воронкой, которая заканчивается гипофизом, мамиллярные (сосцевидные) тела.

Верхняя граница гипоталамуса образована конечной пластинкой и пересечением зрительного нерва. Сбоку гипоталамус ограничен зрительным трактом и внутренней капсулой, а дорсально прилегает к среднему мозгу.

Зрительный перекрест (хиазма) имеет форму поперечно лежащего валика, образованного волокнами зрительных нервов (II пара), имеющих частичный перекрест (волокон от внутренних частей сетчатки). Этот валик слева и справа продолжается в зрительном тракте, который заканчивается двумя корешками в подкорковых центрах зрения:

- более крупный латеральный корешок подходит к латеральному коленчатому телу;
- более тонкий медиальный корешок идет к верхнему холмику крыши среднего мозга.

Позади зрительного перекреста находится серый бугор, сзади за ним лежат сосцевидные (мамиллярные) тела, а по бокам – зрительные тракты. Внизу серый бугор переходит в воронку, которая соединяется с гипофизом. Стенки серого бугра образованы тонкой пластинкой серого вещества, содержащего ядра серого бугра. Сосцевидные (мамиллярные) тела, расположенные между серым бугром впереди и продырявленным веществом сзади, имеют вид двух небольших (диаметром около 0,5 см каждый) сферических образований белого цвета. Белое вещество расположено только снаружи сосцевидного тела. Внутри находится серое вещество, в котором выделяют ядра сосцевидного тела

(мамиллярные ядра). В сосцевидных телах заканчиваются столбы свода.

В гипоталамусе выделяют несколько десятков ядер, которые топографически подразделяются на пять групп: преоптическую, переднюю, среднюю, наружную и заднюю. Большинство ядер гипоталамуса имеют плохо очерченные границы и, за исключением супраоптического и паравентрикулярного ядер, их трудно рассматривать как центры с узкой локализацией специфических функций.

Поэтому удобнее разделить гипоталамус на участки и зоны, имеющие определенную функциональную специфику.

1. Ядра преоптической и передней групп объединяются в область гипофиза, нейроны которой продуцируют так называемые релизинг-факторы (либерины) и ингибиторные факторы (статины), которые регулируют деятельность передней доли гипофиза – аденогипофиз.

2. Средняя группа ядер образует медиальный гипоталамус, где присутствуют своеобразные сенсорные нейроны, которые реагируют на различные изменения внутренней среды организма (температура крови, водно-электролитный состав плазмы, гормоны в крови). Посредством нервных и гуморальных механизмов медиальный гипоталамус контролирует деятельность гипофиза.

3. Латеральный гипоталамус – это безъядерная зона, в которой сосредоточены проводящие элементы (медиальный пучок переднего мозга), образуя пути к верхней и нижней части ствола мозга. Нервные клетки в латеральном гипоталамусе расположены диффузно.

Ядра гипоталамуса связаны сложной системой афферентных и эфферентных путей. Следовательно, гипоталамус оказывает регулирующее влияние на многочисленные вегетативные функции организма.

Наличие нервных и гуморальных связей ядер гипоталамуса и гипофиза (рис. 42) позволило им объединиться в гипоталамо-гипофизарную систему. III желудочек занимает центральное положение в промежуточном мозге. Он расположен по средней линии и на фронтальном разрезе мозга имеет вид узкой вертикальной щели (рис. 43). Боковые стенки III желудочка образованы медиальными поверхностями таламусов, а также медиальными отделами субталамической (подбугровой) области, расположенными ниже гипоталамической борозды.

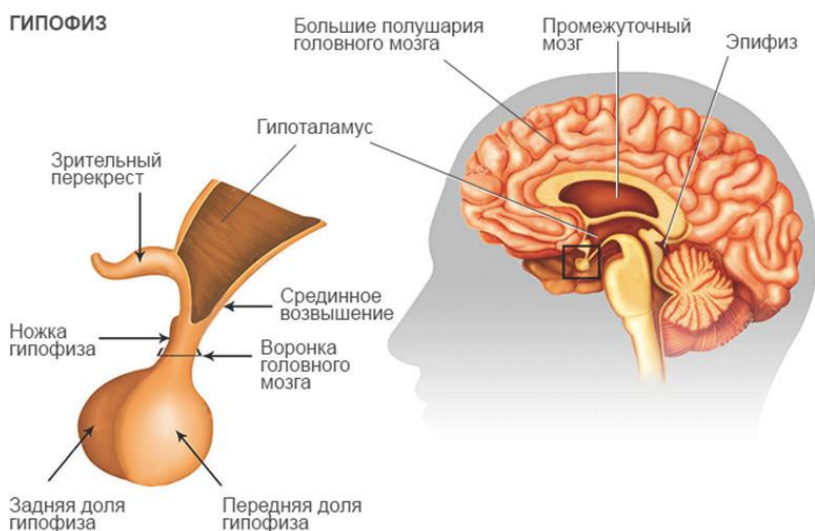


Рис. 42. Расположение гипоталамуса и гипофиза

Нижней стенкой (дном) III желудочка служит задняя (дорсальная) поверхность гипоталамуса. В области дна полость желудочка образует два углубления: углубление воронки, вдающееся в серый бугор и в воронку; зрительное углубление, которое располагается впереди зрительного перекреста.

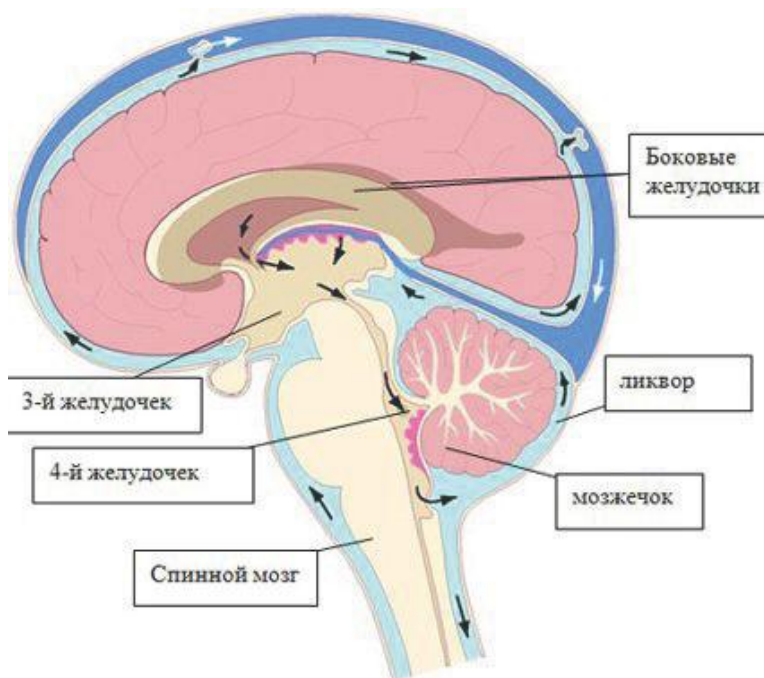


Рис. 43. Желудочки мозга

Передняя стенка III желудочка образована терминальной пластинкой, столбами свода и передней спайкой. На каждой стороне столб свода и прилегающий к нему передний таламус сзади ограничивают межжелудочковое отверстие, через которое полость III желудочка сообщается с боковым желудочком одноименной стороны.

Задняя стенка III желудочка сформирована эпиталамической спайкой, под которой имеется отверстие водопровода мозга, соединяющего III и IV желудочки. Внутренняя поверхность стенок желудочка покрыта эпендимой.

Верхняя стенка III желудочка (крыши) образована сосудистым основанием, которое представлено двумя слоями мягкой

(сосудистой) оболочки, расположенной между затылочными долями полушарий головного мозга сверху и мозжечком снизу и проникающей в полость промежуточного мозга – третий желудочек. Верхний лист оболочки сливается с нижней поверхностью свода.

На уровне межжелудочкового отверстия этот листок переходит в нижний листок, покрывает шишковидную железу сверху и лежит на крыше среднего мозга.

Между верхним и нижним листками сосудистого основания третьего желудочка в соединительной ткани расположены две внутренние мозговые вены. Со стороны желудочковой полости сосудистое основание третьего желудочка покрыто эпителиальной пластинкой – остатком задней стенки второго мозгового пузыря. Выросты (ворсинки) нижнего листка сосудистого основания вместе с эпителиальной пластинкой, висящей в полости желудочка, образуют сосудистое сплетение третьего желудочка. В области межжелудочкового отверстия это сплетение связано с сосудистым сплетением бокового желудочка.

3.5. Строение конечного мозга

Конечный мозг – самый передний участок головного мозга – состоит из двух полушарий большого мозга, разделенных продольной щелью и соединяющихся между собой в глубине этой щели при помощи мозолистого тела, передней, задней спаек и спайки свода.

В состав каждого полушария входят: плащ, обонятельный мозг, базальные ганглии.

Серое вещество коры – самая молодая и самая большая часть, покрывающая остальные части как бы плащом, отсюда и ее название (плащ, или мантия). Обонятельный мозг – самая древняя и самая меньшая часть конечного мозга, – расположена

вентрально. В глубине скрыта старая часть – базальные ганглии. Полость конечного мозга образуют правый и левый желудочки, каждый из которых находится в соответствующем полушарии. Все пространство между серым веществом мозговой коры и базальными ядрами занято белым веществом. Оно состоит из большого количества нервных волокон, идущих в различных направлениях и образующих проводящие пути конечного мозга.

Большие полушария. Полушария большого мозга представляют собой плащ, который сверху покрыт корой (тонкой пластинкой серого вещества).

Каждое полушарие имеет три поверхности: верхнелатеральную – наиболее выпуклую; медиальную – плоскую, обращенную к соседнему полушарию; нижнюю – имеющую сложный рельеф, соответствующий внутреннему основанию черепа.

Наиболее выступающие участки полушария называются полюсами: выделяют лобный, затылочный и височный полюсы. На поверхности коры есть борозды и извилины. Борозды – это углубления, извилины – возвышения на плаще, образующиеся в процессе развития мозга вследствие нерастяжимости черепа. Глубина, протяженность борозд и извилин, их форма и направление очень изменчивы. Более крупные борозды делят плащ на большие участки, называемые долями, которые делятся



Рис. 44. Доли полушарий

на дольки и извилины.

Каждое полушарие имеет пять долей (рис. 44): лобную, теменную, височную, затылочную и дольку, скрытую на дне латеральной борозды, – островок.

Сильвиева борозда отделяет височную долю от теменной, в глубине сильвиевой борозды лежит островок; роландова борозда – лобную долю от теменной; теменно-затылочная борозда отделяет затылочную долю от теменной; сагиттальная борозда делит полушария на правую и левую половины. Более мелкие борозды имеют различную направленность. Количество борозд и извилин у людей различается, но умственные способности от этого не зависят. Влияние на интеллектуальные показатели оказывает архитектура коры.

Архитектура коры. Кора больших полушарий головного мозга образована серым веществом, расположенным по периферии полушарий. У человека кора составляет в среднем 44 % от объема всего полушария в целом. Площадь поверхности коры одного полушария у взрослого человека в среднем равна 220000 мм², причем на выпуклые части извилин приходится одна треть, а на боковые и нижние стенки борозд – две трети всей площади коры. Толщина коры в различных участках неодинакова и колеблется от 1,5 до 5 мм (в среднем 2–3 мм). Наибольшая толщина отмечается в верхних участках предцентральной, постцентральной извилин и парацентральной дольки. Обычно кора на выпуклой поверхности извилин имеет большую толщину по сравнению с боковыми поверхностями и дном борозд.

Кора разделена на 52 поля (по Бродману; в работе будут рассмотрены 47), каждое из которых отвечает за определенный участок тела (рис. 45). Характерной особенностью строения коры является ориентированное, горизонтально-вертикальное распределение составляющих ее нервных клеток по слоям и колонкам. Пространство между телами и отростками нервных клеток коры заполнено нейроглией и сосудистой сетью (капиллярами). Нейроны коры подразделяются на три основных типа: пирамидные (80–90 % всех клеток коры); звездчатые; веретенообразные.

Структурно-функциональные особенности коры больших полушарий:

1. Основной функциональный элемент коры – афферентно-эфферентный (т. е. воспринимающий афферентные и посылающий эфферентные стимулы) – пирамидный нейрон с длинными аксонами.

2. Звездчатые клетки отличаются слабым развитием дендритов и мощным развитием аксонов, которые не выходят за пределы поперечника коры и охватывают своими разветвлениями группы пирамидных клеток. Звездчатые клетки выполняют роль воспринимающих и синхронизирующих элементов, способных координировать (одновременно тормозить или возбуждать) пространственно близкие группы пирамидных нейронов.

3. Корковые нейроны характеризуются сложным субмикроскопическим строением. Различные по топографии участки коры отличаются плотностью расположения клеток, их величиной и другими характеристиками послойной и колончатой структуры.

Все эти показатели определяют цитоархитектонику коры.

Поля по Бродману:

– поля 1, 2 и 3 – соматосенсорная область, первичная зона, находятся в постцентральной извилине;

– поле 4 – моторная область, располагается в пределах прецентральной извилины;

– поле 5 – вторичная соматосенсорная зона, располагается в пределах верхней теменной доли;

– поле 6 – премоторная кора и дополнительная моторная кора (вторичная моторная зона), располагается в передних отделах прецентральной и задних отделах верхней и средней лобной извилин;

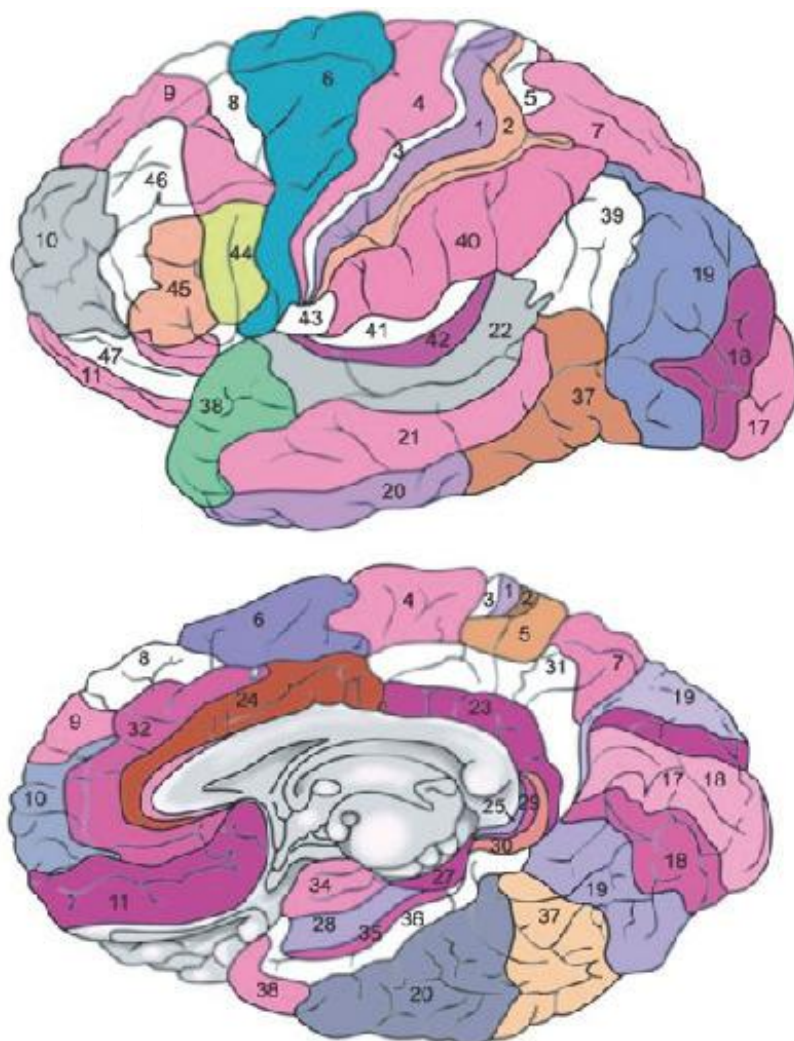


Рис. 45. Поля по Бродману¹

¹ Примечание к рис. 45: рассмотрены 47 полей из 52.

– поле 7 – третичная моторная зона, расположена в верхних отделах теменной доли между постцентральной извилиной и затылочной долей;

– поле 8 – располагается в задних отделах верхней и средней лобной извилин, включает в себя центр произвольных движений глаз;

– поле 9 – дорсолатеральная префронтальная кора;

– поле 10 – передняя префронтальная кора;

– поле 11 – обонятельная область;

– поле 17 – ядерная зона зрительного анализатора – зрительная область, первичная зона;

– поле 18 – ядерная зона зрительного анализатора – центр восприятия письменной речи, вторичная зона;

– поле 19 – ядерная зона зрительного анализатора, вторичная зона (оценка значения увиденного);

– поле 20 – нижняя височная извилина (центр вестибулярного анализатора);

– поле 21 – средняя височная извилина (центр вестибулярного анализатора);

– поле 22 – ядерная зона звукового анализатора;

– поле 24 – детектор ошибок;

– поле 28 – проекционные поля и ассоциативная зона обонятельной системы;

– поле 32 – дорсальная зона передней поясной коры, рецепторная область эмоциональных переживаний;

– поле 37 – акустико-гностический сенсорный центр речи, контролирует трудовые процессы речью, ответственно за понимание речи;

– поле 39 – ангулярная извилина, часть зоны Вернике (центр зрительного анализатора письменной речи);

– поле 40 – краевая извилина, часть зоны Вернике (двига-

тельный анализатор сложных профессиональных, трудовых и бытовых навыков);

- поле 41 – ядерная зона слухового анализатора, первичная зона;

- поле 42 – ядерная зона слухового анализатора, вторичная зона;

- поле 43 – вкусовая область;

- поле 44 – центр Брока;

- поле 45 – триангулярная часть поля Бродмана (музыкальный моторный центр);

- поле 46 – двигательный анализатор сочетанного поворота головы и глаз в разные стороны;

- поле 47 – ядерная зона пения, речедвигательная его составляющая;

- поле 52 – ядерная зона слухового анализатора, которая отвечает за пространственное восприятие звуков и речи.

Выделяют пять – восемь слоев нервных клеток. В эмбриональном состоянии отмечают наличие шести слоев. В связи с этим шестислойный тип строения принят как основной (рис. 46).

1. Наружный слой – молекулярный, или зернистый, – мелкие нервные клетки с густым переплетением волокон.

2. Наружный зернистый слой – мелкие клетки различной формы, нет густо переплетенных волокон.

3. Пирамидный слой состоит из мелких и средних клеток.

4. Внутренний зернистый слой также состоит из мелких клеток. Здесь заканчиваются проводники чувствительности организма.

5. Ганглионарный, или ганглиозный, слой состоит из крупных нервных клеток пирамидной формы – клеток Беца (нейроны размером 20 мкм). Здесь берут начало эфферентные (нисходящие) нервные волокна.

6. Полиморфный слой состоит из разнообразных клеток, находится на границе с белым веществом.

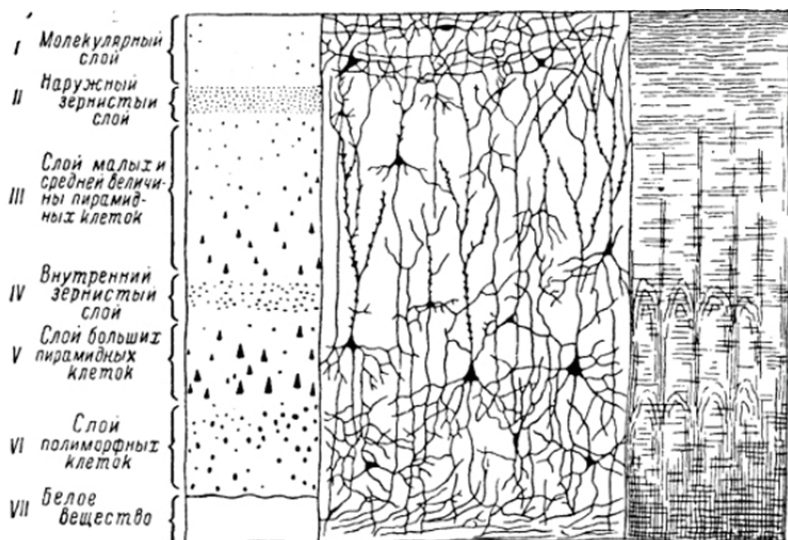


Рис. 46. Слои коры больших полушарий

В каждом клеточном слое, помимо нервных и глиальных клеток, располагаются нервные волокна – отростки клеток данного слоя или других клеточных слоев либо отделов мозга (проводящие пути). Строение и плотность залегания волокон неодинаковы в различных отделах коры. Особенности распределения волокон в коре головного мозга определяют термином «миелоархитектоника» (150 миелоархитектонических участков).

Наиболее крупные подразделения территории коры

Новая кора подразделяется на следующие области: прецентральную, постцентральную, височную, нижнетеменную, верхнетеменную, височно-теменно-затылочную, затылочную, островковую, лимбическую. В свою очередь области подразделяются на подобласти и поля. Основной тип прямых и обратных

связей новой коры – *вертикальные пучки* волокон, приносящие информацию из подкорковых структур к коре и посылающие ее от коры в эти же подкорковые образования.

Наряду с вертикальными связями имеются *внутрикортикальные (горизонтальные) пучки* ассоциативных волокон, проходящие на различных уровнях коры и в белом веществе под корой. Горизонтальные пучки наиболее характерны для первого и третьего слоев коры, а в некоторых полях – для пятого слоя. Горизонтальные пучки обеспечивают обмен информацией как между полями, расположенными на соседних извилинах, так и между отдаленными участками коры (например, лобной и затылочной).

Белое вещество больших полушарий головного мозга состоит из различных систем нервных волокон, которые представляют собой проводящие пути головного мозга. Традиционно различают ассоциативные (рис. 47), комиссуральные (рис. 48) и проекционные волокна.

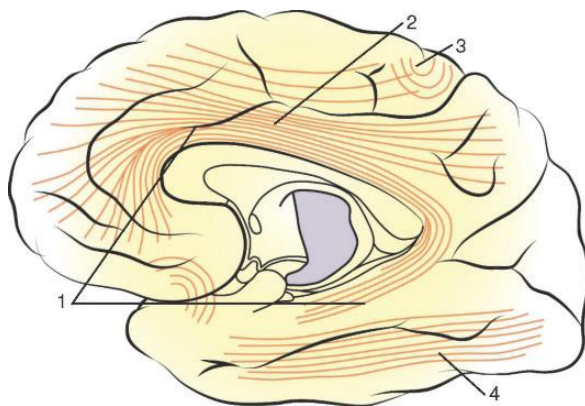


Рис. 47. Расположение пучков ассоциативных волокон белого вещества правого полушария большого мозга, медиальная поверхность:
1 – пояс; 2 – верхний продольный пучок; 3 – дугообразные волокна большого мозга; 4 – нижний продольный пучок

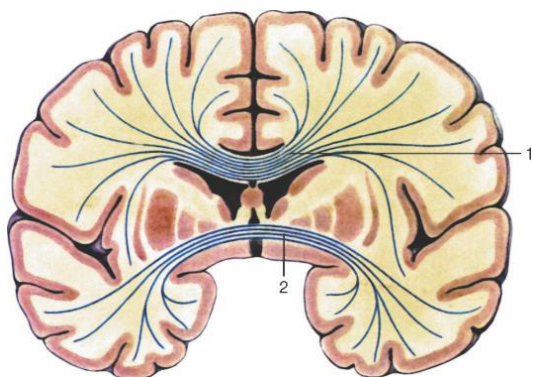


Рис. 48. Комиссуральные волокна мозолистого тела (1) и передней спайки (2) большого мозга на разрезе во фронтальной полости

Из белого вещества образованы спайки мозга, соединяющие между собой левое и правое полушария (комиссуральные волокна).

Внутренняя капсула – это толстая, изогнутая под углом пластинка белого вещества, которая находится между чечевицеобразным и хвостатым ядрами. Во внутренней капсуле проходят волокна, связывающие кору большого мозга с другими отделами ЦНС (проекционные волокна). *Волокна восходящих проводящих путей*, расходясь в различных направлениях к коре полушария, образуют так называемый *лучистый венец*. Книзу волокна нисходящих проводящих путей внутренней капсулы в виде компактных пучков направляются в ножку среднего мозга. *Мозолистое тело* – большая спайка мозга, содержит проводящие пути, переходящие из одного полушария в другое и соединяющие участки коры левого и правого полушарий с целью объединения (координации) функций обеих половин мозга в одно целое. Мозолистое тело представляет собой толстую, особым образом изогнутую пластинку, состоящую из поперечных волокон. Свободная верхняя поверхность мозолистого тела, обращенная в сторону

продольной щели большого мозга, имеет серый покров – тонкую пластинку серого вещества.

В мозолистом теле различают (рис. 49):

- передний, загибающийся книзу конец – колено, заостряется и образует клюв, переходящий в тонкую пластинку, продолжающуюся в терминальную (пограничную) пластинку (соединяют кору лобных долей);
- среднюю часть – тело (ствол) – соединяет теменные и височные доли;
- задний утолщенный конец – валик (соединяет кору затылочных долей).

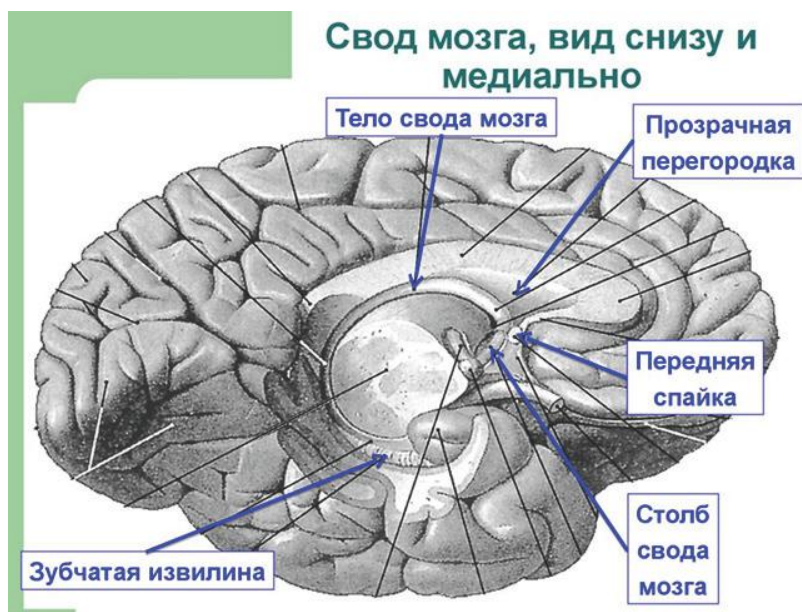


Рис. 49. Схема мозолистого тела и свода.

Под мозолистым телом находится *свод*, образованный двумя дугообразными белыми тяжами, соединенными в своей средней части при помощи поперечных волокон – спаек свода (рис. 49).

Средняя часть свода носит название «тело», которое спереди и сзади расходится на два округлых тяжа, образуя впереди столбы свода, а позади – ножки свода. Ножки свода ограничивают лежащие позади них межжелудочковые отверстия, соединяющие III желудочек с боковыми желудочками.

Впереди столбов свода находится передняя спайка, имеющая вид белой поперечной перекладины, состоящей из нервных волокон. На сагиттальном разрезе спайка имеет форму овала, состоит из двух частей: передняя – тонкая, соединяет серое вещество обонятельных треугольников обоих полушарий; задняя – большая, содержит нервные волокна, связывающие кору височных долей. Между передней частью свода и коленом мозолистого тела натянута тонкая вертикальная пластинка мозговой ткани – *прозрачная перегородка*, в толще которой находится *щелевидная полость*, содержащая прозрачную жидкость.

3.6. Строение базальных ганглиев

В каждом полушарии большого мозга серое вещество формирует не только кору, но и отдельные ядра (узлы). Эти ядра находятся в толще белого вещества, ближе к основанию мозга.

Скопления серого вещества в связи с их положением получили наименование базальных ядер (ганглиев). К базальным ганглиям полушарий относят: полосатое тело, состоящее из хвостатого и чечевицеобразного ядер; ограду; миндалевидное тело (рис. 50).

Полосатое тело на горизонтальных и фронтальных разрезах мозга выглядит как чередующиеся полосы серого и белого вещества.

Хвостатое ядро находится сбоку от таламуса (отделяет полосу белого вещества – колено внутренней капсулы). Передний отдел хвостатого ядра утолщен и образует головку, которая

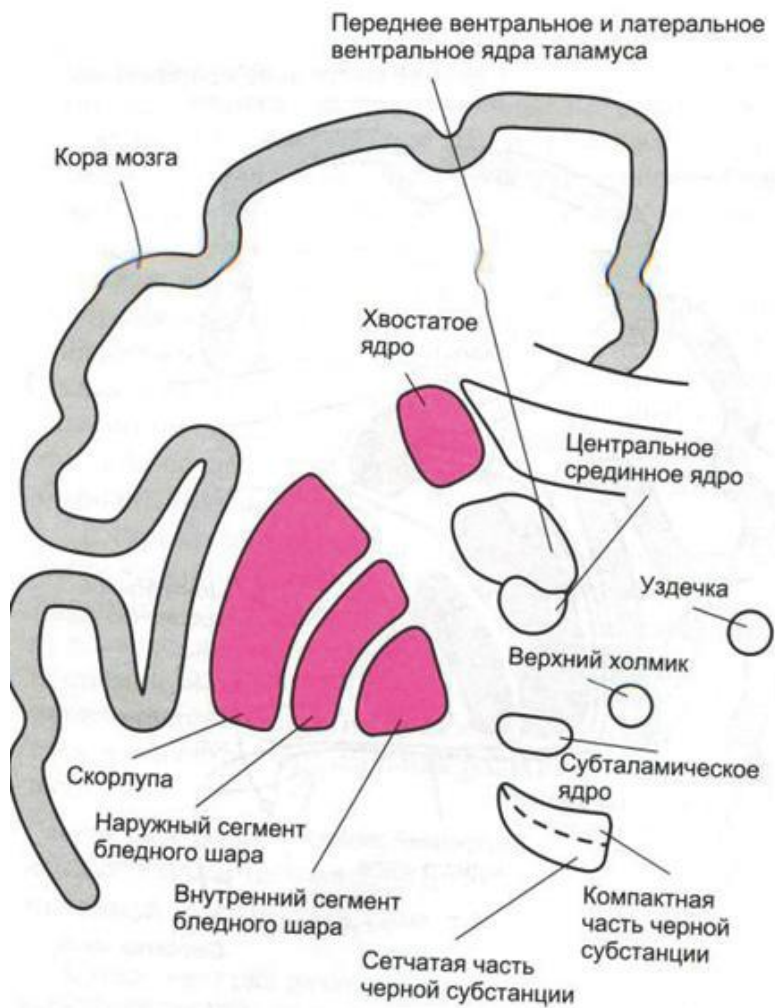


Рис. 50. Схема базальных ганглиев

составляет латеральную стенку переднего рога бокового желудочка, а внизу примыкает к переднему продырявленному веществу, где соединяется с чечевицеобразным ядром. Тело хвостатого ядра лежит в области дна центральной части бокового желудочка. Хвост ядра изгибается вниз, постепенно истончаясь, достигает миндалевидного тела.

Чечевицеобразное ядро по форме напоминает чечевичное зерно и находится латеральнее таламуса и хвостатого ядра. Две параллельные вертикальные прослойки белого вещества делят ядро на *три части*: наиболее латерально лежит скорлупа, имеющая более темную окраску; медиальнее скорлупы находятся две более светлые мозговые пластинки (медиальная в латеральная), которые объединяют общим названием «бледный шар».

Хвостатое ядро и скорлупа относятся к филогенетически более новым образованиям – *neostriatum (striatum)*. Бледный шар является более старым образованием – *paleostriatum (pallidum)*. Вследствие этого термин «чечевицеобразное ядро» часто употребляется только в чисто топографическом смысле, а вместо названия «полосатое тело» хвостатое и чечевицеобразное ядро именуют «стриопаллидарной системой». Стриопаллидарная система представляет собой главную часть экстрапирамидной системы, является высшим регулирующим центром вегетативных функций в отношении терморегуляции и углеводного обмена.

Ограда расположена в белом веществе полушария сбоку от скорлупы, между скорлупой и корой островковой доли. Она имеет вид тонкой вертикально расположенной пластинки серого вещества. От скорлупы ограду отделяет прослойка белого вещества – наружная капсула, от коры основания – такая же прослойка, получившая название «самая наружная капсула».

Миндалевидное тело, или эпистриатум, находится в белом веществе височной доли полушария примерно на 1,5–2 см сзади от височного полюса.

Обонятельный мозг. Это филогенетически самая древняя часть переднего мозга, возникшая в связи с рецептором обоняния. Поэтому все его компоненты являются различными частями обонятельного анализатора. Белое вещество передней части больших полушарий образует два выпячивания, которые представляют собой обонятельный мозг. Этот отдел развит слабо, состоит из двух частей: центральной (само выпячивание) и периферической (заканчивается в слизистой оболочке верхней носовой раковины). Периферическая часть – это обонятельная доля, тогда как центральный отдел – это извилины мозга. Обонятельный мозг делится на периферическую и центральную части. В центральную часть входят сводчатая извилина (состоит из трех извилин: поясной извилины, перешейка и парагиппокампальной извилины), зубчатая извилина, гиппокамп (морской конек). Периферическая часть состоит из обонятельной луковицы, обонятельного тракта, обонятельного треугольника, медиальной и латеральной обонятельных извилин, околообонятельной области, переднего продырявленного вещества.

Боковые желудочки (I и II) – щелевидные образования, входящие в каждую долю головного мозга, образуя рога, заполненные ликвором (рис. 51). Боковые желудочки находятся ниже уровня мозолистого тела симметрично.

Полость каждого бокового желудочка соответствует форме полушария: теменной доле полушария большого мозга соответствует центральная часть бокового желудочка, лобной доле – передний рог, затылочной доле – задний рог (затылочный рог), височной доле – нижний рог (височный рог).

Передний (лобный) рог бокового желудочка имеет вид широкой щели, изогнутой книзу. Медиальная стенка переднего рога образована прозрачной перегородкой, отделяющей передний рог от такого же рога другого полушария. Передняя, верхняя и нижняя стенки переднего рога ограничены волокнами мозолистого тела.

Центральная часть бокового желудочка – это горизонтально расположенное щелевидное пространство, ограниченное сверху поперечно идущими волокнами мозолистого тела. По медиальной стенке нижнего рога на всем его протяжении тянется возвышение белого цвета гиппокамп (морской конек), которое продолжается до самых передних отделов рога и заканчивается утолщением.

С гиппокампом сращена бахромка, которая является продолжением ножки свода и местом прикрепления сосудистого сплетения бокового желудочка. *Задний рог* окружен слоем белых нервных волокон мозолистого тела. На медиальной стенке заднего рога заметны два выпячивания: верхнее – луковица заднего рога и нижнее – птичья шпора.

В центральной части и нижнем роге бокового желудочка находится *сосудистое сплетение*, которое прикрепляется к сосудистой ленте внизу и к ленте свода сверху. Продолжается сосудистое сплетение в нижний рог, где оно прикрепляется к бахромке гиппокампа. В передних отделах сосудистое сплетение бокового желудочка через межжелудочковое отверстие соединяется с сосудистым сплетением III желудочка.

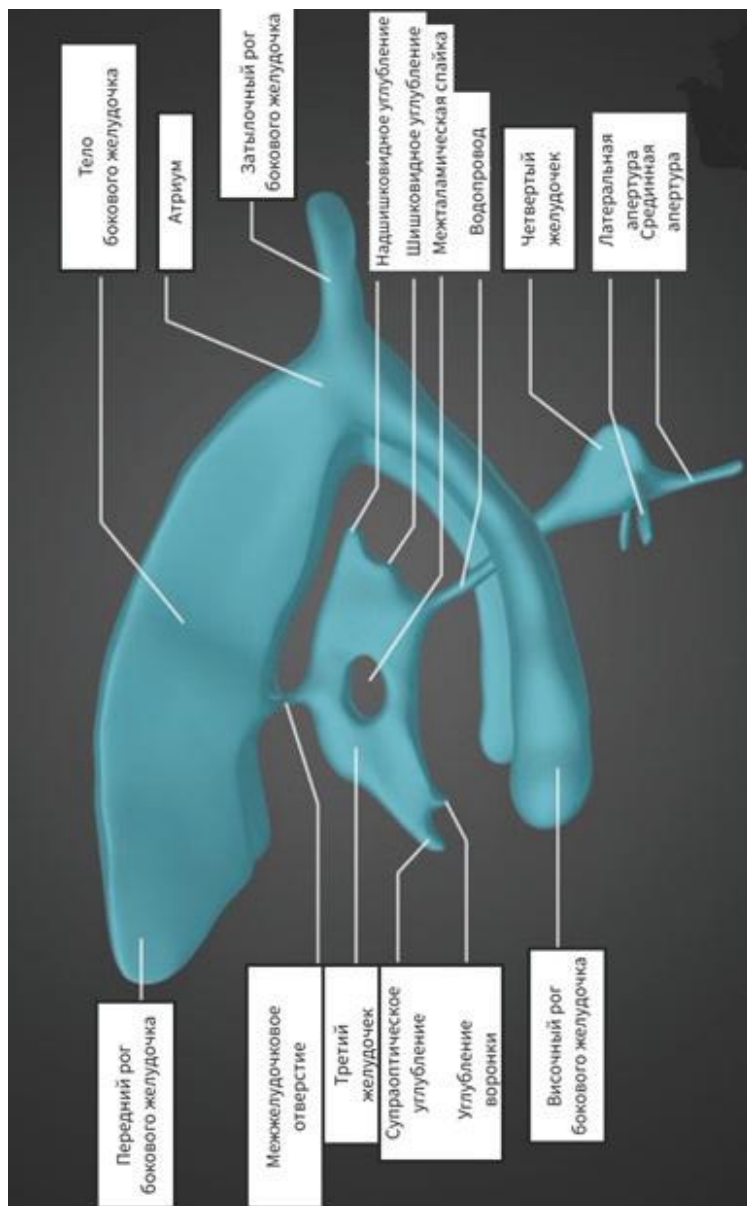


Рис. 51. Схема соотношений желудочков мозга

3.7. Строение лимбической системы

Под лимбической системой понимают морфофункциональное объединение, которое включает в себя филогенетически старые отделы коры переднего мозга, а также ряд подкорковых структур (рис. 52).

В состав лимбической коры входят:

- древняя кора, формирующая обонятельный мозг и состоящая из обонятельных луковиц, обонятельного бугорка, прозрачной перегородки и прилежащих областей коры (препериформной, периамигдаллярной и диагональной областей);
- старая кора, объединяющая сместившийся в процессе эволюции к височной доле гиппокамп, зубчатую фасцию, основание гиппокампа и расположенную над мозолистым телом поясную извилину;

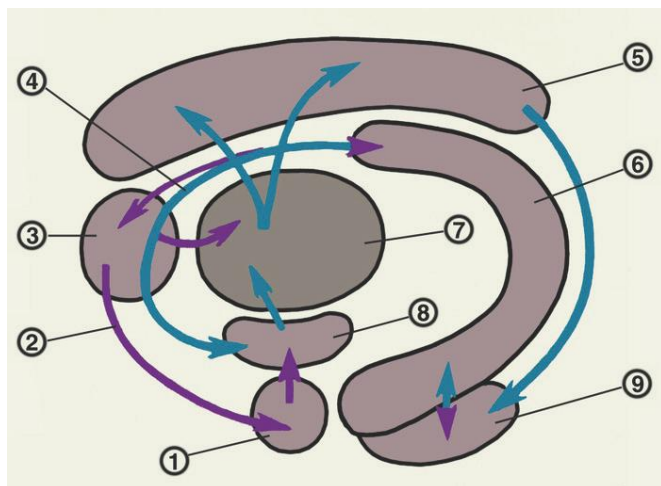


Рис. 52. Морфофункциональная характеристика лимбической системы – схема взаимодействия структур круга Пейпса:

- 1 – амигдаллоидная область; 2 – обонятельная система; 3 – перегородка; 4 – свод; 5 – поясная извилина; 6 – гиппокамп; 7 – переднее ядро таламуса; 8 – гипоталамус; 9 – энторинальная кора; синими стрелками обозначены морфологические связи круга Пейпса, фиолетовыми – связи, не входящие в него

– древняя и старая кора (аллокортекс), граничащая с пятислойной межуточной корой, или мезокортексом, переходящим непосредственно в новую шестислойную кору – неокортекс. Мезокортекс формируется прилежащей к древней коре островковой (инсулярной) зоной и граничащей со старой корой парагиппокамповой извилиной (энториальная область и предоснование гиппокампа, или пресубикулум), которые также включены в состав лимбической системы (рис. 53).

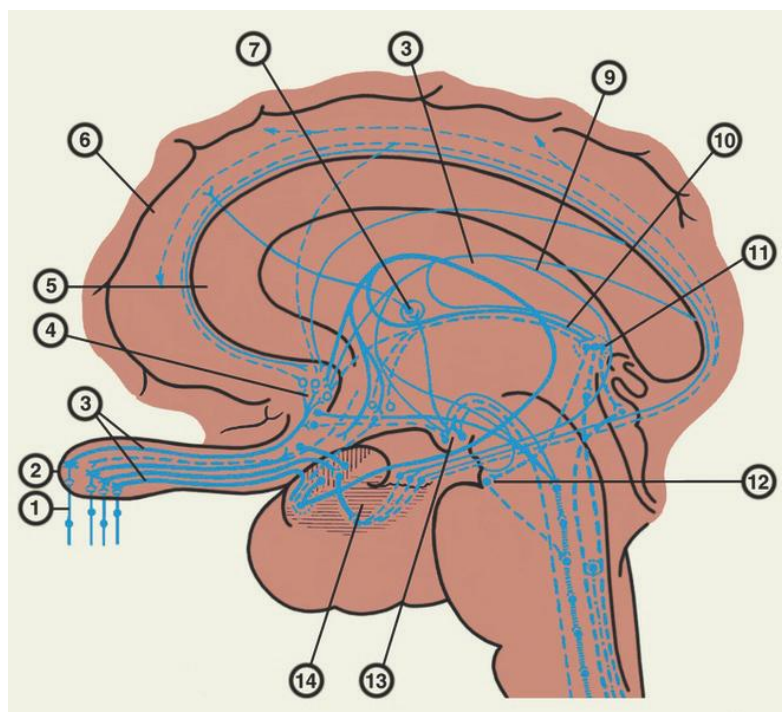


Рис. 53. Схема структур лимбической системы и связей между ними (обозначены стрелками и пунктирными линиями):

- 1 – клетки обонятельного эпителия; 2 – обонятельная луковица; 3 – обонятельный тракт; 4 – передняя спайка; 5 – мозолистое тело; 6 – поясная извилина; 7 – передние ядра таламуса; 8 – конечная полоска; 9 – свод мозга; 10 – мозговая полоска; 11 – ядра хабенулярного комплекса; 12 – межножковое ядро; 13 – сосцевидное ядро; 14 – амигдалоидная область

Из подкорковых структур в лимбическую систему входят расположенный в медиальной стенке височной доли миндалевидный комплекс и ядра мозговой перегородки. Нередко к лимбической системе относят переднее таламическое ядро, мамиллярные тела и гипоталамус. Все многочисленные формирования лимбической коры кольцеобразно охватывают основание переднего мозга и являются своеобразной границей между новой корой и стволовой частью мозга.

Лимбическая система характеризуется обилием двусторонних связей с другими отделами мозга и внутри самой системы. Установлено наличие мощных связей лимбической системы с гипоталамусом. Через гипоталамус и мамиллярные тела лимбическая система соединена с центральным серым веществом и ретикулярной формацией среднего мозга. К миндалине и гиппокампу идут пути от височной доли коры, передающие информацию от зрительной, слуховой и соматической сенсорных систем. Установлены связи лимбической системы с лобными долями коры переднего мозга. Наконец, в пределах лимбической системы идентифицированы сложные циклические связи, создающие условия для циркуляции возбуждения по сложным круговым путям.

Вопросы для самоконтроля

1. Назовите границы спинного мозга.
2. Опишите внешнее строение спинного мозга.
3. В чем заключается внутреннее строение спинного мозга?
4. Какие проводящие пути спинного мозга различают?
5. Назовите проекционные пути спинного мозга (по расположению в канатиках).
6. Какие структуры включает ствол мозга?
7. Назовите структуры поверхностей продолговатого мозга.

8. Какие ядра серого вещества имеются в продолговатом мозге?
9. С какими отделами мозга граничит варолиев мост?
10. Какие отделы мозга связывают продольные волокна моста?
11. На какие части делится средний мозг?
12. В какой части мозга расположен IV желудочек?
13. Назовите границы и топографию серого вещества ромбовидной ямки.
14. Опишите топографию и строение мозжечка.
15. Какие структуры входят в состав промежуточного мозга?
16. Назовите доли коры больших полушарий.
17. Опишите топографию базальных ганглиев.

Часть II. ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

4. Основы нейронной теории

4.1. Нейроны, их строение и классификация

Нервная ткань образована двумя принципиально отличающимися видами клеток. К первому относятся собственно нейроны – функциональные единицы нервной ткани. Второй тип клеток – нейроглия, выполняющая вспомогательные функции. Начало изучения строения нейронов положил в конце 60-х – начале 70-х гг. XIX в. итальянский врач и анатом Камилло Гольджи, который использовал для окраски препаратов мозга нитрат серебра и обнаружил, что данное вещество избирательно поглощается нервными клетками (рис. 54). В дальнейшем этот метод усовершенствовал знаменитый испанский гистолог Сантьяго Рамон-и-Кахал.

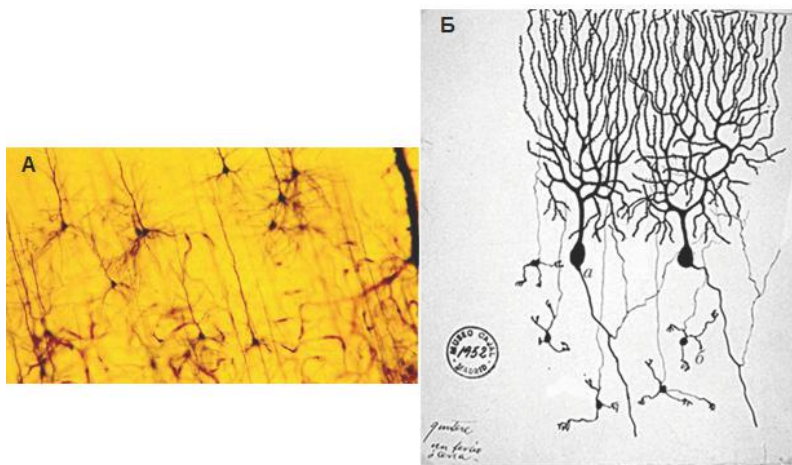


Рис. 54. Окраска нейронов по Гольджи (А). Рисунок С. Рамон-и-Кахаля. Клетки Пуркинье (а) и клетки-зерна (б) мозжечка голубя (Б)

В 1906 г. Гольджи и Рамон-и-Кахал были удостоены Нобелевской премии по физиологии и медицине «за работы по исследованию строения нервной системы». Огромное количество исследований структуры и функции нейронов позволило сформулировать основы нейронной теории. У каждого нейрона есть тело (сoma, перикарион), содержащее ядро и цитоплазматические органеллы, где происходит синтез белков, нейромедиаторов и других важных компонентов жизнедеятельности клетки. От тела клетки отходят два вида отростков, представляющих собой тонкие нити цитоплазмы, покрытых плазмолеммой: дендрит и аксон (рис. 55).

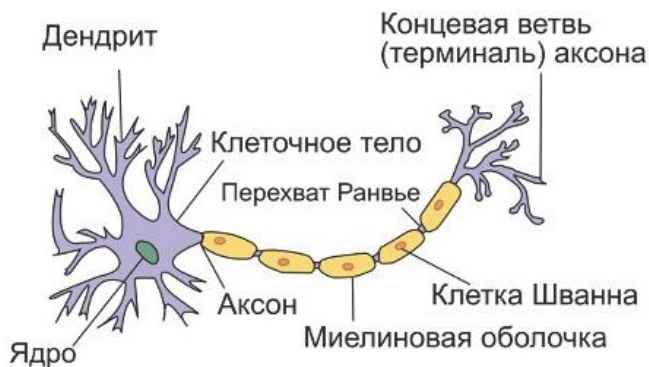


Рис. 55. Схема строения нейрона

Отростки нейрона. Количество дендритов у нейронов может существенно отличаться, при этом у любой нервной клетки может быть только один аксон, который проводит электрические сигналы лишь в одном направлении: от тела клетки.

Близко к своим окончаниям большинство аксонов разделяется на тонкие коллатеральные ветви или аксонные терминали, причем некоторые из них могут даже повернуть назад — это обратные коллатерали. Терминали аксона вступают в контакт с другими клетками, чаще всего с их дендритами, реже — с телом

и еще реже – с аксоном. Аксоны эфферентных нейронов контактируют с клетками рабочих органов, которыми являются мышцы или железы внешней секреции.

Классификация нейронов. Существует несколько принципов классификации нейронов. По морфологическим признакам нейроны делятся следующим образом:

- 1) по форме тела – на клетки-зерна, пирамидные или грушевидные, звездчатые, корзинчатые, веретеновидные;
- 2) по количеству отростков – униполярные, псевдоуниполярные, биполярные и мультиполярные (рис. 56).

Униполярные нейроны имеют единственный, обычно сильно разветвленный отросток. Одна из его ветвей функционирует как аксон, остальные – как дендриты. Такие клетки часто встречаются в нервной системе беспозвоночных, а у позвоночных они обнаруживаются лишь в некоторых ганглиях вегетативной нервной системы.

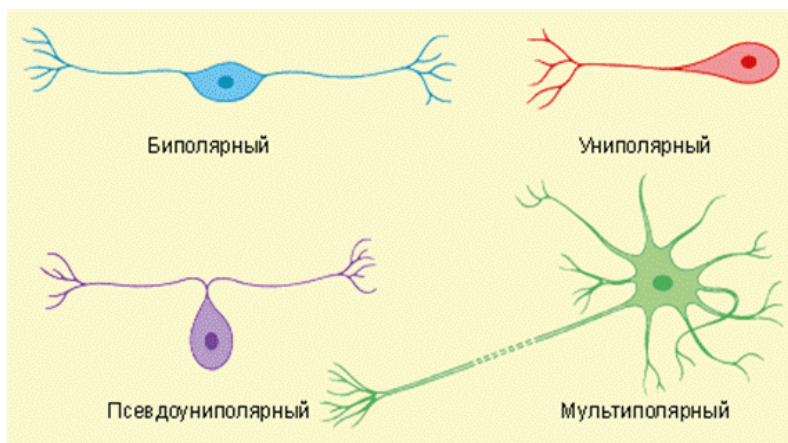


Рис. 56. Классификация нейронов по количеству отростков

У биполярных клеток есть два отростка: дендрит проводит сигналы от периферии к телу клетки, а аксон передает инфор-

мацию от тела клетки к другим нейронам (сенсорные нейроны, встречающиеся в сетчатке глаза, в обонятельном эпителии).

Псевдоуниполярные нейроны имеют вначале один отросток, отходящий от тела клетки, который затем делится на аксон и дендрит (все афферентные нейроны спинальных ганглиев).

У мультиполярных клеток один аксон, а дендритов может быть очень много, они отходят от тела клетки, а затем многократно делятся, образуя на своих ветвях синапсы с другими нейронами. Так, например, на дендритах только одного мотонейрона спинного мозга образуется около 8000 синапсов, а на дендритах находящихся в коре мозжечка клеток Пуркинье может быть до 150000 синапсов.

По функции нейроны делятся на афферентные, эфферентные и вставочные (рис. 57). Афферентные (чувствительные) нейроны передают информацию от периферических рецепторов в ЦНС. Эфферентные (двигательные) клетки передают сигналы от ЦНС к исполнительным органам. Все остальные нейроны относятся к категории вставочных (интернейронов), которые образуют основную массу нервной системы – 99,98 % от общего количества клеток.

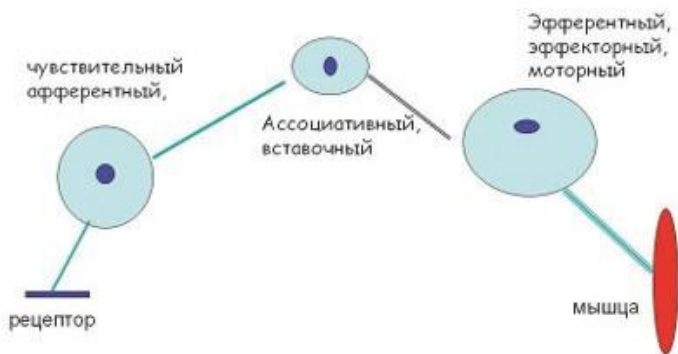


Рис. 57. Классификация нейронов по функции

4.2. Положения нейронной теории

Согласно «нейронной доктрине», сформулированной С. Рамон-и-Кахалем, нервные клетки – *нейроны* – являются основными структурными и функциональными единицами нервной системы. Эта доктрина базируется на следующих основных положениях:

1. Каждый нейрон является анатомической единицей. Это означает, что нейрон представляет собой клетку, в которой, как и в других клетках, имеется ядро и цитоплазма. Снаружи нервная клетка окружена оболочкой – плазматической мембраной, или плазмалеммой. В цитоплазме нейрона содержатся органеллы общего значения: эндоплазматический ретикулум, рибосомы, митохондрии и т. п., а также специальные органеллы: *нейрофибриллы*, построенные из белковых молекул длинные тонкие опорные нити, и *тигроидное вещество*, или *вещество Ниссля*, представляющее собой участки цитоплазмы с большим содержанием рибосом.

2. Каждый нейрон является генетической единицей. Развиваясь из эмбриональной нервной клетки (нейробласта) расположенной в нервной трубке или в ганглионарной пластинке, каждый нейрон содержит генетически запрограммированный код, определяющий специфику его строения, метаболизма и связей с соседними нейронами. Основные связи нейронов генетически запрограммированы. Однако это не исключает возможности модификации нейронных связей в процессе индивидуального развития при обучении и формировании различных навыков.

3. Каждый нейрон является функциональной единицей. Иными словами, каждый нейрон представляет собой ту элементарную структуру, которая способна воспринимать раздражение и возбуждаться, а также передавать возбуждение в форме нервного импульса соседним нейронам или иннервируемым органам и мышцам.

4. Каждый нейрон представляет собой поляризационную единицу, т. е. он проводит нервный импульс только в одном направлении. В силу этого отростки нейрона подразделяются на *дендриты*, которые проводят возбуждение к телу нейрона, и *аксон*, или *нейрит*, проводящий возбуждение от тела клетки.

5. Каждый нейрон есть рефлекторная единица. Нейрон является элементарной составной частью той или иной рефлекторной дуги, по которой осуществляется проведение импульсов в нервной системе от рецепторов, воспринимающих средовые воздействия, до эффекторных органов, участвующих в ответной реакции на эти воздействия.

6. Каждый нейрон является патологической единицей. Любая часть нервной клетки и ее отростков, отделенная путем повреждения от ее тела, погибает и подвергается распаду, или дегенерации. Хотя различные нейроны по-разному реагируют на повреждение, тем не менее, при достаточно обширном повреждении цитоплазмы или ядра любого нейрона он погибает.

4.3. Нейроглия, их строение, классификация

В нервной системе эту роль соединительной ткани выполняет глия (от греч. «глия» – клей), клетки которой образуются из общих с нейронами предшественниц на раннем этапе развития мозга. Нейроглия создает опору для нейронов, объединяет отдельные элементы нервной системы, но в то же время изолирует друг от друга разные группы нейронов, а также большую часть их аксонов. Тем самым она формирует структуру мозга. Численность клеток нейроглии превышает количество нейронов в мозгу приблизительно в 10 раз. Эти клетки отличаются друг от друга по внешнему виду и по выполняемой функции. Клетки нейроглии делят на макроглию и микроглию. К макроглии относят астроциты, олигодендроциты и шванновские клетки, эпендимоциты (рис. 58).

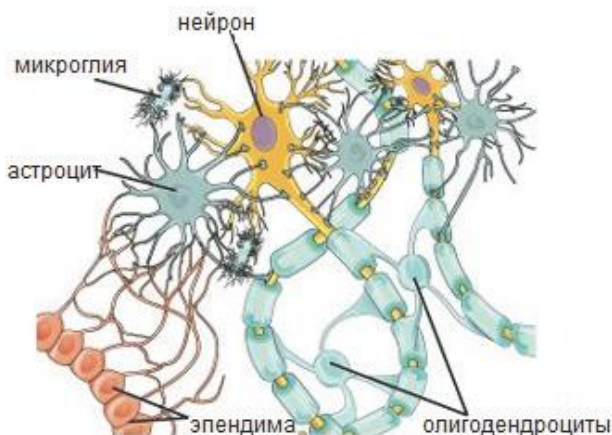


Рис. 58. Клетки нейроглии

Самыми распространенными среди клеток нейроглии являются *астроциты* (в мозолистом теле они составляют 1/4 всех клеток). Астроциты – клетки с неправильной, звездчатой формы телом и многочисленными отростками, напоминающими в совокупности форму звезды, откуда и происходит их название. По особенностям строения их отростков выделяют два типа астроцитов:

- 1) протоплазматические (короткие, но широкие и сильно ветвящиеся отростки);
- 2) волокнистые (тонкие, длинные, слабо ветвящиеся отростки).

Протоплазматические астроциты выполняют опорную и трофическую функции для нейронов. Волокнистые астроциты осуществляют опорную функцию для нейронов и их отростков, так как их длинные тонкие отростки образуют глиальные волокна. Кроме того, терминальные расширения отростков волокнистых астроцитов образуют периваскулярные (околососудистые) глиальные пограничные мембраны, являющиеся одним из структур-

ных компонентов гематоэнцефалического барьера. Эти отростки расширяются на концах, образуя так называемую астроцитарную ножку. На поверхности капилляра отростки соседних астроцитов плотно смыкаются друг с другом и практически полностью обвертывают кровеносный сосуд. Подобная изоляция сосуда является одним из способов формирования гематоэнцефалического барьера – границы между кровью и нервной тканью, закрытой для многих находящихся в крови веществ.

Другие отростки астроцита почти целиком обвертывают тела нейронов. Если нейрон возбуждается длительно, вокруг него повышается концентрация ионов калия, а это может уменьшить возбудимость соседних нейронов. Астроциты предупреждают такую возможность, поглощая излишки калия, тем самым они выполняют функцию буфера. Некоторые клетки нейроглии при этом деполяризуются, а поскольку они связаны между собой щелевыми контактами, между деполяризованными и находящимися в покое клетками возникает ток. Это, однако, не приводит к возбуждению, так как в мембране клеток нейроглии очень мало потенциалзависимых каналов для натрия или кальция. Несмотря на то, что повышение концентрации ионов калия у астроцитов изменяет некоторые их свойства, в настоящее время нет достаточных оснований считать их прямыми участниками переноса нервных импульсов.

Другие разновидности клеток макроглии: *олигодендроциты* и *шванновские* клетки похожи друг на друга по внешнему виду и по выполняемой функции. У них маленькое тело и относительно небольшие, как бы расплюснутые отростки, которые многократно обвертывают аксоны нейронов, тем самым обеспечивая им изолирующий миелиновый футляр. Миелин – это жироподобное вещество, которое выполняет роль электроизолятора. При утрате миелиновой оболочки вследствие, например, демиелинизирую-

щих заболеваний передача сигналов из одной части мозга в другую серьезно нарушается, что обычно приводит к инвалидности.

Олигодендроциты создают миелиновую изоляцию аксонов в центральной нервной системе, причем каждый олигодендроцит обслуживает, как правило, несколько аксонов. Шванновские клетки покрывают миелином волокна периферической нервной системы, причем каждая шванновская клетка занимается только одним аксоном.

Эпендимоциты формируют эпендиму – тонкую эпителиальную мембрану, выстилающую все полости мозга. Эпендима на большем своем протяжении является однослойной и состоит из клеток цилиндрической формы. В некоторых участках (III и IV желудочки мозга и соединяющий их водопровод) она может быть многослойной. Тела эпендимоцитов вытянуты, на свободном конце имеются реснички, движение которых способствует циркуляции спинномозговой жидкости. Эпендимоциты выполняют следующие функции в нервной системе:

- 1) разграничительную (образуя выстилку полостей мозга);
- 2) секреторную (участвуют в образовании и регуляции церебральной жидкости);
- 3) механическую (обеспечивают движение церебральной жидкости);
- 4) опорную (для нейронов);
- 5) барьерную (участвуют в образовании поверхностной глиальной пограничной мембраны).

В белом и сером веществе мозга рассеяны клетки *микроглии*. Они образуются из моноцитов крови. Подобно макрофагам иных тканей, клетки микроглии выполняют роль мусорщиков: они захватывают и разрушают обломки разрушающихся клеток, эта работа становится особенно заметной на фоне повреждений мозга.

Особую роль клетки нейроглии выполняют, по-видимому, во время развития мозга. Некоторые их разновидности регулируют направление перемещения нейронов в определенные регионы растущего мозга, а также направление роста аксонов. Другие клетки нейроглии, возможно, участвуют в питании нервных клеток путем регуляции кровотока, а тем самым транспорта глюкозы и кислорода.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение нейрона.
2. Назовите составные части нейрона.
3. Какие отростки имеет нейрон?
4. Назовите органеллы нейрона и их функции.
5. Как нейроны классифицируются по форме тела, количеству отростков и функции?
6. Назовите основные положения нейронной теории и ее авторов.
7. Дайте определение нейроглии.
8. Как классифицируются клетки нейроглии?
9. Назовите функции астроцитов, олигодендроцитов, эпендимоцитов и клеток микроглии.

5. Мембранные механизмы возникновения и проведения электрических сигналов

5.1. Строение и функции клеточной мембраны

Мембрана клетки представляет собой мозаику из липидов и белков (рис. 59), ее толщина 6–8 нанонетров (нм). Липиды клеточной мембраны по большей части относятся к фосфолипидам, в молекулах которых есть полярная, т. е. несущая электрический заряд, головка и два неполярных хвоста, построенных из атомов углерода и водорода. Такие молекулы плохо растворяются в воде – полярном растворителе: растворению мешают их неполярные хвосты. Поэтому в воде фосфолипиды образуют мицеллы – микроскопические капельки, внутри которых прячутся неполярные хвосты молекул, а полярные головки обращены наружу – к воде. Когда концентрация фосфолипидов высока, мицеллы соединяются друг с другом так, что образуется двойной или бимолекулярный липидный слой, внутрь которого обращены гидрофобные хвосты, а наружную поверхность представляют гидрофильные полярные головки.

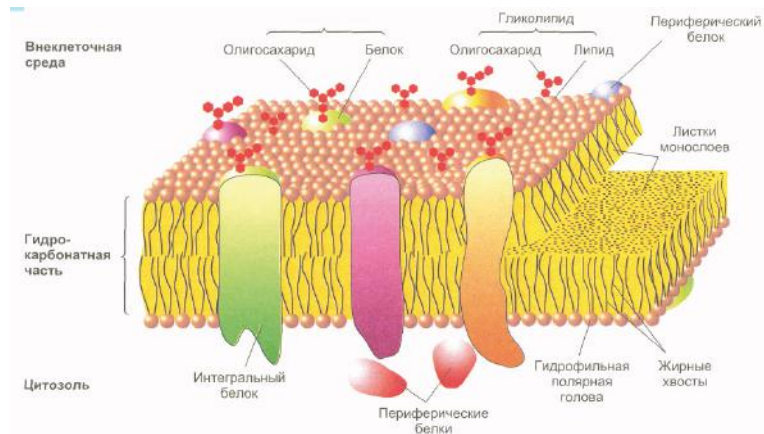


Рис. 59. Схематическая модель мембраны

Именно так и выглядит липидная основа клеточной мембраны. Кроме фосфолипидов в ней есть гликолипиды, обычно расположенные на наружной поверхности мембраны так, что выступающие углеводные части молекул образуют надмембранный слой. Еще один компонент мембраны – холестерин, напротив, находится во внутреннем слое мембраны и играет роль регулятора агрегатного состояния липидной части мембраны: плотную мембрану он разжижает, а жидкую – уплотняет. Нормальное состояние мембраны – это жидкая пленка определенной вязкости, примерно соответствующей вязкости оливкового масла. Мембраны в клетках выполняют следующие функции:

1. Организующую (создают соответствующую структуру самой клетки и ее органоидов).
2. Изолирующую (обеспечивают преграду на пути веществ, стремящихся поступить или покинуть соответствующую структуру).
3. Регулируют активность процессов, протекающих в каждом структурном образовании, передавая внешние сигналы.
4. Создают градиенты (различия) концентрации многих соединений между соответствующей структурой и окружающей средой.
5. Определяют иммунную специфичность клетки.

В бимолекулярном липидном слое находятся мембранные белки, молекулы которых зачастую свернуты наподобие клубка, образуя довольно объемную структуру – глобулу. Неполарные части белковых молекул обычно погружены вовнутрь, а полярные выступают над мембранной поверхностью как с наружной, так и с внутренней стороны. Есть и такие крупные белковые молекулы, которые пронизывают мембрану насквозь. Их принято называть интегральными белками в отличие от остальных, названных периферическими.

5.2. Ионные каналы, их строение, классификация

Эти мембранные структуры являются интегральными белками (гликопротеинами), пронизывающими липидный бислой и способными при адекватных внешних воздействиях (изменение потенциала на мембране, действие гормона или медиатора) избирательно менять проницаемость мембраны для определенных ионов (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Cl^-).

Каналам биомембран свойственна:

- избирательность для ионов (*селективность*);
- способность открываться и закрываться при различных воздействиях на мембрану (*воротная функция*).

Функционирование воротного механизма обусловлено изменениями мембранного потенциала, взаимодействием с определенными химическими веществами, специфическим фосфорилированием каналов.

Существует два вида ворот: m-ворота (активационные) и h-ворота (инактивационные) (рис. 60).

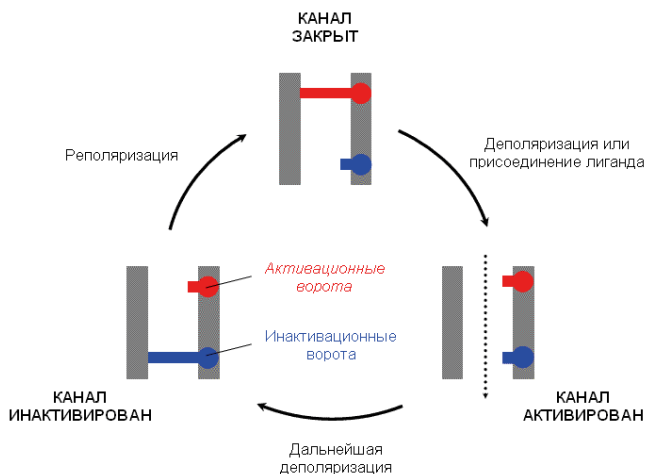


Рис. 60. Воротный механизм ионных каналов

В покое (мембрана не деполяризована) натриевый канал не пропускает ионы Na^+ , поскольку закрыты m-ворота. При деполяризации m-ворота открываются и канал активируется, т. е. начинает пропускать ионы Na^+ . Из-за этого m-ворота называют также активационными. В открытом состоянии проводимость канала в значительной степени определяется его селективным фильтром, который не пропускает анионы и гораздо более свободно пропускает ионы Na^+ , чем K^+ или Ca^{2+} .

При более длительной деполяризации закрываются h-ворота (инактивационные), расположенные у внутренней стороны мембраны, и канал инактивируется. Реполяризация до уровня потенциала покоя вновь приводит к открытию h-ворот и закрытию m-ворот. В этом состоянии канал можно вновь активировать деполяризующим стимулом.

Воротный механизм каналов управляется сенсором внешнего стимула. В зависимости от локализации *сенсора* каналы *разделяются на две группы*. К первой группе относятся каналы, *имеющие собственный сенсор* (входящий в состав макромолекулы) внешнего сигнала. Внешний стимул влияет непосредственно на макромолекулу канала. Эта группа включает два больших семейства ионных каналов: *потенциал- и лигандозависимые*.

Потенциалозависимые каналы (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Cl^- – каналы) открываются и закрываются при изменении электрического потенциала на мембране.

Лигандозависимые ионные каналы открываются при связывании с рецептором ряда биологически активных веществ, таких как ацетилхолин, глутамат, γ -аминомасляная кислота и обеспечивают быструю передачу сигналов между клетками, например в химических синапсах.

В каналах *второй группы сенсор* внешнего сигнала (рецептор первичного посредника) пространственно *разобщен с каналом*.

Это рецептор-зависимые ионные каналы, опосредованно управляемые химическими сигналами через вторичных посредников.

5.3. Механизмы трансмембранного транспорта

В транспорте веществ через мембрану принято выделять два типа – пассивный и активный транспорт (рис. 61, 62). Пассивный транспорт – перенос неэлектролитов и ионов через мембрану по градиенту химического или электрохимического потенциала (простая диффузия через липидный бислой, облегченная диффузия, осуществляемая переносчиками или по каналам в мембране).

Активный транспорт – перенос неэлектролитов и ионов против градиента химического или электрохимического потенциала – сопряжен с энергетическими затратами. Основное отличие активного транспорта от облегченной диффузии состоит в том, что одна из стадий активного транспорта энергозависима.

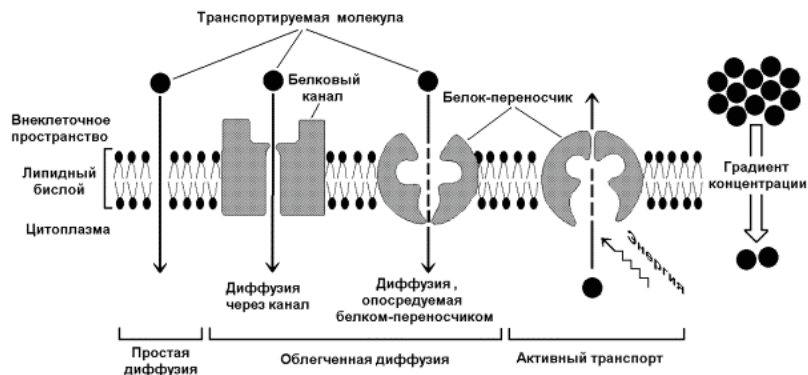


Рис. 61. Схема трансмембранного транспорта

Когда для переноса вещества используется энергия аденозинтрифосфата (АТФ) или окислительно-восстановительных реакций, транспорт называют первично-активным. Если же в качестве источника энергии используется градиент концентрации ионов, то транспорт называют вторично-активным.

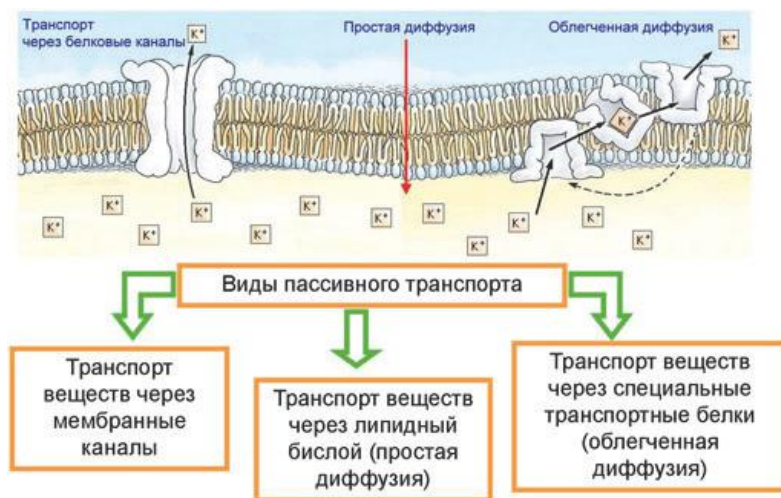


Рис. 62. Виды пассивного транспорта

5.4. Мембранный потенциал покоя

У нейронов, как и у всех исследованных клеток животных и растений, поверхностная мембрана в покое электрически поляризована, т. е. имеет разный электрический потенциал наружной и внутренней поверхностей. В создании потенциала покоя участвуют несколько видов ионных каналов (рис. 63). Величина внутриклеточного электрического потенциала у нервных клеток и волокон в покое составляет около 70 мВ. Эту величину называют мембранным потенциалом покоя (МПП). Во всех точках цитоплазмы данный потенциал практически одинаков. Природа поляризации клеточной мембраны определяется дифференцированной ионной проницаемостью. В покое практически все натриевые каналы мембраны нейрона закрыты, а большое число калиевых каналов открыто. Кроме того, в мембране находятся неспецифические каналы для ионной утечки, каждый из которых проницаем для K^+ , Na^+ и Cl^- (больше всего для K^+). Эти каналы не имеют воротных механизмов, всегда откры-

ты и почти не меняют своего состояния при электрических воздействиях на мембрану.

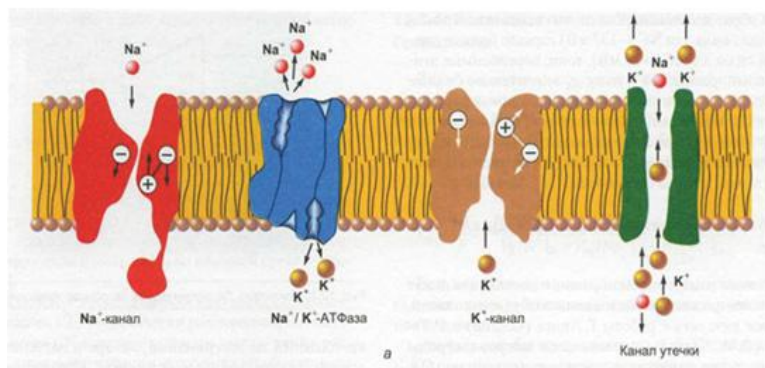


Рис. 63. Структуры мембраны, участвующие в создании потенциала покоя

Утечка ионов K^+ создает разность потенциалов между наружной средой и цитоплазмой в условиях, когда вход ионов Na^+ в клетку или выход из нее органических анионов (что могло бы компенсировать нарушения электронейтральности от потери K^+) исключены свойствами покоейшей мембраны. В этой ситуации на мембране создается двойной электрический слой (снаружи – катионы, главным образом ионы Na^+ , внутри – анионы), препятствующий дальнейшему выходу ионов K^+ .

Разность между текущим значением мембранного потенциала, (МП) и равновесным калиевым потенциалом называют электрохимическим градиентом для ионов K^+ . Электрохимический градиент – причина пассивного движения ионов K^+ через мембрану в естественных условиях. Основным фактором, ответственным за создание потенциала покоя, служит высокая проницаемость мембраны для калия (по сравнению с другими ионами):

$$P_{K^+} : P_{Na^+} : P_{Cl^-} = 1 : 0,04 : 0,14.$$

Благодаря этому калий диффундирует из клетки до тех пор, пока его выходу не будет препятствовать накопление в клетке отрицательных зарядов.

Ионный насос. Важным условием для формирования МПП является отличие ионного состава цитоплазмы от ионного состава внешней среды. Различия в этих составах постоянны и в основном сводятся к тому, что в клетке по сравнению с наружной средой меньше ионов Na^+ , больше K^+ и несравненно больше органических анионов, которые не могут проникнуть через неповрежденную мембрану наружу. Что касается катионных различий, то они являются результатом работы так называемого натрий-калиевого насоса мембраны, непрерывно откачивающего ионы Na^+ из клетки в обмен на ионы K^+ .

Роль Na^+/K^+ насоса связана с тем, что он поддерживает высокую концентрацию калия во внутриклеточной среде. Этот насос

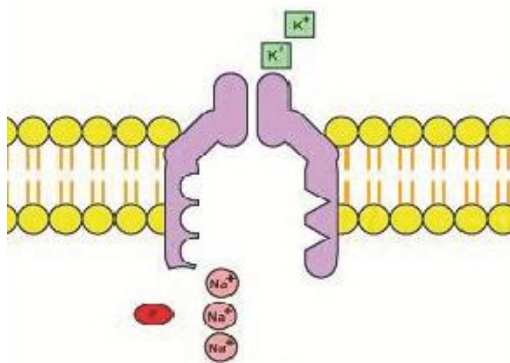


Рис. 64. Схема натрий-калиевого насоса

работает электрогенно: удаляя из клетки три иона Na^+ , он вводит в нее два иона K^+ , т. е. удаляет из клетки положительные заряды (рис. 64).

Натрий-калиевый насос работает, потребляя энергию АТФ, его основным компо-

нентом является фермент – мембранная Na , K -АТФаза. В ходе работы одна молекула АТФ расщепляется на АДФ и фосфат. В норме АТФ поступает к насосу из аксональных митохондрий.

Равновесный калиевый потенциал E_K описывается уравнением Нернста:

$$\varphi_m = -\frac{R \cdot T}{z \cdot F} \cdot \ln \frac{[K^+]_i}{[K^+]_o}.$$

Мембранный потенциал покоя (-70 мВ) близок к его E_K (-75 мВ), но не точно равен ему, так как МПП здесь формируется не только утечкой ионов K^+ , но и утечкой ионов Na^+ и Cl^- . При этом поступление Cl^- в аксон ($E_{Cl} = -70$ мВ) повышает, а Na^+ – понижает МПП ($E_{Na} = +55$ мВ). Итоговая величина E , создаваемого утечкой ионов K^+ , Na^+ и Cl^- , может быть достаточно точно рассчитана по формуле Гольдмана:

$$\varphi_m = -\frac{RT}{F} \ln \left(\frac{P_K [K^+]_i + P_{Na} [Na^+]_i + P_{Cl} [Cl^-]_o}{P_K [K^+]_o + P_{Na} [Na^+]_o + P_{Cl} [Cl^-]_i} \right).$$

5.5. Потенциал действия

При возбуждении происходит изменение электрического состояния мембраны, возникает *потенциал действия (ПД)* – кратковременное изменение мембранного потенциала покоя.

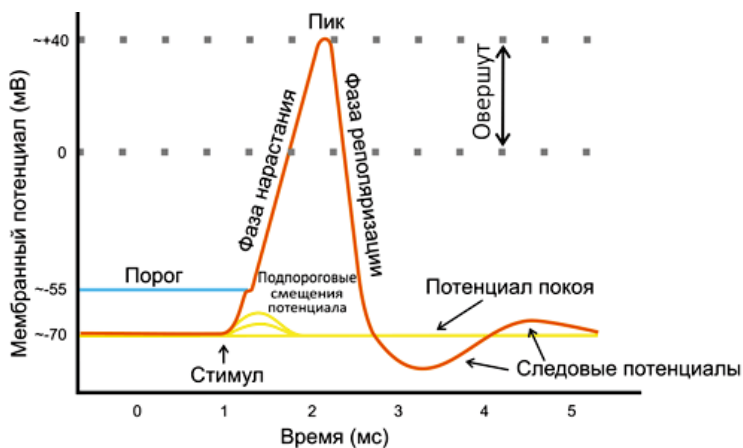


Рис. 65. Фазы потенциала действия

Под влиянием раздражителя пороговой или сверхпороговой величины проницаемость мембраны клетки для ионов натрия возрастает. Ионы натрия устремляются внутрь клетки, что приводит к уменьшению величины мембранного потенциала покоя – *деполяризация* мембраны.

Фазы потенциала действия (рис. 65):

1. *Локальный ответ* – ПД возникает лишь при определенной величине деполяризующего сдвига (критическом уровне деполяризации – КУД), например, с -65 до -55 мВ. Если деполяризация будет меньше, то потенциал действия не возникнет: такие деполяризующие сдвиги называются подпороговыми или локальным ответом.

2. *Фаза деполяризации* возникает в том случае, если сумма локальных деполяризующих сдвигов все-таки сможет деполяризовать мембрану триггерной зоны нейрона до критического уровня (порогового значения), произойдет активный и максимальный ответ клетки по правилу «все или ничего». Деполяризация до критического значения ведет к конформационным изменениям натриевых каналов и увеличению натриевой проницаемости. Плотность натриевых каналов высока и варьирует от 1 до 50 на одном квадратном микрометре, что приводит к очень быстрому (за $0,2-0,5$ мс) изменению мембранного потенциала из отрицательного (-55 мВ) до положительного (около $+30$ мВ) – пик ПД (спайк). Такая стремительная деполяризация является саморегенерирующей: чем больше входит натрий в клетку и чем больше сдвиг мембранного потенциала, тем больше открывается натриевых каналов и тогда еще больше натрия входит в клетку.

3. *Фаза реполяризации* начинается по мере приближения величины мембранного потенциала к значению равновесного натриевого потенциала (пика ПД), при этом натриевые каналы инактивируются, а калий начинает активно выходить из клетки.

4. *Следовые потенциалы* – медленное изменение мембранного потенциала относительно исходного потенциала покоя, происходящее после окончания потенциала действия и обусловленное восстановительными процессами в возбудимых структурах. Различают следовую деполяризацию – связанную с инерционностью закрытия натриевых каналов и следовую гиперполяризацию – связанную с работой электрогенного ионного насоса.

Вопросы для самоконтроля

1. Как устроена клеточная мембрана?
2. Назовите липиды и белки мембран.
3. Как устроены ионные каналы?
4. Назовите виды ионных каналов.
5. Какие механизмы трансмембранного транспорта вы знаете?
6. Дайте определение мембранного потенциала покоя.
7. Назовите механизмы поддержания мембранного потенциала покоя.
8. Дайте определение потенциала действия.
9. Назовите фазы потенциала действия и дайте их характеристику.

6. Физиология синапсов

6.1. Понятие, общий принцип строения, классификация

Синапсами называют специализированные контакты между нервными клетками или между нервными и эффекторными клетками, используемые для передачи сигналов.

Синапсы можно классифицировать:

1) по их местоположению и принадлежности к соответствующим клеткам – нервно-мышечные, нейро-нейрональные. Нейро-нейрональные в свою очередь подразделяются на аксосоматические, аксодендритические и аксоаксональные синапсы;

2) по знаку их действия – возбуждающие и тормозящие;

3) по способу передачи сигналов – электрические (в которых сигналы передаются электрическим током) и химические, в которых передатчиком, трансмиттером сигнала, или посредником, медиатором, является то или иное физиологически активное вещество. Существуют и смешанные – электрохимические – синапсы.

В структуру любого синапса входят такие компоненты, как пресинаптическая мембрана, постсинаптическая мембрана и разделяющая их синаптическая щель.

6.2. Электрический синапс, особенности строения и функционирования

Всем синапсам этого типа свойственны очень узкая синаптическая щель (около 5 нм) и очень низкое удельное сопротивление сближенных пре- и постсинаптических мембран для проходящего через них электрического тока (рис. 6б).

Это низкое сопротивление, как правило, связано с наличием поперечных каналов, пересекающих обе мембраны, т. е. идущих

из клетки в клетку (щелевой контакт). В пре- и постсинаптической мембранах щелевого контакта регулярно распределены коннексоны (специфические каналы), находящиеся точно друг против друга (комплементарно). Внутри них есть просвет, так что каждая пара расположенных по одной линии коннексонов образует канал, через который сообщаются две клетки. Диаметр каналов составляет около 1 нм. Каналы образуются белковыми молекулами (полуканалами) каждой из контактирующих мембран, которые соединяются комплементарно. Эта структура легкопроходима для электрического тока.

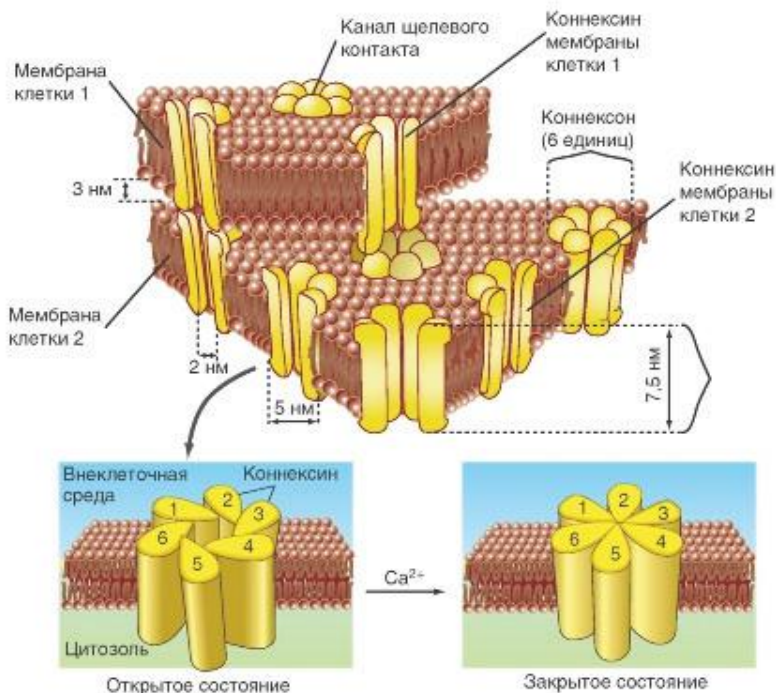


Рис. 66. Схема электрического синапса

Схема передачи возбуждения в электрическом синапсе подобна схеме проведения ПД в обычном нервном проводнике:

петля тока, порождаемого пресинаптическим ПД, раздражает постсинаптическую мембрану.

Общими свойствами возбуждающих электрических синапсов являются:

- передача сигнала двухсторонняя, так как пре- и постсинаптическая мембраны не имеют отличий в строении;
- быстрое действие (оно превосходит таковое химических синапсов);
- слабость следовых эффектов при передаче (это свойство делает электрические синапсы непригодными для интегрирования, суммации последовательных сигналов);
- отсутствие специфичности – передается исключительно электрический ток;
- высокая надежность передачи возбуждения.

Возбуждающие электрические синапсы не лишены некоторой пластичности, т. е. могут возникать при благоприятных условиях и исчезать при неблагоприятных. Например, при повреждении одной из контактирующих клеток ее электрические синапсы с другими клетками ликвидируются.

Следует отметить, что поперечные каналы объединяют клетки не только электрически, но и химически, так как они проходимы для многих низкомолекулярных метаболитов. Поэтому возбуждающие электрические синапсы с поперечными каналами формируются, как правило, между клетками (например, нейронами) одного вида специализации. Соответственно одним из важнейших свойств электрического синапса является его участие в транспорте веществ: между соседними клетками может осуществляться интенсивный диффузионный обмен гидрофильными соединениями с молекулярной массой до 1500. Через коннексоны проходят неорганические ионы (Na^+ , K^+ , Cl^- , I^- , SO_4^{2-}), сахара (мальтоза, мальтотриоза, мальтотетроза, сахароза), аминокислоты (аспарагиновая,

глутаминовая, гексоглицин), нуклеотиды (гипоксантин, аденин, уридин, тиогуанин). Многие из перечисленных веществ не способны диффундировать через наружную мембрану клеток.

6.3. Химический синапс, особенности строения и функционирования

Классическим представителем группы химических синапсов является возбуждающий нервно-мышечный синапс скелетной мускулатуры позвоночных, действующий с помощью медиатора ацетилхолина (Ах).

Химический синапс имеет более сложное строение (рис. 67).

1. **Пресинаптическое окончание** содержит большое количество пузырьков (везикул) диаметром около 50 нм, заполненных медиатором – химическим передатчиком сигнала. В состоянии покоя везикулы «заякорены» белком синапсином. В мембране пресинаптического окончания кроме натриевых и калиевых каналов имеются также кальциевые каналы, играющие важную роль в процессе высвобождения медиатора.

2. В отличие от электрических, химические синапсы имеют относительно **широкую синаптическую щель**, составляющую 20–50 нм, и высокое сопротивление синаптических мембран. В синаптической щели содержатся ферменты, расщепляющие медиатор после контакта с рецептором.

3. **На постсинаптической мембране** находятся рецепторы к медиатору (ионотропные и метаботропные).

Этапы передачи сигнала в химическом синапсе:

- пресинаптический потенциал действия (ПД) выполняет роль инициатора нейросекреторного процесса;

- при развитии ПД пресинаптической терминали в нее из среды входят ионы Ca^{2+} , способствующие освобождению везикул от белка синапсина;

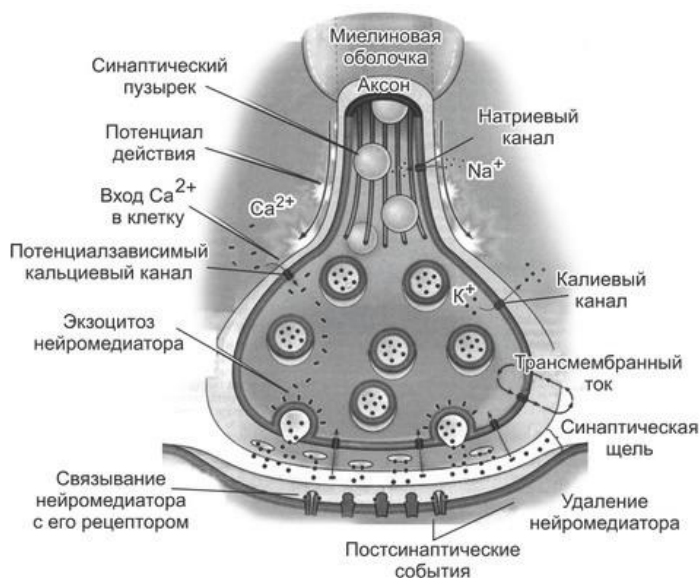


Рис. 67. Схема химического синапса

– везикулы с медиатором передвигаются к пресинаптической мембране, сливаются с ней и высвобождаются в синаптическую щель путем экзоцитоза;

– далее происходит практически синхронный выброс медиатора в синаптическую щель из 100–200 пресинаптических везикул, каждая из которых содержит порцию – квант медиатора;

– медиатор диффундирует к постсинаптической мембране, где для него существуют соответствующие рецепторы;

– при взаимодействии медиатора и рецептора в последних либо открываются проницаемые для Na^+ и K^+ ионные каналы (ионотропные рецепторы), либо сигнал передается через систему вторичных мессенджеров и активируются мембранные Na^+ и K^+ ионные каналы (метаботропные рецепторы);

– так как рецепторов и соответственно каналов много, сопротивление постсинаптической мембраны значительно снижа-

ется, что приводит к ее частичной деполяризации, т. е. к развитию возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП). Для нервно-мышечного синапса ВПСП называют потенциалом концевой пластинки (ПКП);

– потенциал концевой пластинки в свою очередь создает ток, раздражающий соседнюю с постсинаптической электровозбудимую мембрану мышечного волокна, что и порождает в ней потенциал действия.

Синаптическая задержка, т. е. время от прихода нервного импульса до развития постсинаптического ответа, в химическом синапсе составляет 0,2–0,5 мс, причем основная часть этого времени тратится на процесс секреции медиатора.

Помимо рабочих ПКП (ВПСП), инициируемых нервным импульсом, в нервно-мышечных синапсах существуют спонтанные, обычно редкие миниатюрные ПКП (ВПСП), составляющие доли милливольты и обозначаемые МПКП (МВДСП). Они отражают спонтанный выброс одиночных квантов медиатора (т. е. содержимого одиночных везикул, что составляет около 104 молекул медиатора) и реакцию на них постсинаптической мембраны.

Таким образом, возбуждающие химические синапсы:

1) передают сигнал всегда односторонне от пресинаптической мембраны к постсинаптической;

2) передают сигнал относительно медленно;

3) имеют достаточно высокую надежность передачи, которая, однако, резко падает при некоторых изменениях в межклеточной среде, особенно при снижении Ca^{2+} ;

4) имеют высокую специфичность действия, что обусловлено наличием медиатора;

5) обнаруживают значительные следовые процессы, что делает их способными суммировать (интегрировать) последовательные сигналы.

6.4. Медиаторы и рецепторы синапсов ЦНС

Все известные *медиаторы* составляют довольно разнородную группу веществ. Это моноамины: ацетилхолин, дофамин, норадреналин, серотонин, гистамин; аминокислоты: ГАМК, глутамат (глутаминовая кислота), глицин, таурин и др. К медиаторам относится хорошо известное макроэргическое вещество – АТФ (аденозинтрифосфат). И, наконец, большая группа веществ – нейропептидов, – по-видимому, также может быть отнесена к медиаторам (хотя некоторые из них играют скорее роль гормонов, «модуляторов» синаптической передачи, действующих через кровоток). Это вещество (субстанция) Р, метэнкефалин, лейэнкефалин, эндорфины, нейротензин, АКТГ (кортикотропин), ангиотензин, окситоцин, вазопрессин, вазоактивный интес-тинальный пептид, соматостатин, тиролиберин, бомбезин, холецистокининоподобный пептид, карнозин.

В мозге позвоночных некоторые из этих пептидов участвуют в передаче информации о потребности организма в питье (ангиотензин), субстанция Р играет роль медиатора, который используется в синапсах нейронов, передающих сигналы боли, а эндорфины и энкефалины – в синапсах нейронов, осуществляющих блокирование болевых импульсов.

Низкомолекулярные медиаторы синтезируются в пресинаптических нейронах и накапливаются в их везикулах. Синтез медиаторов происходит из соответствующих предшественников в теле нейронов и требует энергии. Готовые везикулы с помощью быстрого антероградного аксонального транспорта перемещаются к нервным окончаниям. Однако в некоторых случаях (например, в нервно-мышечных синапсах) синтез Ах и его упаковка в везикулы проходит частично в самих нервных окончаниях.

Образование пептидов-медиаторов (модуляторов) происходит более сложным путем: сначала в пресинаптической

клетке синтезируется полипептид – прогормон; затем из него через стадию гормона путем последовательного укорочения цепи аминокислот образуется активный пептид.

Если нейрон использует классический медиатор, то только один, например ацетилхолин. Это называют «принципом Дейла». На неклассические медиаторы (АТФ, пептиды и др.) этот принцип не распространяется. Один нейрон может одновременно вырабатывать ацетилхолин и пептид, норадреналин и АТФ и т. п.

Представление о рецепторах сформулировал еще в конце XIX в. знаменитый германский ученый Пауль Эрлих: «Химические субстанции влияют только на те элементы ткани, с которыми они могут связаться. Эта связь должна быть специфичной, т. е. химические группы должны соответствовать друг другу, как ключ и замок».

Рецепторы представляют собой надмолекулярные образования, состоящие из белков, а также гликолипидных компонентов. Они способны под действием медиатора либо непосредственно изменять потоки ионов через мембрану, либо индуцировать образование вторичных мессенджеров, которые в свою очередь меняют ряд свойств нейрона. Несмотря на огромное разнообразие клеточных рецепторов на мембране нейрона, их можно подразделять на два основных класса, которые различаются по механизмам действия и скорости проведения сигналов. Существуют быстродействующие ионотропные и медленнодействующие метаботропные рецепторы (рис. 68), скорость действия первых составляет миллисекунды, в то время как у последних они находятся в секундно-минутном диапазоне. Время передачи сигналов в нейрорецепторах определяется структурной организацией рецепторных компонентов.

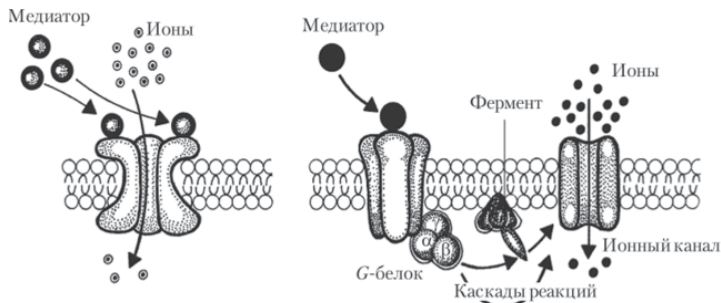


Рис. 68. Схема ионотропного и метаботропного рецепторов

Ионотропные рецепторы — это трансмембранные белки, которые одновременно являются рецепторами (способны связывать медиатор) и каналами (способны образовывать трансмембранный ионный канал). Ионотропные рецепторы формируют ионные каналы сразу после связывания молекул медиатора. Каналы обладают избирательностью и способны пропускать преимущественно какой-то один тип ионов (Na^+ , K^+ , Ca^{2+}).

Метаботропные рецепторы не имеют канала, но они связаны с вторичным посредником — G-белком внутри клетки, что позволяет передавать сигналы. Это трансмембранные белки, которые при связывании с медиатором воздействуют на сцепленные с ними со стороны цитоплазмы G-белки (ГТФ-связывающие белки). Это приводит к активации G-белков, их диссоциации на субъединицы и отсоединению субъединиц от белка-рецептора. Активированные субъединицы G-белков способны перемещаться внутри мембраны и в цитоплазме, активируя встроенные в мембрану ферменты — аденилатциклазу, фосфолипазу C и др. Такая активация приводит к изменению концентрации вторичных посредников: цАМФ, катионов Ca^{2+} и других регулирующих работу ионных каналов.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте понятие синапса, его основных структур.
2. Представьте классификацию синапсов.
3. Назовите особенности строения и функционирования электрического синапсов.
4. Назовите особенности строения и функционирования химического синапса.
5. Дайте определение понятия медиатора, назовите основные медиаторы в ЦНС.
6. Дайте определение рецептора, назовите классы рецепторов по способу управления ионными каналами.

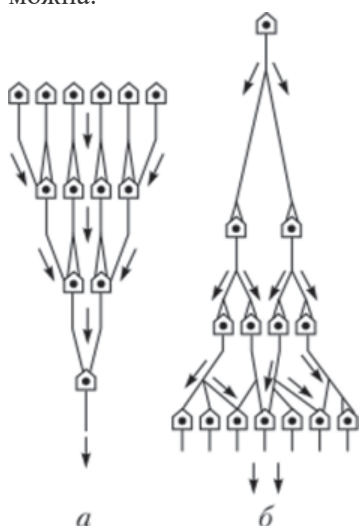
7. Принципы передачи информации в ЦНС

7.1. Иррадиация и конвергенция

Клетки ЦНС имеют многочисленные связи друг с другом, поэтому нервная система человека может быть представлена как система нейронных сетей, передающих возбуждение и формирующих торможение. Процесс распространения возбуждения от одного нейрона на другие называется иррадиацией или дивергентным принципом распространения возбуждения.

Различают два вида иррадиации возбуждения:

- направленная или системная иррадиация, когда возбуждение распространяется по определенной системе нейронов и формирует координированную приспособительную деятельность организма;
- диффузная иррадиация, хаотичное распространение возбуждения, при котором координированная деятельность невозможна.



К одному нейрону может сходиться возбуждение от различных источников. Эта способность получила название конвергенции возбуждений (рис. 69).

Конвергенция – схождение различных путей проведения нейронных импульсов к одной и той же нервной клетке. Конвергенция более характерна для нервных центров эфферентных отделов.

Рис. 69. Схема а) дивергенции
и б) конвергенции

7.2. Торможение, понятие, классификация

Торможение – активный нервный процесс, результатом которого является прекращение или ослабление возбуждения. Тонкий анализ тормозных явлений в ЦНС позволил выделить две разновидности торможения по локализации в синапсе: постсинаптическое и пресинаптическое (рис. 70).

Кроме того, по нейрональной организации выделяют еще несколько видов торможения: поступательное, латеральное, возвратное и реципрокное.

Существует особый вариант торможения, который называют *пресинаптическим*. Этим термином условно называют снижение или выключение активности данной клетки за счет синаптического торможения оканчивающейся на ней возбуждающей терминали. Такое развивается в *аксо-аксональных* тормозящих синапсах.

В этих синапсах торможение определяется действием ГАМК (гамма-аминомасляной кислоты), открывающей хлорные каналы двигательной терминали. Это шунтирует (закрывает) ее натриевые каналы и тем самым снижает амплитуду пресинаптического потенциала действия. В результате синаптическая передача двигательного импульса ослабляется или исключается. При одиночном импульсе тормозного аксона длительность пресинаптического торможения составляет 6–7 мс. Пресинаптическое торможение предупреждает или заранее исключает развитие постсинаптического возбуждения, но оно не может повлиять на уже развившееся постсинаптическое возбуждение, причем при пресинаптическом торможении в постсинаптической клетке не обнаруживается ни ТПСР, ни изменений электровозбудимости.

Существуют данные о том, что при пресинаптическом торможении в среде вокруг тормозимой терминали растет концентрация ионов K^+ , они могут выбрасываться из самой терминали, мотонейрона и других близлежащих клеток. Рост наружной

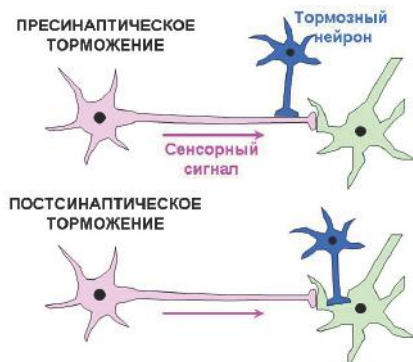


Рис. 70. Схема пресинаптического и постсинаптического торможения

концентрации K^+ снижает мембранный потенциал терминали и ослабляет ее потенциал действия. Пресинаптическое торможение представлено в различных отделах ЦНС позвоночных и беспозвоночных.

Механизм постсинаптического торможения. Развивается на постсинапти-

ческой мембране, возбудимость клетки от ТПСП (тормозного постсинаптического потенциала) уменьшается, потому что увеличивается порог возбуждения, так как критический уровень деполяризации (КУД) остается на прежнем уровне, а мембранный потенциал возрастает.

ТПСП возникает под влиянием:

- аминокислоты глицина;
- ГАМК – гамма-аминомасляной кислоты.

1. Глицин, действуя на ионотропный рецептор постсинаптической мембраны, увеличивает ее проницаемость для хлора, при этом хлор поступает в клетку согласно концентрационному градиенту, в результате чего развивается гиперполяризация. В бесхлорной среде тормозная роль глицина не проявляется. Ареактивность нейрона к возбуждающим импульсам является следствием алгебраической суммы ТПСП и ВПСП, в связи с чем в зоне аксонного холмика не происходит выведения мембранного потенциала на критический уровень.

2. При действии ГАМК на постсинаптическую мембрану ТПСП развивается в результате входа хлора в клетку или выхода калия из клетки.

Имеются ГАМК-рецепторы двух видов: ГАМК₁ и ГАМК₂. Активация ГАМК₁-рецепторов ведет к непосредственному повышению проницаемости клеточной мембраны для хлора. Активация ГАМК₂-рецепторов реализуется с помощью вторых посредников (цАМФ), при этом повышается проницаемость для K⁺ и понижается для Ca²⁺.

В ряде случаев ТПСР могут возникать и вследствие уменьшения проницаемости мембраны для Na⁺, что также сопровождается гиперполяризацией клеточной мембраны, особенно если проницаемость для K⁺ и Cl⁻ сохраняется прежней. Такого рода ТПСР были зарегистрированы в нейронах симпатических ганглиев.

7.3 Торможение по нейрональной организации: поступательное, латеральное, возвратное, параллельное, реципрокное

Рассмотрим основные виды торможения нервных клеток (рис. 71).

Поступательное торможение – торможение, которое развивается на пути передающегося возбуждения вследствие наличия вставочного тормозного нейрона.

Латеральное торможение. Тормозные вставочные нейроны соединены таким образом, что они активируются импульсами от возбужденного центра и влияют на соседние клетки с такими же функциями. В результате в этих соседних клетках развивается очень глубокое торможение. Торможение такого типа называется латеральным, потому что образующаяся зона торможения находится «сбоку» по отношению к возбужденному нейрону и инициируется им. Латеральное торможение играет особенно важную роль в афферентных системах, может образовать тормозную зону, которая окружает возбуждающие нейроны.

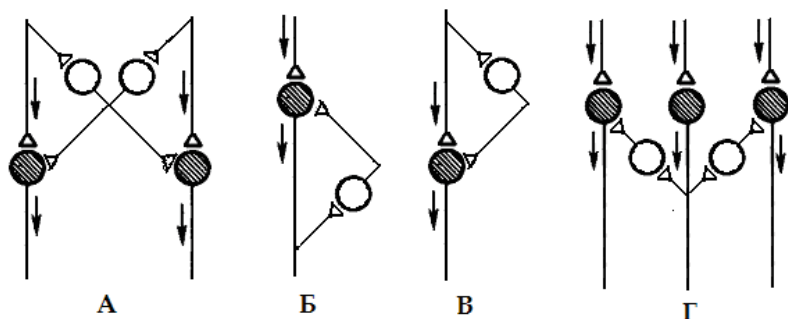


Рис. 71. Разновидности постсинаптического торможения:
 А – реципрокное, Б – возвратное, В – параллельное, Г – латеральное.
 Темные нейроны – возбуждающие, светлые – тормозные

Возвратное торможение – торможение, при котором тормозные вставочные нейроны действуют на те же самые нервные клетки, которые их активируют. В этом случае развивающееся торможение бывает тем глубже, чем сильнее было предшествующее возбуждение. Типичным примером возвратного постсинаптического торможения является торможение в мотонейронах спинного мозга. Мотонейроны посылают коллатерали к тормозным вставочным нейронам, аксоны которых в свою очередь образуют синапсы на тех же мотонейронах, которые возбуждают тормозную клетку Реншоу. Такая тормозная цепь называется торможением Реншоу – в честь ученого, который ее открыл, а тормозные вставочные нейроны в этой цепи – клетками Реншоу. Это торможение в центрах мышц-сгибателей и разгибателей обеспечивает, например, поочередное сокращение и расслабление скелетной мышцы, что необходимо при ходьбе и беге. Сама клетка Реншоу возбуждается под влиянием ацетилхолина с помощью Н-холинорецептора.

Параллельное торможение играет сходную с возвратным роль, но в этом случае возбуждение блокирует само себя, посы-

лая тормозной сигнал на нейрон, который одновременно и активирует.

Реципрокное торможение вызывает угнетение центра-антагониста. Например, при раздражении кожных рецепторов возникает защитный сгибательный рефлекс: центр сгибания возбужден, а центр разгибания заторможен. В этом случае возбуждающие импульсы поступают к центр мышцы-сгибателя, а через тормозную клетку Реншоу – к центру мышцы-антагониста – разгибателю, что предотвращает ее сокращение. Если бы возбуждались одновременно центры мышц сгибателей и разгибателей, сгибание конечности в суставе было бы невозможным.

7.4. Интегративные уровни функционирования ЦНС

Можно выделить **четыре основных уровня ЦНС**, каждый из которых вносит свой вклад в обеспечение интегративных процессов.

Первый уровень – нейрон. Благодаря множеству возбуждающих и тормозящих синапсов на нейроне он превратился в ходе эволюции в решающее устройство. Взаимодействие возбуждающих и тормозящих входов, взаимодействие синаптических нейрорхимических процессов в конечном итоге определяют, возникнет ли та или иная последовательность ПД на выходе нейрона или нет, т. е. будет ли дана команда другому нейрону, рабочему органу или нет.

Второй уровень – нейрональный ансамбль (модуль), обладающий качественно новыми свойствами, отсутствующими у отдельных нейронов, позволяющими ему включаться в различные более сложные разновидности реакций ЦНС.

Третий уровень – нервный центр. Благодаря наличию множественных прямых, обратных, реципрокных связей в ЦНС, наличию прямых и обратных связей с периферическими органами

нервные центры часто выступают как автономные командные устройства, реализующие управление тем или иным процессом на периферии в составе саморегулирующейся, самовосстанавливающейся, самовоспроизводящейся системы – организма.

Четвертый уровень – высший уровень интеграции, объединяющий все центры регуляции в единую регулируемую систему, а отдельные органы и системы – в единую физиологическую систему – организм. Это достигается взаимодействием главных систем ЦНС – лимбической, ретикулярной формации, подкорковых образований и неокортекса, как высшего отдела ЦНС, организующего поведенческие реакции и их вегетативное обеспечение.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие различают виды передачи возбуждения?
2. Дайте определения процесса торможения.
3. Какие виды торможения различают по локализации в синапсе?
4. В каких случаях реализуется пресинаптическое торможение?
5. Какие медиаторы реализуют механизм постсинаптического торможения?
6. Какие виды торможения различают по нейрональной организации?
7. Какие четыре уровня ЦНС обеспечивают интеграцию регуляторных процессов?

8. Физиология мышц

8.1. Классификация мышц

В организме существует три вида мышечной ткани: скелетная, сердечная, гладкая.

Скелетные мышцы называются также произвольными, поскольку их сокращением и расслаблением можно сознательно управлять, хотя частичное сокращение, обеспечивающее мышечный тонус, регулируется без участия сознания. При исследовании этих мышц под световым микроскопом видна регулярная поперечная исчерченность, вследствие чего мышцы получили название поперечно-полосатых. Управление этих мышц осуществляют мотонейроны, входящие в соматическую нервную систему.

Волокна сердечной мышцы тоже исчерчены поперечно, однако эта мышца не контролируется волей, а также имеет ряд морфологических и функциональных отличий от скелетных мышц. Активность сердечной мышцы модулируется симпатическими и парасимпатическими нервами, относящимися к автономной нервной системе.

В гладких мышцах, расположенных в стенках крупных кровеносных сосудов и полых внутренних органов, нет поперечной исчерченности. Они почти не подчиняются сознательному контролю и управляются автономной нервной системой.

8.2. Скелетные мышцы, их строение, функции, механизм мышечного сокращения

Взаимодействие человека с внешней средой не может осуществляться без сокращений его мышц как для выполнения простейших движений, так и для осуществления сложных двигательных актов. Скелетные мышцы преобразуют химическую энергию в механическую и тепловую.

Мышечные волокна скелетной мышцы обладают *возбудимостью, проводимостью и сократимостью*.

Мышечные волокна имеют диаметр от 10 до 100 мкм и длину от 5 до 400 мм (в зависимости от длины мышцы). В каждом мышечном волокне содержится до 1000 и более сократительных элементов *миофибрилл*, толщиной 1–3 мкм.

Каждая миофибрилла состоит из множества *миофиламентов* – нитей белка *миозина* и белка *актина* (рис. 72, 73). Кроме того, в состав нитей актина входят белки – *тропонин* и *тропомиозин*, которые необходимы для развития процессов сокращения и расслабления мышцы. Расположение миозиновых и актиновых белковых нитей в саркомере строго упорядочено. Нити миозина (диаметр ~ 10 нм) лежат в середине саркомера и выглядят в световом микроскопе как темная полоска.

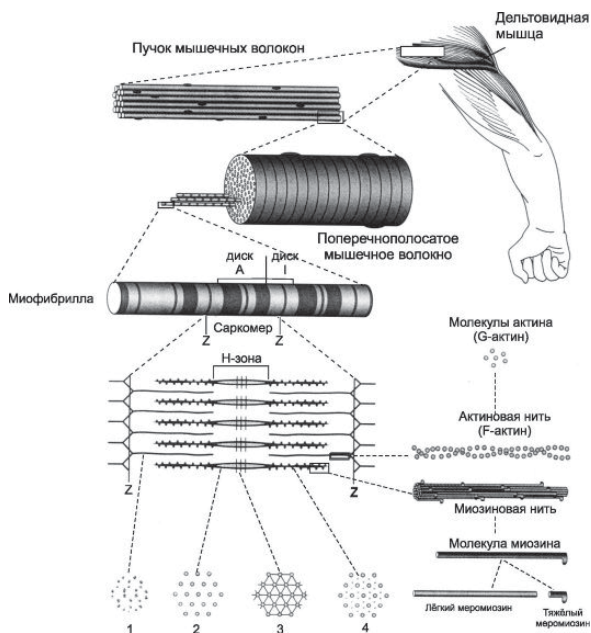


Рис. 71. Схема строения мышечного волокна

Она называется А-дисксом благодаря свойству двойного лучепреломления в поляризованном свете (т. е. анизотропии). По обе стороны от А-диска лежат только тонкие нити актина (диаметр ~ 5 нм) или изотропные I-диски, поэтому участки выглядят светлыми. Они тянутся до Z-пластин, прикрепляясь, как щетинки к щетке. Участок миофибриллы между двумя Z-пластинами называется *саркомером*. Светлые и темные полосы миофибрилл придают им *поперечно-полосатую исчерченность*. В расслабленной мышце в средней части А-диска имеется менее плотная Н-зона, состоящая только из толстых миофиламентов. Н-зона не просматривается в сокращенной мышце. По середине I-диска проходит темная полоса – это Z-линия.

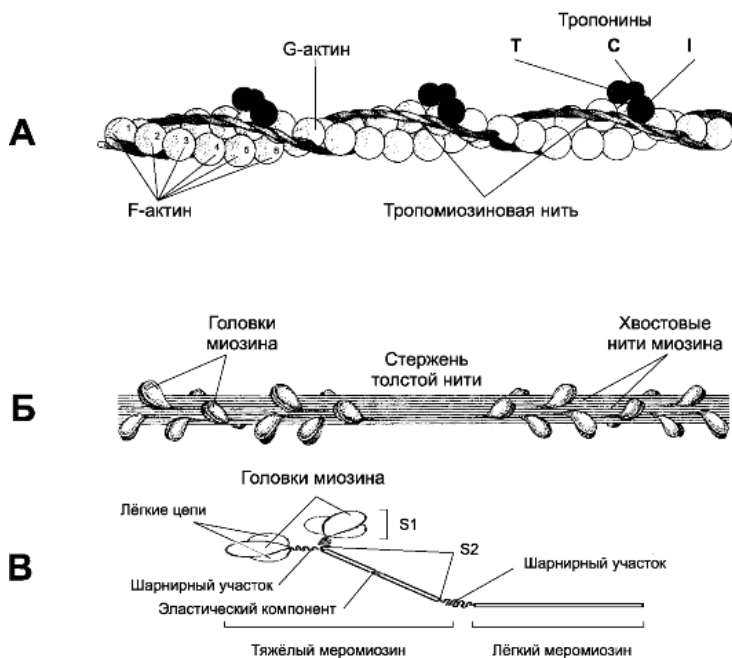


Рис. 73. Строение миофибрилл

Особенностью поперечно-полосатых мышечных клеток является наличие хорошо выраженного саркоплазматического ретикулума (рис. 74). Поверхностная мембрана мышечной клетки имеет впячивания внутрь, образующие систему поперечных трубочек (Т-система). К противоположным сторонам поперечной трубочки примыкают боковые цистерны ретикулума.

Две терминальные цистерны ретикулума вместе с трубочкой образуют триаду.

Передача возбуждения в нервно-мышечном синапсе.

Временная последовательность фаз потенциала действия, освобождения ионов Ca^{2+} и развития сокращения мышцы называется электромеханическим сопряжением. Нервный импульс достигает концевой веточки аксона и вызывает выделение медиатора ацетилхолина в синаптическую щель. Медиатор диффундирует к постсинаптической мембране и образует на ней комплекс с холинорецептором. В результате деполяризуется постсинаптическая мембрана, возникает локальный электрический потенциал или потенциал концевой пластинки и генерируется потенциал действия мышечного волокна.

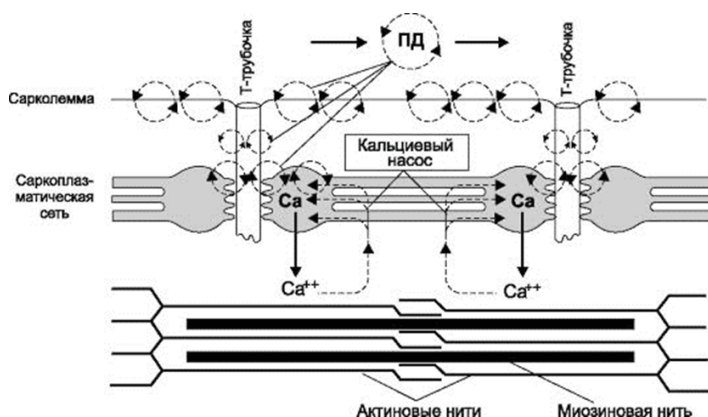


Рис. 74. Схема передачи возбуждения в скелетной мышце

В зоне триады нервные импульсы, распространяющиеся по поперечным трубочкам вглубь мышечного волокна, запускают процесс выхода ионов кальция из цистерн саркоплазматического ретикулума. Рост концентрации ионов Ca^{2+} в саркоплазме приводит к развитию сокращения мышцы. Мембрана саркоплазматического ретикулума содержит работающий за счет энергии АТФ кальциевый насос, который осуществляет активный транспорт Ca^{2+} из миоплазмы в продольные трубочки после сокращения мышцы.

Механизмы сокращения мышечного волокна (теория скользящих нитей Хаксли и Хансон). В покое мышечные волокна находятся в расслабленном состоянии. Концентрация ионов Ca^{2+} в межмиофибриллярном пространстве меньше 10^{-8} М. Белок тропомиозин блокирует участки белка актина, способные взаимодействовать с поперечными мостиками миозина.

При возбуждении мышечного волокна потенциал действия, возникающий в области концевой пластинки, распространяется по Т-системе вглубь волокна, вызывает деполяризацию мембран цистерн саркоплазматического ретикулума и освобождает из них ионы Ca^{2+} . Ионы кальция при их концентрации в межфибриллярном пространстве 10^{-6} М запускают процесс сокращения. Под влиянием ионов Ca^{2+} молекула тропонина изменяет свою конформацию и выталкивает тропомиозин в желобок между двумя нитями актина, освобождая участки для прикрепления миозиновых поперечных мостиков к актину

Фермент миозиновая АТФаза гидролизует АТФ, расположенный на головке миозина, что обеспечивает энергией поперечные мостики (рис. 75). Молекула АДФ и неорганический фосфат, освобождающиеся при гидролизе АТФ, используются для последующего ресинтеза АТФ. На миозиновом поперечном мостике

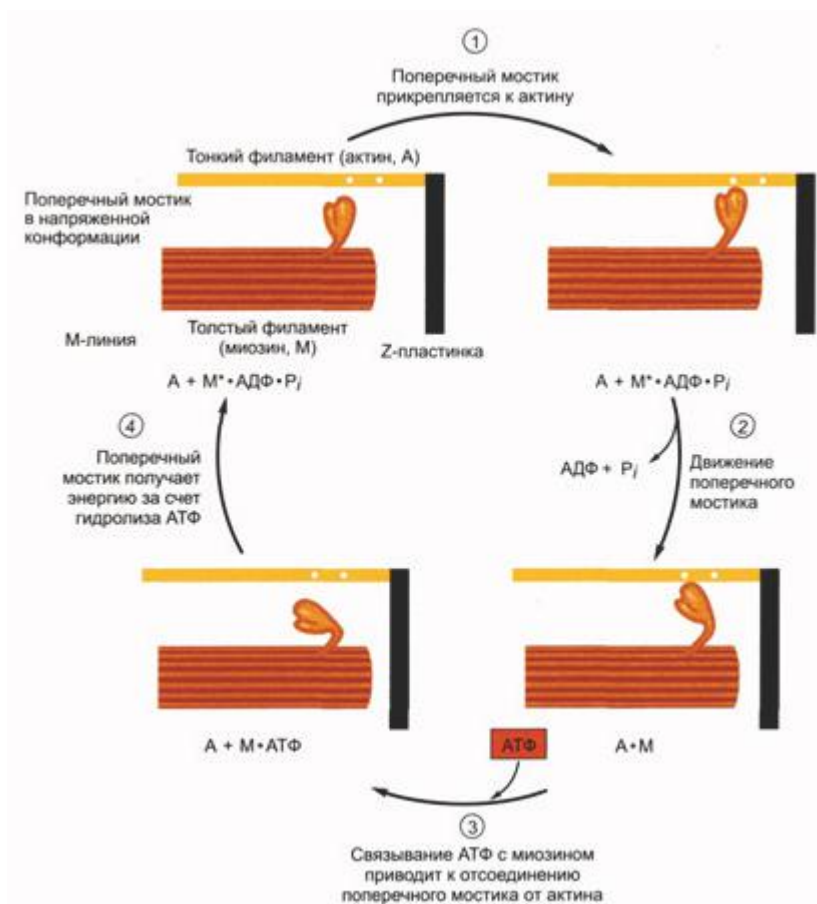


Рис. 75. Химические и механические события во время прикрепления поперечных мостиков

образуется новая молекула АТФ. При этом происходит разъединение поперечного мостика с нитью актина. Повторное прикрепление и отсоединение мостиков продолжается до тех пор, пока концентрация ионов Ca^{2+} внутри миофибрилл не снизится до подпороговой величины, т. е. 10^{-8} М. Мостики совершают движение к центру саркомера по направлению к местам прикрепле-

ния на нитях актина. Все мостики не замыкаются одновременно; одни мостики прикреплены к комплементарным центрам актина, а другие продолжают «искать» место для прикрепления.

Таким образом, при сокращении изменение длины саркомера является результатом продольного *смещения (скольжения)* нитей актина и миозина. Длина самих миофибрилл при этом не изменяется.

Сокращение и расслабление мышцы – это нарастание и последующий спад числа замкнутых мостиков, совершающих циклические движения. Каждый цикл *замыкание-размыкание* одного мостика связан с гидролизом 1 молекулы АТФ.

8.3. Типы и режимы мышечных сокращений, двигательные единицы, энергетика мышц

Режим мышечных сокращений зависит от частоты импульсации мотонейронов. Механический ответ мышечного волокна или отдельной мышцы на одно раздражение называется *одиночным сокращением* (рис. 76). Одиночное сокращение имеет фазу развития *напряжения* или укорочения и фазу удлинения или *расслабления*. Однако фаза укорочения всегда меньше по времени, чем фаза расслабления.

В режиме одиночного сокращения скелетная мышца работает только в том случае, когда интервал между последовательными разрядами мотонейронов равен или превышает время одиночного сокращения. В режиме одиночного сокращения мышца способна работать длительное время без развития утомления.

Суммированные сокращения

Гладкий тетанус – это длительное напряжение двигательной единицы или мышцы, которое возникает, если разряды мотонейронов возбуждают мышечное волокно до начала фазы расслабления, т. е. в фазу напряжения (рис. 77). Поэтому механические

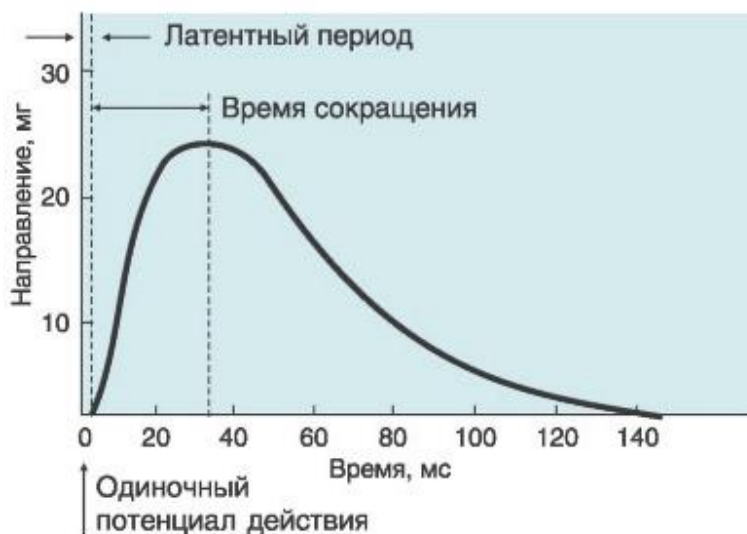


Рис. 76. Одиночное сокращение: латентный период; фаза укорочения; фаза расслабления

эффекты каждого предыдущего сокращения суммируются с последующим и достигают какого-то максимального напряжения.



Рис. 77. Суммированное сокращение

Гладкий тетанус быстрой глазодвигательной мышцы проявляется при частотах более 200 имп./с, у медленной камбаловид-

ной мышцы – при частоте около 30 имп./с. При гладком тетанусе развиваемое напряжение в 2–4 раза больше, чем при одиночном сокращении.

Зубчатый тетанус – это чередование фаз полного напряжения с фазами неполного расслабления двигательной единицы, если последняя возбуждается последовательными разрядами мотонейрона в фазу неполного расслабления.

При возбуждении в целой мышце развиваются напряжение и укорочение. *По величине укорочения различают три типа мышечного сокращения.*

1. *Изотоническое* – волокна мышцы укорачиваются без изменения их напряжения (постоянная внешняя нагрузка). В реальных движениях изотоническое сокращение практически отсутствует.

2. *Изометрическое* – мышца развивает напряжение без изменения своей длины. Изометрическое сокращение лежит в основе статической работы.

3. *Ауксотоническое* или *анизотоническое* – мышца развивает напряжение и укорачивается. Изотонический и анизотонический типы сокращения лежат в основе *динамической работы* локомоторного аппарата человека. Если внешняя нагрузка меньше, чем развиваемое напряжение, то мышца укорачивается и совершается движение (*концентрический тип сокращения*). При чрезмерной внешней нагрузке мышца, напрягаясь, все же растягивается (удлиняется), совершая отрицательную (уступающую) работу – *эксцентрический тип сокращения*.

Двигательные единицы и их типы

По морфофункциональным свойствам двигательные единицы делятся на три типа (рис. 78):

Медленные оксидативные, неустоляемые двигательные единицы (тип I). Они иннервируются мелкими мотонейронами

с низким порогом активации и с низкой скоростью проведения возбуждения по аксону. Аксоны мотонейронов разветвляются на небольшое число концевых веточек и иннервируют небольшую группу мышечных волокон. Их мотонейроны активируются при малых мышечных усилиях и способны генерировать сравнительно низкую частоту разрядов (6–10 имп./с) в течение десятков минут. Мышечные волокна медленных двигательных единиц развивают небольшую силу при сокращении, так как в них мало миофибрилл. Низкая активность миозин-АТФазы, невысокая скорость выхода ионов кальция из саркоплазматического ретикула и его связывания с тропонином являются основными причинами их меньшей по сравнению с быстрыми волокнами скорости сокращения. Мышечные волокна медленных двигательных единиц малоутомляемы, выносливы и способны выполнять работу умеренной мощности длительное время без утомления благодаря хорошо развитой капиллярной сети и достаточному количеству поступающего к ним O_2 . В их цитоплазме много митохондрий и высока активность окислительных ферментов.

Быстрые гликолитические, легко утомляемые двигательные единицы (тип II-B). Они иннервируются крупными мотонейронами, толстые аксоны которых разветвляются на большое число концевых веточек, иннервирующих соответственно большую группу мышечных волокон. Их мотонейроны обладают высоким порогом возбуждения, а их аксоны – большой скоростью проведения нервных импульсов. Частота разрядов мотонейронов возрастает с ростом силы сокращения, достигая при максимальных напряжениях мышцы 25–50 имп./с. Эти мотонейроны не способны длительно поддерживать устойчивую частоту разрядов и легко утомляются. Мышечные волокна быстрых двигательных единиц приспособлены для выполнения кратковременной и мощной работы, так как богаты миофибриллами. Благодаря

высокой активности миозиновой АТФазы, в них выше скорость сокращения. Эти волокна содержат много гликолитических ферментов, мало митохондрий и миоглобина, окружены небольшим количеством капилляров.

Быстрые оксидативные, устойчивые к утомлению двигательные единицы (тип II-A), занимающие промежуточное положение между первыми двумя типами. Они включают сильные, быстро сокращающиеся волокна, обладающие большой аэробной выносливостью благодаря использованию энергии как аэробных, так и анаэробных процессов.

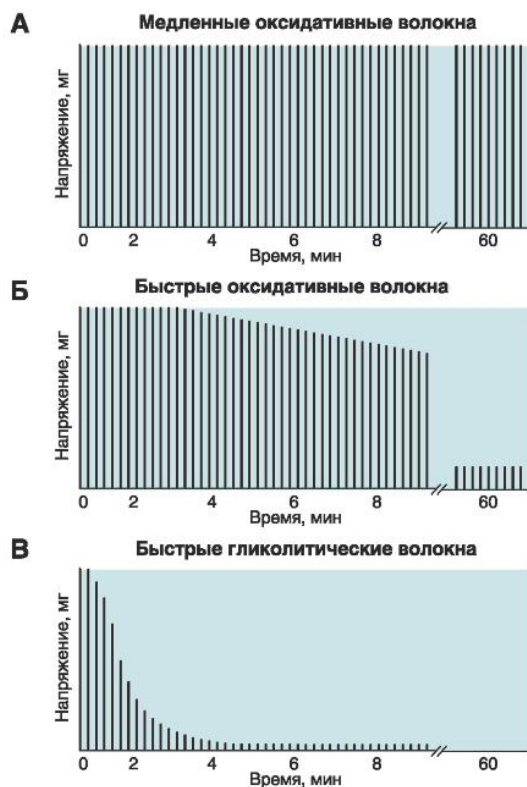


Рис. 78. Типы двигательных единиц

Соотношение числа медленных и быстрых двигательных единиц в одной мышце определено генетически, но значительно варьирует. Например, в четырехглавой мышце бедра человека доля медленных волокон может составлять от 40 до 98 %. Если в мышце больше медленных волокон, то она приспособлена к работе на выносливость, а если выше доля быстрых волокон, то мышца развивает большую скорость и силу сокращения.

Регуляция силы сокращения мышц — осуществляется числом активных двигательных единиц, синхронизацией их активности во времени и частотой разрядов их мотонейронов.

1. *Регуляция числа активных двигательных единиц.* Мышца при большем числе активных двигательных единиц развивает большее напряжение. Центральные механизмы регуляции произвольных движений последовательно включают в работу мотонейроны сначала медленных, а затем быстрых двигательных единиц. И, наконец, при силе сокращения более 25 % от *максимальной произвольной силы* активируются быстрые, легко утомляемые мышечные волокна, иннервируемые мотонейронами с самым высоким порогом возбуждения.

2. *Регуляция частоты импульсации мотонейронов.* Двигательная единица развивает большую силу сокращения при большей (до определенного предела) частоте возбуждающих импульсов. В диапазоне от 0 до 50 % максимальной произвольной силы у человека активируется большая часть двигательных единиц. Следовательно, при увеличении силы сокращения более 50 % от максимальной произвольной силы основное значение принадлежит росту частоты импульсации двигательных нейронов.

3. *Синхронизация активности различных двигательных единиц во времени* способствует развитию мышц большей силы. При небольшом напряжении двигательные единицы ра-

ботают несинхронно. Совпадение во времени импульсов мотонейронов различных двигательных единиц называется синхронизацией.

8.4. Гладкие мышцы, особенности строения и функционирования

Гладкое мышечное волокно – это веретеновидная клетка диаметром от 2 до 10 мкм. В соответствии с электрическими характеристиками плазматической мембраны большинство гладких мышц можно отнести к одному из двух типов (рис. 79): унитарные гладкие мышцы с волокнами, связанными в единое целое, клетки которых взаимодействуют через щелевые контакты, и мультиунитарные гладкие мышцы с индивидуальной иннервацией волокон.

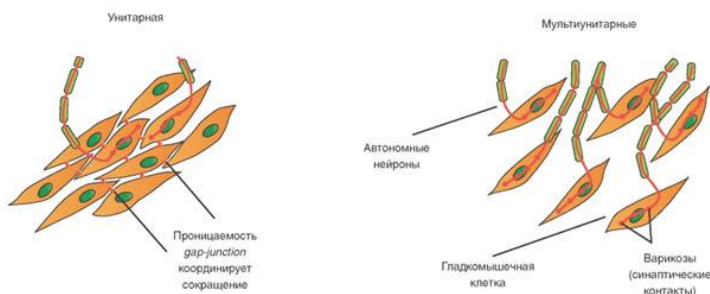


Рис. 79. Классификация гладких мышц

В **унитарных гладких мышцах** активность (электрическая и механическая) осуществляется всеми клетками синхронно, т. е. на стимулы мышца реагирует как единое целое. Это обусловлено наличием щелевых контактов между клетками. Важной особенностью унитарных гладких мышц является способность сокращаться в ответ на растяжение. Такие феномены возникают при

растяжении стенок многих полых органов (например, матки) при нарастании объема их внутреннего содержимого.

Мультиунитарные гладкие мышцы обильно иннервируются коллатеральными вегетативных нервов, поэтому ответ всей мышцы зависит от количества активированных волокон и от частоты нервных импульсов. При растяжении эти мышцы не сокращаются.

Пейсмекерная активность гладких мышц. Некоторые типы гладких мышечных волокон генерируют потенциалы действия спонтанно, при отсутствии всякого стимульного воздействия, т. е. проявляют пейсмекерную активность. Мембранный потенциал покоя в таких клетках не является постоянным, мембрана постепенно деполяризуется до достижения критического уровня деполяризации, с которого начинается генерация потенциала действия. После окончания реполяризации мембраны вновь начинается спонтанная деполяризация. Таким образом, возникает серия потенциалов действия, вызывающих тоническую сократительную активность. В гладких мышцах, способных к пейсмекерной активности, фазу деполяризации обеспечивают ионы Ca^{2+} , а не Na^{+} , т. е. при деполяризации мембраны открываются потенциалзависимые кальциевые каналы. Повышение концентрации Ca^{2+} в цитоплазме обеспечивается из саркоплазматического ретикулума и внеклеточной среды через кальциевые каналы плазматической мембраны.

Саркоплазматический ретикулум гладких мышц развит слабее, чем в скелетной, и не имеет специфической организации, отсутствуют Т-трубочки, соединенные с плазматической мембраной.

В некоторых гладких мышцах концентрация Ca^{2+} достаточно для поддержания активности поперечных мостиков на определенном низком уровне даже при отсутствии внешних стиму-

лов. Такое явление носит название «тонус гладкой мускулатуры». Интенсивность тонуса изменяют факторы, воздействующие на цитоплазматическую концентрацию Ca^{2+} . Скорость удаления Ca^{2+} в гладкой мышце гораздо меньше, чем в скелетной. Это и определяет разную продолжительность одиночного сокращения – несколько секунд для гладкой мышцы и доли секунды для скелетной.

Сокращения гладких мышц. В цитоплазме гладких мышечных волокон присутствуют два вида филаментов: толстые миозиновые и тонкие актиновые. Тонкие филаменты прикреплены либо к плазматической мембране, либо к цитоплазматическим структурам – так называемым плотным тельцам (функциональные аналоги Z-полос поперечно-полосатых волокон). В расслабленном гладком мышечном волокне филаменты обоого вида ориентированы под косым углом к длинной оси клетки. Во время укорочения волокна участки плазматической мембраны, находящиеся между точками прикрепления актина, взбухают, сокращение гладких мышц происходит аналогично механизму скользящих нитей. В актиновых филаментах гладких мышц нет белка тропонина, с которым связывается Ca^{2+} в скелетной мышце и в миокарде. Эту роль выполняет в гладкой мышце Ca^{2+} -регулируемый фермент – фосфорилирующий миозин. Только фосфорилированная форма миозина в гладкой мышце может связываться с актином и обеспечивать циклы движений поперечных мостиков.

Механизм сокращения гладкой мышцы. Увеличение уровня Ca^{2+} в цитоплазме активирует следующую последовательность событий:

1. Связывание 4 ионов Ca^{2+} с кальмодулином (CaM).
2. Комплекс кальций-кальмодулин активирует фермент киназу легкой цепи миозина (КЛЦМ), которая регулирует гидролиз АТФ головки миозина.

3. Фосфорилирование легкой цепи миозина меняет конформацию головки миозина, что и позволяет ей взаимодействовать с актином. В итоге формируется актомиозиновый комплекс и сокращение мышцы.

Чтобы после сокращения гладкая мышца расслабилась, необходимо дефосфорилирование миозина. Этот процесс катализируется фосфатазой легких цепей миозина, активной в течение всего времени покоя и сокращения гладкой мышцы. Когда концентрация Ca^{2+} в цитоплазме снижается, скорость дефосфорилирования становится выше, чем скорость фосфорилирования, количество фосфорилированного миозина падает и гладкая мышца расслабляется.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие виды мышечной ткани существуют в организме?
2. Какими свойствами обладают волокна скелетной мышцы?
3. Опишите молекулярное строение скелетного мышечного волокна.
4. Назовите этапы и механизм мышечного сокращения.
5. Какие существуют режимы и типы мышечных сокращений?
6. На какие типы по морфофункциональным свойствам делятся двигательные единицы?
7. В чем заключаются особенности строения и функционирования гладких мышц?
8. Как по строению и способам иннервации различаются гладкие мышцы?
9. В чем заключается механизм сокращения гладких мышц?

9. Рефлекторная деятельность организма

9.1. Понятие, классификация рефлексов

Основным механизмом деятельности ЦНС является рефлекс – ответная реакция организма на действие раздражителя, осуществляемая с участием ЦНС и направленная на достижение полезного результата.

Классификация рефлексов:

1. По локализации рецепторов:

- экстероцептивные;
- интероцептивные;
- проприоцептивные (с мышц, сухожилий и суставов).

2. По эффекторам:

- двигательные;
- сердечные;
- секреторные, сосудистые, кишечные и др.

3. По локализации центра:

- спинальные;
- стволовые;
- кортикальные.

4. По числу синапсов в нервных центрах:

- моносинаптические;
- дисинаптические;
- полисинаптические.

5. По биологической значимости:

- защитные;
- пищеварительные;
- половые;
- исследовательские и т. д.

6. По возникновению в пре- и постнатальном онтогенезе:

- врожденные (безусловные);
- приобретенные (условные).

9.2. Рефлекторная дуга, рефлекторное кольцо

Структурной основой рефлекса является рефлекторная дуга – совокупность морфологических структур, обеспечивающих осуществление рефлекса (путь, по которому проходит возбуждение при осуществлении рефлекса).

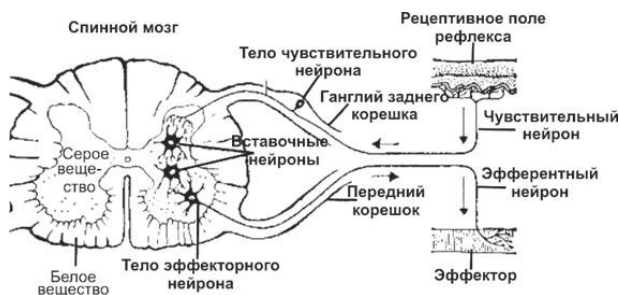


Рис. 80. Рефлекторная дуга спинального рефлекса

В состав рефлекторной дуги входят: рецептор, афферентный путь, центральное звено, эфферентный путь, эффектор (рабочий орган) (рис. 80). Информация о достижении полезного приспособительного результата поступает в ЦНС по звену обратной связи в виде обратной афферентации.



Рис. 81. Рефлекторное кольцо

Обратная афферентация контролирует выполнение рефлекса путем устранения избыточных реакций и сохранения реакций, необходимых для выполнения данного рефлекса. Таким образом, к рефлекторной

дуге добавляется обратная афферентация. Эти компоненты образуют рефлекторное кольцо (рис. 81).

Для осуществления рефлекса необходима анатомическая и физиологическая целостность всех звеньев его морфологической основы. Рефлексы осуществляются не изолированно, а объединяются в сложные рефлекторные акты. Объединение (интеграция) рефлексов достигается механизмами координации, осуществляющих одновременное взаимодействие возбуждающих и тормозных нейронов соответствующих нервных центров.

Через такой компонент рефлекторной дуги, как афферентное звено, осуществляется передача возбуждения от рецепторов до вставочных нейронов в полисинаптических рефлекторных дугах и до конечных моносинаптических рефлекторных дугах.

Рецепторы – высокоспециализированные образования, способные воспринимать и трансформировать энергию внешнего стимула в электрическую энергию в форме рецепторного или генераторного потенциала. Рецептором может быть концевой участок дендрита афферентного нейрона (первично чувствующий) или клетка эпителиальной природы, которая через синапс связана с рецептором (вторично чувствующий) (рис. 82).

Рецептивное поле рефлекса – область скопления рецепторов, стимуляция которых приводит к возникновению определенного рефлекса.

Возникновение возбуждения в рецепторах:

– первичночувствующие рецепторы – возникает деполяризация рецепторной мембраны – рецепторный потенциал (РП), обладающий всеми свойствами местного возбуждения: зависит от силы раздражителя, является градуальным, суммируется, затухает. РП каталектротонически вызывает деполяризацию соседнего участка мембраны и возникает потенциал действия;

– вторичночувствующие рецепторы – РП возникает в специализированной рецепторной клетке. РП вызывает выброс кванта (ацетилхолина) медиатора из рецепторной клетки на постсинаптическую мембрану окончания дендрита, что способствует возникновению ПСП, называемого генераторным потенциалом. В свою очередь ГП вызывает появление ПД с помощью местных токов на мембране дендрита.

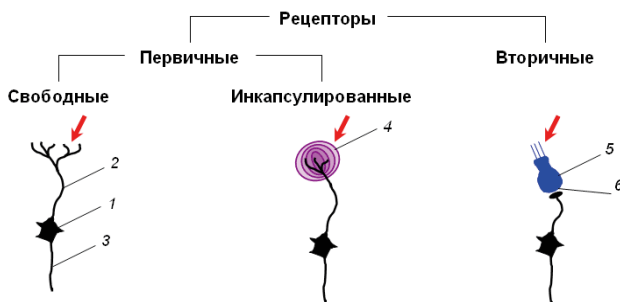


Рис. 82. Первично- и вторичночувствующие рецепторы: 1 – тело чувствительного нейрона; 2 – периферический отросток чувствительного нейрона (дендрит); 3 – центральный отросток чувствительного нейрона (аксон); 4 – глиальная капсула; 5 – рецептирующая клетка; 6 – синапс между рецептирующей клеткой и чувствительным нейроном

Латентное время рефлекса – это время от момента приложения стимула до появления рефлекса. Оно складывается из:

- латентного времени возбуждения рецептора;
- времени проведения возбуждения ПД по афферентному пути;
- центральной задержки;
- времени проведения ПД по эфферентному пути;
- латентного периода ответа рабочего органа.

При увеличении силы раздражителя латентное время рефлекса уменьшается, что связано с возникновением временной и пространственной суммации в нервном центре. Сила рефлекса зависит от числа активированных эфферентных нейронов.

9.3. Координация деятельности центральной нервной системы

Координационная деятельность ЦНС – это согласование деятельности различных отделов ЦНС с помощью упорядочения распространения возбуждения между ними. Основой координационной деятельности ЦНС является взаимодействие процессов возбуждения и торможения. В основе координационной деятельности ЦНС лежит ряд принципов.

1. Принцип *доминанты* был сформулирован А. А. Ухтомским как основной принцип работы нервных центров. Согласно этому принципу для деятельности нервной системы характерно наличие в ЦНС доминирующих в данный период времени очагов возбуждения, которые и определяют направленность и характер функций организма в этот период, создают готовность организма к выполнению только определенного вида деятельности и одновременно тормозят все несоответствующие этому виду деятельности рефлекторные акты. Доминанта возникает на основе господствующего мотивационного возбуждения и фактически вектором поведения, его психофизиологических функций. *Доминантный очаг* возбуждения характеризуется следующими *свойствами*:

- повышенной возбудимостью;
- стойкостью возбуждения (инертностью), которое трудно подавить другим возбуждением;
- способностью к суммации субдоминантных возбуждений;
- способностью тормозить субдоминантные очаги возбуждения в функционально различных нервных центрах;
- способностью к затуханию и замене другой доминантой.

2. Принцип *пространственного облегчения*. Он проявляется в том, что суммарный ответ организма при одновременном действии двух относительно слабых раздражителей будет боль-

ше суммы ответов, полученных при их раздельном действии (рис. 83).

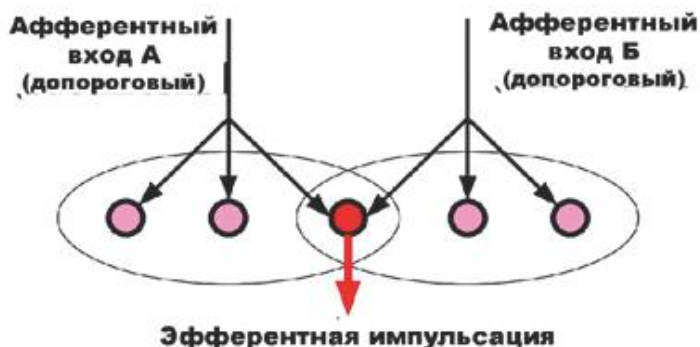


Рис. 83. Принцип облегчения

Причина облегчения связана с тем, что аксон афферентного нейрона в ЦНС имеет несколько связей с группой других нейронов, в которой выделяют центральную (пороговую) зону и периферическую (подпороговую) «кайму». Нейроны центральной зоны получают от каждого афферентного нейрона достаточное количество синаптических окончаний (не меньше двух), чтобы сформировать потенциал действия. Нейроны периферической зоны получают от тех же нейронов меньшее число окончаний, поэтому их афферентные импульсы будут недостаточны, чтобы вызвать в нейронах «каймы» генерацию потенциала действия, поэтому возникает лишь локальный ответ. Вследствие этого при раздельном раздражении центральных и периферических нейронов возникают рефлекторные реакции, которые определяются только нейронами центральной зоны. А при одновременном раздражении афферентных нейронов потенциалы действия генерируются и нейронами периферической зоны. Поэтому выраженность такого суммарного рефлекторного ответа будет больше. Это

явление получило название *центрального облегчения*. Оно чаще наблюдается при действии на организм слабых раздражителей.

3. Принцип *окклюзии* (рис. 84). Этот принцип противоположен пространственному облегчению и заключается в том, что число активированных нейронов при сочетании очень сильных (сверхпороговых) раздражений двух синаптических входов оказывается меньше числа активированных нейронов, вызываемых раздражением каждого входа отдельно. Причина окклюзии в том, что те нейроны, в которых уже возник ПД, не могут ответить еще раз вследствие рефрактерного периода.

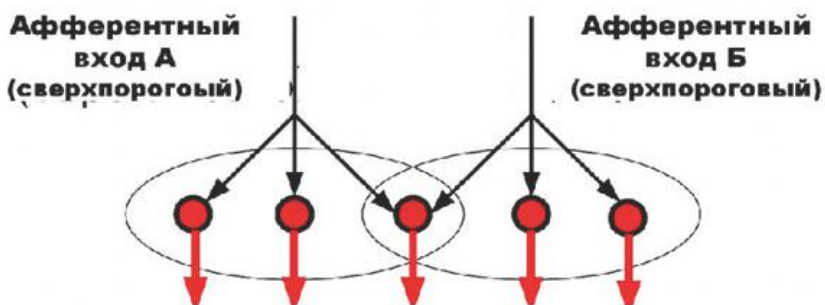


Рис. 84. Окклюзия

Поэтому число нейронов при сочетании раздражения двух входов будет меньше, чем их алгебраическая сумма при раздражении каждого входа отдельно.

4. Принцип *обратной связи*. Наличие обратной связи позволяет соотнести выраженность изменений параметров системы с ее работой в целом. Различают положительную обратную связь, которая приводит к усилению деятельности нервных центров в результате реверберации возбуждения (боковая ветвь ак-

сона – коллатераль – возбуждает вставочный нейрон, который оказывает обратное возбуждающее действие), и отрицательную обратную связь на основе возвратного торможения (торможения Реншоу), например в мотонейронах спинного мозга. Альфа-мотонейроны образуют короткие коллатерали к небольшим тормозным интернейронам – клеткам Реншоу, которые в свою очередь посылают аксон обратно к мотонейрону, и возбуждение мотонейрона приводит к его торможению, так как клетка Реншоу постсинаптически тормозит работу мотонейрона за счет выделения тормозного медиатора глицина.

Велико значение механизмов обратной связи в поддержании гомеостаза: поддержание определенного уровня АД осуществляется за счет изменения импульсной активности барорецепторов сосудистых рефлексогенных зон, которые изменяют тонус вазомоторных симпатических нервов и нормализуют АД.

5. Принцип *реципрокности* (сочетанности, сопряженности, взаимоисключения) отражает характер отношений между центрами, ответственными за осуществление противоположных функций (вдох-выдох, сгибание-разгибание). Например, активация проприорецепторов мышцы-сгибателя одновременно тормозит через вставочные тормозные нейроны мотонейроны мышцы-разгибателя. Реципрокное торможение играет важную роль в автоматической координации двигательных актов.

6. Принцип *общего конечного пути*: мотонейрон выполняет интегративную функцию, перерабатывая информацию, конвергирующую от многочисленных афферентных и промежуточных нейронов (воронка Шеррингтона).

7. Принцип *субординации*: подчинение деятельности нижележащих НЦ деятельности вышележащих НЦ.

8. Принцип *нейронной фильтрации* основан на механизме латерального торможения. Обеспечивает выделение биологически зна-

чимой информации, поскольку одни особенности внешних стимулов усиливаются, а другие ослабляются. Латеральное торможение наиболее характерно для НЦ зрительной системы, где оно усиливает контраст при зрительном восприятии. Латеральное торможение создает зону подавления активности вокруг нейрона на центральной оси, ограничивая величину возбуждаемого участка.

9. Принцип *программированности*. Программы – это врожденные нейронные связи, через которые жестко закреплена последовательность активации НЦ для обеспечения согласованных функций.

9.4. Нервные центры, понятие, свойства

Нейроны ЦНС для осуществления сложных и многообразных функций объединяются в нервные центры.

Нервный центр – это физиологическая системная единица ЦНС, представляющая собой совокупность нейронов, объединенных синаптическими связями для выполнения определенной функции (рис. 85).



Рис. 85. Схема нервного центра:

- 1 – первичночувствующий рецептор; 2, 4 – тело чувствительного нейрона;
3 – вторичночувствующий рецептор; 5 – двигательный нейрон; 6 – скелетная мышца; 7 – вегетативный нейрон; 8 – клетка внутреннего органа

Свойства нервных центров:

1) одностороннее проведение возбуждения только в направлении от афферентных нейронов через вставочные к эфферентным (обусловлено свойством химических синапсов);

2) центральная задержка – замедление скорости проведения возбуждения, что обусловлено синаптической задержкой в каждом синапсе на 0,5 мс;

3) суммация возбуждения: при действии единичных стимулов возбуждение в НЦ не возникает. Различают временную или последовательную: генерация ПД в НЦ вызывается ритмической активацией одного и того же синаптического входа с интервалом меньше, чем время полной реполяризации постсинаптической мембраны (рис. 86); пространственную: генерация ПД в НЦ вызывается одновременной активацией нескольких синаптических входов (рис. 87)

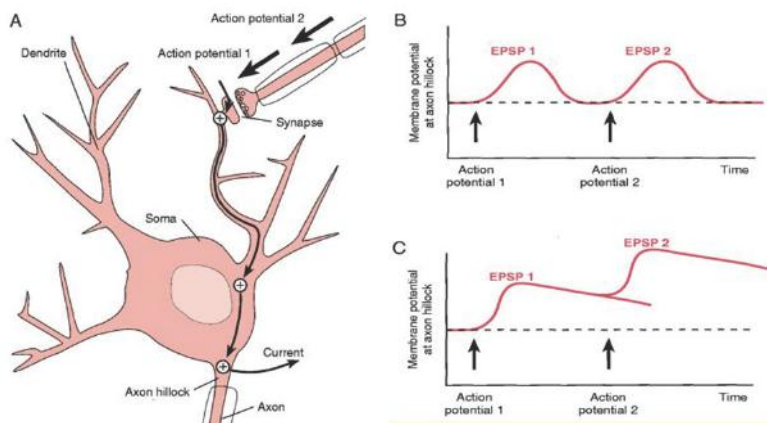


Рис. 86. Временная суммация

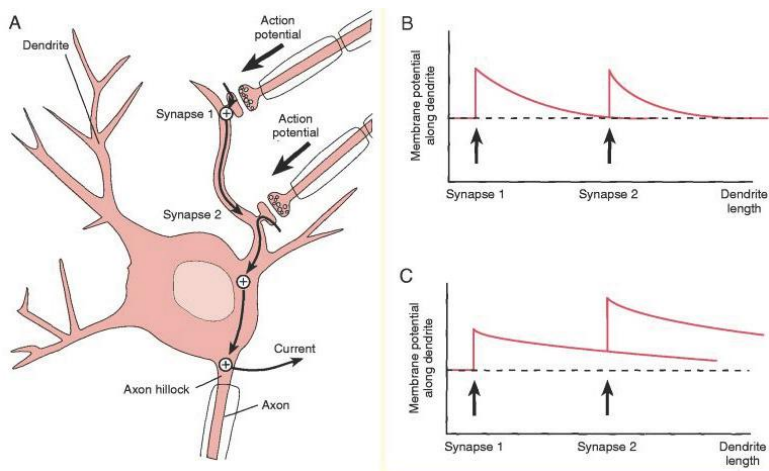


Рис. 87. Пространственная суммация

4) облегчение: число активированных нейронов в НЦ при сочетании слабых раздражителей двух синаптических входов больше, чем число активированных нейронов, вызываемых раздражением каждого входа отдельно. Причина заключается в том, что раздражение одного входа вызывает потенциал действия только в части нейронов, в другой части – только локальный ответ. При одновременном раздражении двух входов происходит суммация локальных ответов и генерируется ПД; общее количество ПД в данном случае будет больше;

5) трансформация ритма: ритм ПД, возникающий в НЦ, отличается от ритма ПД, приходящих по синаптическому входу;

6) рефлексорное последствие заключается в том, что рефлексорная реакция заканчивается позже прекращения действия раздражителя. Это явление обусловлено двумя причинами:

— длительной следовой деполяризацией мембраны нейрона, на фоне которой могут возникать несколько потенциалов действия, обеспечивающих рефлексорное последствие;

— пролонгированием выхода возбуждения к эффектору в результате реверберации возбуждения в нейронной сети. Этот процесс может продолжаться до тех пор, пока какое-нибудь внешнее воздействие не затормозит его или в ней не наступит утомление;

7) утомление: постепенное снижение или прекращение ответной реакции НЦ при длительной стимуляции афферентного входа приводит к истощению запаса медиатора, готового к высвобождению, а также к десентизации постсинаптической мембраны (уменьшению чувствительности к медиатору);

8) габитуация (привыкание) – проявляется в ослаблении реакции на действие стимула в результате синаптической депрессии: падение амплитуды ВПСП в результате снижения квантового состава синаптической передачи);

9) тонус нервных центров – постоянное тоническое возбуждение нейронов НЦ при отсутствии действия внешних стимулов, проявляющееся в постоянной генерации ПД;

10) торможение НЦ – проявляется в подавлении наличного возбуждения другим возбуждающим потоком, что прекращает деятельность НЦ;

11) посттетаническая потенция – явление усиления рефлекторного ответа после длительного ритмического раздражения НЦ. Обусловлено сохранением определенного уровня ВПСП на нейронах НЦ, облегчающее проведение последующих возбуждений через синапсы;

12) высокая чувствительность к недостатку кислорода и к действию различных химических веществ;

13) низкая лабильность (основана на свойстве синапсов);

14) низкая аккомодационная способность, т. е. реагирование на раздражающие факторы, медленно нарастающие по крутизне;

15) пластичность – способность изменять собственное функциональное назначение и расширять свои функциональные возможности.

Вопросы для самоконтроля

1. Сформулируйте понятие рефлекса.
2. Опишите классификацию рефлексов.
3. Что является морфологической основой рефлекса?
4. Назовите состав рефлекторной дуги.
5. Сформулируйте понятие рецепторов, дайте их классификацию.
6. Что является основой координационной деятельности ЦНС?
7. Опишите принципы координационной деятельности ЦНС.
8. Дайте определение нервного центра.
9. Назовите свойства нервных центров.

Часть III. ФИЗИОЛОГИЯ ОТДЕЛОВ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ВОПРОСЫ ИНТЕГРАТИВНОЙ ФИЗИОЛОГИИ ЦНС

10. Физиология спинного мозга

10.1. Нейрональная организация спинного мозга

Спинной мозг является филогенетически наиболее древним отделом ЦНС. От спинного мозга отходят вентральные (передние, или двигательные) и дорсальные (задние, или чувствительные) корешки. При изучении деятельности спинного мозга необходимо учитывать, что тело позвоночных животных и человека может быть разделено на пояса, или сегменты. Сегменты, получающие чувствительные волокна от одной отдельной пары дорсальных корешков, образуют метамер. Кожная область, в которой распределяются эти чувствительные волокна, называется дерматомом.

Спинной мозг человека состоит из следующих сегментов, которые обозначаются латинскими буквами: 8 шейных – С, 12 грудных – Т, 5 поясничных – L, 5 крестцовых – S, 3 копчиковых – Сс. Общее количество сегментов соответствует числу метамеров тела, однако каждый метамер получает иннервацию от двух-трех лежащих рядом сегментов.

10.2. Нейронные структуры и их свойства

Тела чувствительных клеток вынесены за пределы спинного мозга (рис. 88). Часть из них располагается в спинномозговых узлах (спинальных ганглиях). Это тела соматических афферентов, иннервирующих в основном скелетные мышцы. Другие находятся в экстра- и интрамуральных ганглиях автономной нервной системы и обеспечивают чувствительность только внутренних органов.

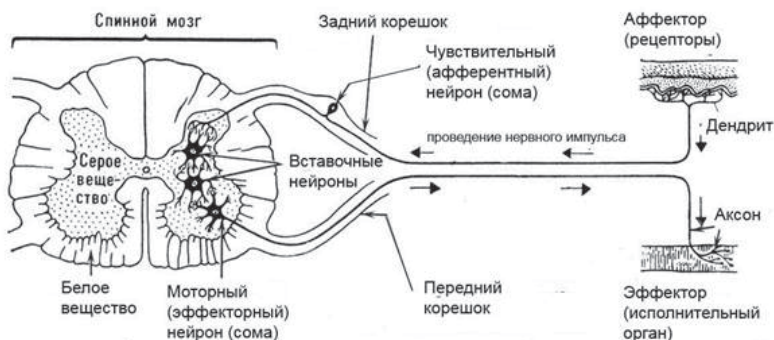


Рис. 88. Схематическое изображение поперечного разреза спинного мозга и нейронных структур

Чувствительные клетки имеют один отросток, который вскоре после отхождения от тела клетки делится на две ветви (псевдоуниполярный нейрон). Одна из них проводит возбуждение от рецепторов к телу клетки, другая – от тела нервной клетки к нейронам спинного или головного мозга. Распространение возбуждения из одной ветви в другую может происходить без участия тела клетки.

Нервные волокна чувствительных клеток по скорости проведения возбуждения и диаметру классифицируют на А-, В- и С-группы. Толстые миелинизированные А-волокна с диаметром от 3 до 22 мкм и скоростью проведения возбуждения от 5 до 120 м/с разбиваются еще на подгруппы:

- α – волокна от мышечных рецепторов;
- β – от тактильных рецепторов и барорецепторов;
- δ – от терморецепторов, механорецепторов, болевых рецепторов.

К волокнам группы В относят миелиновые отростки средней толщины со скоростью проведения возбуждения 3–14 м/с. По ним в основном передается ощущение боли.

К волокнам типа С относится большинство безмиелиновых волокон толщиной не более 2 мкм и скоростью проведения 0,5–2 м/с. Это волокна от болевых, хемо- и некоторых механорецепторов.

Сам спинной мозг в целом содержит примерно 13 млн нейронов. Из их общего числа только около 3 % составляют эфферентные, двигательные, или моторные, нейроны, а остальные 97 % приходятся на долю вставочных, или интернейронов.

Двигательные нейроны являются выходящими клетками спинного мозга. Среди них различают α - и γ -мотонейроны (рис. 89), а также преганглионарные нейроны автономной нервной системы.

α -мотонейроны (альфа-мотонейроны) осуществляют передачу скелетным мышечным волокнам сигналов, как передающимися от головного мозга, так и выработанных в спинном мозге. Аксоны каждого мотонейрона многократно делятся, и, таким образом, каждый из них охватывает своими терминалями до сотни мышечных волокон, образуя в совокупности с ними двигательную единицу. В свою очередь несколько мотонейронов, иннервирующих одну и ту же мышцу, образуют мотонейронный пул. В его состав могут входить мотонейроны нескольких соседних сегментов. В связи с тем, что возбудимость мотонейронов пула неодинакова, при слабых раздражениях возбуждается только часть из них.

Это влечет за собой соответственно сокращение лишь части мышечных волокон. Другие двигательные единицы, для которых это раздражение является подпороговым, тоже реагируют, хотя их реакция выражается лишь в деполяризации мембраны и повышении возбудимости. С усилением раздражения они еще больше вовлекаются в реакцию, и, таким образом, все двигательные единицы пула участвуют в рефлекторном ответе (закон

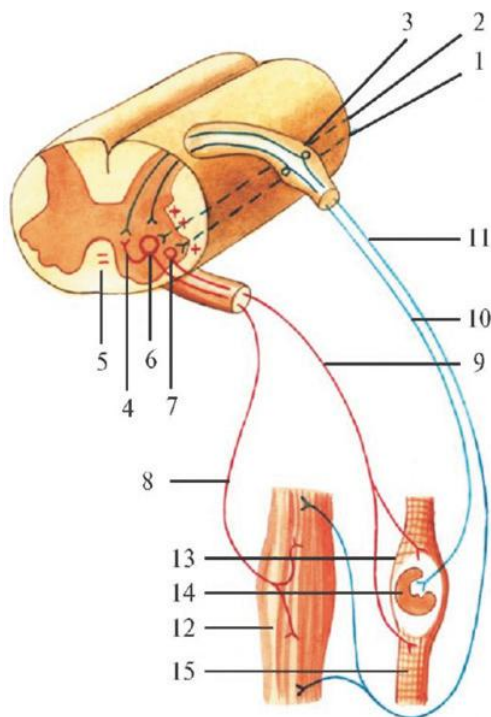


Рис. 89. Нейроны спинного мозга:

- 1 – центральный гамма-путь; 2 – центральный альфа-путь; 3 – спинномозговой (чувствительный) узел; 4 – клетка Реншо; 5 – спинной мозг; 6 – альфа-мотонейрон спинного мозга; 7 – гамма-мотонейрон спинного мозга; 8 – альфа-эфферентный нерв; 9 – гамма-эфферентный нерв; 10 – первичный афферентный нерв мышечного веретена; 11 – афферентный нерв сухожилия; 12 – мышца; 13 – мышечное веретено; 14 – ядерная сумка; 15 – полюс веретена

силы). Максимальная частота воспроизведения ПД в α -мотонейроне не превышает 300 имп./с. Вслед за ПД, амплитуда которого составляет 80–100 мВ, возникает следовая гиперполяризация длительностью от 50 до 150 мс.

По частоте импульсации и выраженности следовой гиперполяризации мотонейроны разделяют на две группы: фазические и тонические. Особенности их возбуждения коррелируют с функциональными свойствами иннервируемых мышц: фазическими мотонейронами иннервируются более быстрые, «белые» мышцы, тоническими – более медленные, «красные».

В организации функции α -мотонейронов важным звеном является наличие системы отрицательной обратной связи, образованной аксонными коллатеральями и специальными тормозными

вставочными нейронами – клетками Реншоу. Своими возвратными тормозными влияниями они могут охватывать большие группы мотонейронов, обеспечивая, таким образом, интеграцию процессов возбуждения и торможения.

γ-мотонейроны (гамма-мотонейроны) иннервируют интрафузальные (внутриверетенные) мышечные волокна. Они разряжаются с более низкой частотой, и следовая гиперполяризация у них выражена слабее, чем у *α*-мотонейронов. Их функциональное значение сводится к сокращению интрафузальных мышечных волокон, не приводящему, однако, к появлению двигательного ответа. Возбуждение этих волокон сопровождается изменением чувствительности их рецепторов к сокращению или расслаблению экстрафузальных мышечных волокон.

Вставочными, или интернейронами спинного мозга называют нервные клетки, аксоны которых не выходят за его пределы. В зависимости от хода отростков различают собственно спинальные и проекционные. Спинальные интернейроны ветвятся в пределах нескольких смежных сегментов, образуя внутрисегментарные и межсегментарные связи. Наряду с ними существуют интернейроны, аксоны которых проходят через несколько сегментов или даже из одного отдела спинного мозга в другой. Их аксоны образуют собственные пучки спинного мозга. К проекционным интернейронам относятся клетки, длинные аксоны которых формируют восходящие пути спинного мозга. На каждом интернейроне расположено в среднем около 500 синапсов.

10.3. Рефлексы спинного мозга

Объем функций, осуществляемых спинным мозгом, чрезвычайно велик. В нем находятся центры всех двигательных рефлексов (за исключением мышц головы), всех рефлексов мочеполовой системы и прямой кишки, рефлексов, обеспечивающих

терморегуляцию, регулирующих метаболизм тканей, большинства сосудистых рефлексов, сокращения диафрагмы и др. В естественных условиях эти рефлексы всегда испытывают влияние высших отделов головного мозга.

Степень проявления рефлексов зависит от того, сохраняются ли связи структур спинного мозга со структурами головного мозга.

К числу собственных рефлексов спинного мозга относятся защитные рефлексы, рефлексы на растяжение, рефлексы мышц-антагонистов, висцеромоторные, вегетативные рефлексы.

Защитные рефлексы у лягушки, например, вызванные раздражением уколом кожи стопы, выражаются либо отдергиванием лапки при легком уколе, либо вовлечением в реакцию другой лапки и отодвиганием от источника при более сильном воздействии, либо, наконец, убеганием животного при значительном болевом раздражении, когда в возбуждение вовлекаются многие структуры нервной системы.

Рефлексы растяжения проявляются укорочением мышцы в ответ на ее растяжение. Основными рецепторами в этом случае служат нервно-мышечные веретена, афферентным звеном – чувствительные волокна соматических нервов и дорсальных корешков спинного мозга. Эти рефлекторные дуги чаще всего замыкаются в спинном мозге и наиболее выражены в мышцах-разгибателях. Для того чтобы организм мог противостоять силе земного притяжения, эти мышцы должны находиться в состоянии тонического напряжения. Биологическое значение таких рефлексов состоит в том, что они участвуют в сохранении статики и положения тела, регулируя степень сокращения мышцы в соответствии с действующими на нее раздражениями.

Рефлексы мышц-антагонистов лежат в основе локомоторных актов и характеризуются тем, что при возбуждении мото-

нейронов сгибателей одновременно происходит торможение мотонейронов мышц-разгибателей. При этом в конечности другой стороны наблюдаются обратные явления. В целом это создает правильное чередование противоположных по функциональному значению мышечных сокращений. Механизм, обуславливающий такое чередование активности различных двигательных ядер, например при ходьбе, локализуется в интернейронном аппарате спинного мозга. Вместе с тем, для его активации необходимо поступление тонического нисходящего сигнала из двигательных центров головного мозга.

Висцеромоторные рефлексы возникают при возбуждении афферентных волокон внутренних органов и характеризуются появлением двигательных реакций мышц грудной и брюшной стенки, мышц-разгибателей спины. Возникновение этих рефлексов связано с существованием конвергенции висцеральных и соматических афферентных волокон к одним и тем же интернейронам спинного мозга.

Вегетативные рефлексы заключаются, во-первых, в появлении полисинаптических разрядов в преганглионарных симпатических волокнах в ответ на возбуждение симпатических и соматических чувствительных клеток; во-вторых, в возникновении рефлекторных реакций парасимпатических нейронов в ответ на раздражение чувствительных путей.

Наряду с выполнением собственных рефлекторных реакций нейронные структуры спинного мозга служат аппаратом для реализации большого числа сложных процессов, осуществляемых различными отделами головного мозга. Это управление может быть прямым, когда нисходящие пути непосредственно связаны с мотонейронами спинного мозга, и косвенным через интернейроны, образующие короткие межсегментарные связи. Свойства последних и особенности связей с нисходящими волокнами

и моторными нейронами создают возможность к интеграции поступающих сигналов, их переработке и пространному перераспределению.

Вопросы для самоконтроля

1. Из каких сегментов состоит спинной мозг?
2. Где находятся чувствительные нейроны, несущие в спинной мозг информацию от всех частей тела?
3. Как классифицируют нервные волокна чувствительных клеток по скорости проведения возбуждения и диаметру?
4. Какую долю среди всех нейронов спинного мозга составляют двигательные нейроны?
5. Назовите типы двигательных нейронов спинного мозга и их функциональное значение.
6. Какие рефлексы относятся к числу рефлексов спинного мозга?
7. В чем заключается биологическое значение рефлексов растяжения и рефлексов мышц-антагонистов?
8. Возникновение каких рефлексов связано с существованием конвергенции висцеральных и соматических афферентных волокон к одним и тем же интернейронам спинного мозга?

11. Физиология ствола мозга

11.1. Продолговатый мозг, жизненно важные нервные центры

Продолговатый мозг выполняет реализуемые через соматическую и (или) автономную системы сенсорные, проводниковые, интегративные, двигательные функции, свойственные всей ЦНС. Двигательные функции могут выполняться продолговатым мозгом рефлекторно или он участвует в осуществлении произвольных движений. К важнейшим рефлекторным функциям продолговатого мозга можно отнести регуляцию тонуса мышц и позы, осуществление ряда защитных рефлексов организма, организацию и регуляцию жизненно важных функций дыхания и кровообращения, регуляцию многих висцеральных функций.

Существуют следующие виды **защитных рефлексов**.

Рефлекс чихания проявляется форсированным выдохом воздуха через нос и рот в ответ на механическое или химическое раздражение рецепторов слизистой оболочки полости носа. Центр чихания локализован в продолговатом мозге на вентромедиальной границе нисходящего тракта и ядра (спинальное ядро) тройничного нерва и включает нейроны примыкающей ретикулярной формации и одиночного ядра. Нарушения рефлекса чихания могут проявляться его избыточностью или угнетением. Последнее встречается при психических заболеваниях и опухолевых заболеваниях с распространением процесса на центр чихания.

Рвота – это рефлекторное удаление содержимого желудка и в тяжелых случаях – кишечника во внешнюю среду через пищевод и ротовую полость, осуществляемое при участии сложной нервно-рефлекторной цепи. Центральным звеном этой цепи является совокупность нейронов, из которых состоит центр рвоты, локализованный в дорсолатеральной ретикулярной формации продол-

говатого мозга. Нейроны центра рвоты эфферентными путями связаны с моторными ядрами, контролирующими сокращение мышц, принимающих участие в осуществлении рвотного рефлекса.

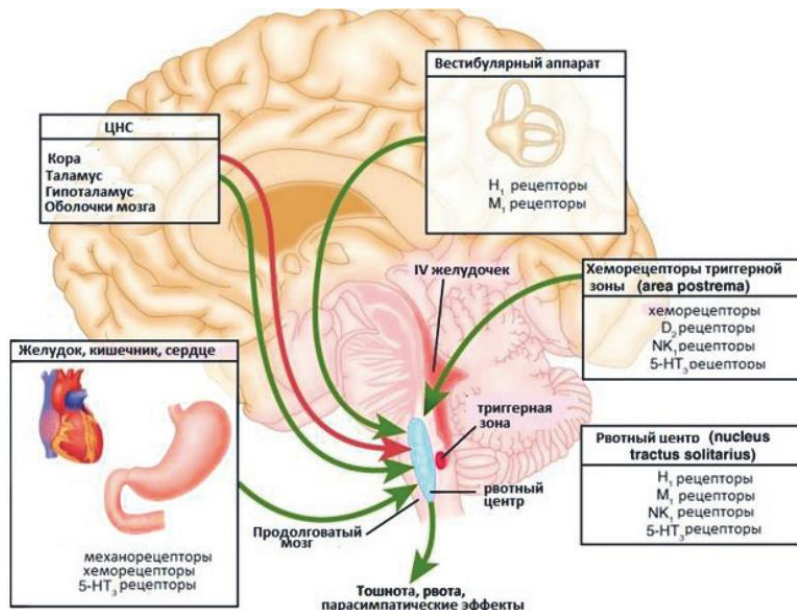


Рис. 90. Связи рвотного центра

Рвота может инициироваться действием лекарств, токсинов или специфических рвотных средств центрального действия через их влияние на нейроны хеморецепторной зоны и притоком афферентных сигналов от вкусовых рецепторов и интерорецепторов желудочно-кишечного тракта, рецепторов вестибулярного аппарата, а также из различных отделов головного мозга (рис. 90).

Глотание состоит из трех фаз: ротовой, глоточно-гортанной и пищеводной.

В ротовую фазу осуществляется проталкивание пищевого комка, сформированного из измельченной и смоченной слюной

пищи, ко входу в глотку. Для этого необходимо инициировать сокращение мышц языка для проталкивания пищи, подтягивание мягкого неба и закрытие входа в носоглотку, сокращение мышц гортани, опускание надгортанника и закрытие входа в гортань.

Во время глоточно-гортанной фазы пищевой комок необходимо протолкнуть в пищевод и предотвратить попадание пищи в гортань. Последнее достигается не только через удерживание закрытым входа в гортань, но и торможением вдоха.

Пищеводная фаза обеспечивается волной сокращения и расслабления в верхних отделах пищевода поперечно-полосатой, в нижних – гладкой мускулатуры и завершается проталкиванием пищевого комка в желудок.

Центр глотания представлен в продолговатом мозге двумя областями: дорсальной – одиночное ядро и рассеянные вокруг него нейроны; вентральной – обоюдное ядро и рассеянные вокруг него нейроны. Состояние активности нейронов этих областей зависит от афферентного притока сенсорных сигналов рецепторов полости рта (корень языка, ротоглоточная область), поступающих по волокнам языкоглоточного и блуждающего нервов. К нейронам центра глотания поступают также эфферентные сигналы от префронтальной коры головного мозга, лимбической системы, гипоталамуса, среднего мозга, моста по нисходящим к центру путям. Эти сигналы позволяют контролировать осуществление ротовой фазы глотания, которая подконтрольна сознанию. Глоточно-гортанная и пищеводная фазы являются рефлекторными и осуществляются автоматически как продолжение ротовой фазы.

Продолговатый мозг совместно с другими структурами ствола выполняет функцию **рефлекторной регуляции тонуса мышц тела, поддержания позы и организации движений.**

Позные рефлексy используются для поддержания определенной позы тела и реализуются через регуляцию сокращений мышц ретикулоспинальным и вестибулоспинальным путями. Эта регуляция основана на осуществлении позных рефлексов, находящихся под контролем высших корковых уровней ЦНС.

Выпрямительные рефлексy способствуют восстановлению нарушенных положений головы и тела. В эти рефлексy вовлечены вестибулярный аппарат и рецепторы растяжения мышц шеи и механорецепторы кожи и других тканей тела. При этом восстановление равновесия тела, например при поскользывании, осуществляется так быстро, что только спустя некоторое мгновение после осуществления позного рефлексa человек осознает, что произошло и какие движения осуществлялись.

Наиболее важными рецепторами, сигналы от которых используются для осуществления позных рефлексов, являются: вестибулорецепторы, проприорецепторы суставов между верхними шейными позвонками, зрительные рецепторы. В осуществлении этих рефлексов в норме принимают участие не только двигательные центры ствола мозга, но и двигательные нейроны многих сегментов спинного мозга (исполнители) и кора (контроль). Среди позных рефлексов выделяют лабиринтные и шейные.

Лабиринтные рефлексy обеспечивают, прежде всего, удержание постоянного положения головы. Они могут быть тоническими или фазическими. Тонические – поддерживают позу в заданном положении в течение длительного времени, контролируя распределение тонуса в различных мышечных группах, фазические – поддерживают позу, главным образом, при нарушении равновесия, регулируя быстрые, преходящие изменения напряжения мышц.

Шейные рефлексy отвечают, в основном, за изменение напряжения мышц конечностей, возникающее при изменении по-

ложения головы относительно тела. Рецепторами, сигналы которых необходимы для осуществления этих рефлексов, являются propriорецепторы двигательного аппарата шеи. Это мышечные веретена, механорецепторы суставов шейных позвонков (исчезают после рассечения задних корешков верхних трех шейных сегментов спинного мозга). Центры этих рефлексов располагаются в продолговатом мозге. Их формируют, главным образом, мотонейроны, образующие ретикулоспинальный и вестибулоспинальный пути.

Поддержание позы наиболее эффективно реализуется при совместном функционировании шейных и лабиринтных рефлексов. При этом достигается не только поддержание положения головы относительно тела, но положение головы в пространстве и на этой основе – вертикальная позиция тела. Лабиринтные вестибулорецепторы могут информировать только о позиции головы в пространстве, в то время как рецепторы шеи информируют о позиции головы относительно тела. Рефлексы с лабиринтов и с рецепторов шеи могут быть реципрокными относительно друг друга.

Скорость реакции при осуществлении лабиринтных рефлексов достаточно высока. Уже примерно через 75 мс после начала падения начинается координированное сокращение мышц. Еще до приземления запускается рефлекторная двигательная программа, направленная на восстановление положения тела.

В удержании тела в равновесии большое значение имеет связь двигательных центров ствола мозга со структурами зрительной системы и, в частности тектоспинальный путь. Характер лабиринтных рефлексов зависит от того, открыты или закрыты глаза.

Тонические позные рефлексы возникают при повороте головы или воздействии на мышцы шеи. Рефлексы зарождаются с рецепторов вестибулярного аппарата и рецепторов растяжения

мышц шеи. В осуществление позных тонических рефлексов вносит вклад зрительная система.

Угловое ускорение головы активирует сенсорный эпителий полукружных каналов и вызывает рефлекторное движение глаз, шеи и конечностей, которые направлены в другую сторону по отношению к направлению движения тела. Например, если голова поворачивается влево, то глаза будут рефлекторно поворачиваться на тот же угол вправо. Возникающий рефлекс помогает поддерживать стабильность зрительного поля. Движения обоих глаз являются при этом содружественными и поворачиваются в одном направлении и на одинаковый угол. Когда поворот головы превышает предельный угол поворота глаз, глаза быстро возвращаются влево и находят новый зрительный объект. Если голова продолжает поворачиваться влево, это будет сопровождаться медленным поворотом глаз вправо, за которым следует быстрый возврат глаз налево. Эти чередующиеся медленные и быстрые движения глаз называются *нистагмом*.

Стимулы, вызывающие вращение головы влево, приводят к повышению тонуса и сокращению мышц-разгибателей (антигравитационных) слева, приводя к повышению устойчивости при тенденции падения влево в процессе вращения головы.

*Тонические шейные рефлекс*ы являются разновидностью позных рефлексов. Они инициируются при раздражении рецепторов мышечных веретен шейных мышц. Тонические шейные рефлекс

ы противоположны тем, что возникают при раздражении вестибулярных рецепторов. В чистом виде они проявляются в отсутствии вестибулярных рефлекс

ов, когда голова находится в нормальной позиции.

В осуществлении некоторых функций, получивших название *жизненно важных* (дыхания, кровообращения), продолговатый мозг играет ключевую роль. Регуляция дыхания осуществляет-

ся через *дыхательный центр*, состоящий из нескольких групп нейронов, находящихся в различных участках продолговатого мозга (рис. 91). Этот центр расположен между верхней границей варолиева моста и нижним отделом продолговатого мозга, представляет собой парное образование, состоящее из центра вдоха (инспираторного) и центра выдоха (экспираторного). Каждый центр регулирует дыхание одноименной стороны: при разрушении дыхательного центра с одной стороны наступает прекращение дыхательных движений с этой стороны.

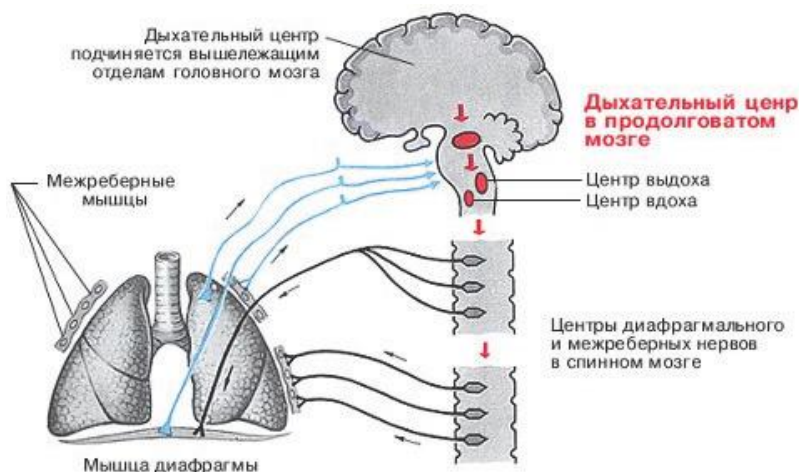


Рис. 91. Структура дыхательного центра

Экспираторный отдел – часть дыхательного центра, регулирующая процесс выдоха (его нейроны располагаются в вентральном ядре продолговатого мозга). Инспираторный отдел – часть дыхательного центра, регулирующая процесс вдоха (локализуется преимущественно в дорсальном отделе продолговатого мозга). Экспираторный и инспираторный центры находятся в реципрокных отношениях. Под влиянием спонтанной активности нейронов инспираторного центра возникает акт вдоха, во время

которого при растяжении легких возбуждаются механорецепторы. Импульсы от механорецепторов по афферентным нейронам возбуждающего нерва поступают в дыхательный центр и вызывают возбуждение экспираторного и торможение инспираторного центра. Это обеспечивает смену вдоха на выдох.

В 1871 г. Ф. В. Овсянников показал, что в продолговатом мозге находятся нейроны, под влиянием которых происходит сужение сосудов. Этот центр получил название *сосудодвигательного* (рис. 92).

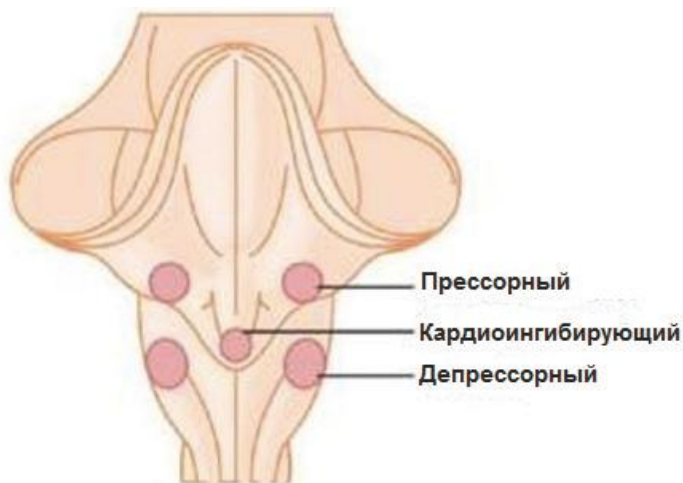


Рис. 92. Схема сосудодвигательного центра

Его нейроны сосредоточены в продолговатом мозге на дне IV желудочка вблизи ядра блуждающего нерва. В сосудодвигательном центре различают три отдела: прессорный (или сосудосуживающий), депрессорный (или сосудорасширяющий) и кардиоингибирующий. При раздражении нейронов прессорного центра наступает сужение сосудов и повышение кровяного давления, а при раздражении депрессорного – расширение сосудов и уменьшение кровяного давления.

11.2. Мост, значение в координации деятельности коры больших полушарий и мозжечка

Мост образован клеточными и волокнистыми структурами. Большое функциональное значение варолиевого моста обусловлено расположением в нем ядер черепно-мозговых нервов (V–VIII пар), ретикулярной формации, ядер самого моста, а также прохождением через него эфферентных и афферентных путей, осуществляющих двустороннюю связь между головным и спинным мозгом.

Основной функцией варолиева моста является проведение нервных импульсов вверх – в направлении коры головного мозга и вниз – от коры головного мозга к мозжечку. Ядра серого вещества моста принимают участие в слезоотделении, слюноотделении и потовыделении, реакциях жевания, моргания глазами и др.

Вестибулярные ядра (латеральное – Дейтерса и верхнее – Бехтерева) – VIII пара – отвечают за первичный анализ вестибулярных раздражителей. VII пара – лицевой нерв – иннервирует мимические мышцы лица, подъязычную и подчелюстную слюнные железы, передает информацию от вкусовых рецепторов передней части языка. VI пара – отводящий нерв – иннервирует прямую наружную мышцу, отводящую глазное яблоко наружу. V пара – тройничный нерв – двигательное ядро нерва иннервирует жевательные мышцы, мышцы небной занавески и мышцы, напрягающие барабанную перепонку. Чувствительное ядро тройничного нерва получает афферентные аксоны от рецепторов кожи лица, слизистой оболочки носа, зубов, надкостницы костей черепа, конъюнктивы глазного яблока.

В мосту располагается пневмотаксический центр, запускающий центр выдоха продолговатого мозга, а также группа нейронов, активирующих центр вдоха.

Ретикулярная формация моста является продолжением ретикулярной формации продолговатого мозга. Она влияет на кору больших полушарий, активируя ее и вызывая пробуждение.

Мост также выполняет проводниковую функцию. Через мост проходят все восходящие и нисходящие пути, связывающие мост с мозжечком и спинным мозгом, корой больших полушарий и другими структурами центральной нервной системы.

11.3. Средний мозг, статические и статокинетические рефлексy

Средний мозг выполняет сенсорные функции, проводниковую, двигательную и рефлекторные функции.

Сенсорные функции осуществляются за счет поступления в средний мозг зрительной и слуховой информации. Верхние холмики четверохолмия являются первичными подкорковыми центрами зрительно сенсорной системы (вместе с латеральными коленчатыми телами промежуточного мозга), нижние – слуховой сенсорной системы (вместе с медиальными коленчатыми телами промежуточного мозга). В них происходит первичное переключение зрительной и слуховой информации.

Проводниковая функция заключается в том, что через средний мозг проходят все восходящие пути к вышележащим отделам ЦНС: таламусу (медиальная петля, спинно-таламический путь), переднему мозгу и мозжечку. Нисходящие пути идут через средний мозг к продолговатому и спинному мозгу. К ним относятся пирамидный путь, корково-мостовые волокна, руброретикулоспинальный путь.

Двигательная функция реализуется за счет блокового нерва, ядер глазодвигательного нерва, красного ядра, черной субстанции. Красное ядро и окружающие его двигательные ядра имеют большое значение для осуществления всех движений, так как они

рефлекторно регулируют тонус мускулатуры. Базальные ганглии головного мозга, мозжечок имеют свои окончания в красных ядрах. Нарушение связей красных ядер с ретикулярной формацией продолговатого мозга ведет к децеребрационной ригидности. Это состояние характеризуется сильным напряжением мышц-разгибателей конечностей, шеи, спины. Основной причиной возникновения децеребрационной ригидности служит выраженное активирующее влияние латерального вестибулярного ядра (ядро Дейтерса) на мотонейроны разгибателей. При перерезке мозга ниже ядра латерального вестибулярного нерва децеребрационная ригидность исчезает.

Красные ядра, получая информацию от двигательной зоны коры больших полушарий, подкорковых ядер и мозжечка о готовящемся движении, посылают корректирующие импульсы к мотонейронам спинного мозга по руброспинальному пути и тем самым регулируют тонус мускулатуры, готовя к произвольному движению.

Черная субстанция регулирует акты жевания, глотания (их последовательность), обеспечивает точные движения пальцев кисти рук, например при письме. Нейроны этого ядра способны синтезировать медиатор дофамин, который по аксонам поступает к базальным ганглиям головного мозга. Поражение черного вещества приводит к нарушению пластического тонуса мышц и связано с неврологическим заболеванием – болезнью Паркинсона. Паркинсонизм проявляется в нарушении тонких содружественных движений, функции мимической мускулатуры и в проявлении непроизвольных мышечных сокращений, или тремора.

Тонкая регуляция пластического тонуса при игре на скрипке, письме, выполнении графических работ обеспечивается черным веществом. В то же время при длительном удержании определенной позы происходят пластические изменения в мышцах,

что обеспечивает наименьшие затраты энергии. Регуляция этого процесса обеспечивается клетками черной субстанции.

Нейроны ядер глазодвигательного и блокового нервов регулируют движения глаз вверх, вниз, к носу и вниз к углу носа. Нейроны добавочного ядра глазодвигательного нерва (ядро Якубовича) регулируют просвет зрачка и кривизну хрусталика.

Рефлекторные функции. Функционально самостоятельными структурами среднего мозга являются бугры четверохолмия. Их основная функция заключается в организации ориентировочных рефлексов на внезапные, еще не распознанные зрительные или звуковые сигналы. Активация среднего мозга в этих случаях через гипоталамус приводит к повышению тонуса мышц, учащению сокращений сердца; происходит подготовка к избеганию, к оборонительной реакции.

Вопросы для самоконтроля

1. Назовите рефлекторные функции продолговатого мозга.
2. Какие защитные рефлексы реализует продолговатый мозг?
3. Опишите рефлексы поддержания позы продолговатого мозга.
4. Какие жизненно важные центры находятся в продолговатом мозге?
5. Какие функции выполняет варолиев мост?
6. Какие сенсорные функции осуществляет средний мозг?
7. В чем заключается проводниковая функция среднего мозга?
8. Посредством каких ядер реализуется двигательная функция среднего мозга?
9. Какие ориентировочные рефлексы регулируются с участием среднего мозга?

12. Физиология мозжечка

12.1. Структура коры мозжечка, афферентные связи, особенности электрофизиологических процессов

Кора мозжечка представлена тремя слоями (рис. 93):

- самый поверхностный слой – молекулярный – состоит из параллельных волокон и разветвлений дендритов и аксонов нейронов нижележащих слоев. В нижней части молекулярного слоя расположены тела корзинчатых нейронов. Здесь же в молекулярном слое имеется некоторое количество звездчатых клеток;

- вентральнее молекулярного слоя находится ганглиозный слой грушевидных нейронов, в котором сосредоточены тела клеток Пуркинье. Эти крупные клетки ориентированы вертикально по отношению к поверхности коры мозжечка. Их дендриты поднимаются вверх и широко ветвятся в молекулярном слое и содержат множество шипиков, на которых образуют синапсы параллельные волокна молекулярного слоя. Аксоны клеток Пуркинье представляют собой единственный выход из коры мозжечка;

- под ганглиозным слоем лежит зернистый слой, который содержит большое число тел клеток-зерен, или гранулярных клеток. По некоторым подсчетам их число может достигать 10 млрд. Аксоны клеток-зерен поднимаются вертикально вверх в молекулярный слой и там Т-образно ветвятся. Ветви идут параллельно поверхности коры и образуют синапсы на дендритах других клеток. Здесь же в гранулярном слое лежат клетки Гольджи, аксоны которых подходят к клеткам-зернам.

Афферентный вход к нейронному аппарату коры осуществляется по трем системам нервных волокон (рис. 93):

- лазающие, или ползучие, волокна, идущие из нижних олив продолговатого мозга; нижняя олива получает афференты от нескольких восходящих путей спинного мозга и из центров голов-

ного мозга; лазающие волокна широко ветвятся и подобно лианам оплетают дендриты клеток Пуркинье, формируя на них синапсы;

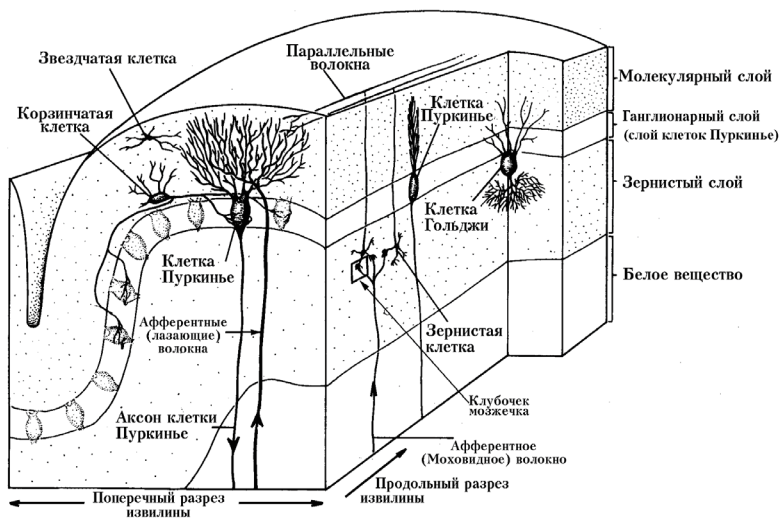


Рис. 93. Слои коры мозжечка и афферентные волокна

– моховидные, или мшистые, волокна, идущие от ядер моста и оканчивающиеся на клетках-зернах; мшистые волокна многократно ветвятся и образуют синапсы на множестве клеток коры мозжечка;

– адренергические волокна, поступающие в кору мозжечка из голубоватого пятна в среднем мозгу (представляет собой скопление из нескольких нейронов, аксоны которых способны диффузно выбрасывать норадреналин в межклеточное пространство). Вероятно, эти нейроны выполняют нейромодуляторную функцию и могут изменять возбудимость нейронов, локализованных в коре мозжечка.

Особенности электрофизиологических процессов в клетках коры мозжечка (рис. 94)

Нейрофизиологические исследования Дж. Экклса показали, что корзинчатые и звездчатые клетки, которые заканчиваются

синапсами на клетках Пуркинье, вызывают в них тормозные постсинаптические потенциалы (ТПСП) и подавление импульсной активности. Клетки Гольджи тормозят клетки-зерна по принципу обратной связи.



Рис. 94. Схема передачи сигналов в коре мозжечка:
 ПК – клетки Пуркинье, КК – корзинчатые клетки, ЗК – зернистые клетки,
 ГК – клетки Гольджи, КЯ – клетки глубоких ядер

Таким образом, большинство связей, опосредованных интернейронами коры мозжечка, являются тормозными. Исключение составляют только клетки-зерна, которые возбуждаются от моховидных волокон и сами через Т-образно ветвящиеся аксоны активируют все остальные интернейроны коры мозжечка. Однако конечный эффект этой активации опять-таки сводится к торможению.

Клетки Пуркинье, которые представляют собой выход функциональной системы, могут возбуждаться прямо через лазящие волокна и опосредованно через моховидные волокна и клетки-зерна. Возникающие под действием этого возбуждения разряды клеток Пуркинье, согласно электрофизиологическим данным, вызывают в конечном счете торможение нейронов ядер мозжечка. Эти факты свидетельствуют о том, что деятельность всей нейрональной системы коры мозжечка сводится к торможе-

нию ядер, над которыми надстроена кора. Очевидно, механизм этого торможения можно представить следующим образом.

В покое клетки Пуркинье обладают фоновой электрической активностью, которая вызывает тоническое торможение нейронов в ядрах мозжечка. Возбуждение клеток Пуркинье через систему лазающих или моховидных волокон приводит к увеличению частоты импульсных разрядов этих нейронов и, как следствие, к усилению торможения ядер мозжечка. Напротив, торможение клеток Пуркинье, вызванное звездчатыми или корзинчатыми клетками, сопровождается растормаживанием нейронов в ядрах мозжечка. Сами же ядра мозжечка, обладающие постоянной тонической активностью, через нисходящие пути регулируют уровень возбудимости центров спинного мозга и мышечный тонус.

Согласно гипотезе, высказанной Дж. Экклсом, большое количество тормозных нейронов в коре мозжечка предотвращает длительную циркуляцию возбуждения по нейронным цепям. Любой возбуждающий импульс, приходя в кору мозжечка, превращается в торможение примерно за 100 мс. Так происходит как бы автоматическое стирание предшествующей информации, которое позволяет коре мозжечка участвовать в регуляции быстрых движений.

12.2. Функции мозжечка и их нарушения

Мозжечок как надсегментарный орган, входящий в систему регуляции движений (рис. 95), выполняет следующие важные функции:

- 1) регуляция позы и мышечного тонуса;
- 2) сенсомоторная координация позных и целенаправленных движений;
- 3) координация быстрых целенаправленных движений, осуществляемых по команде из больших полушарий.

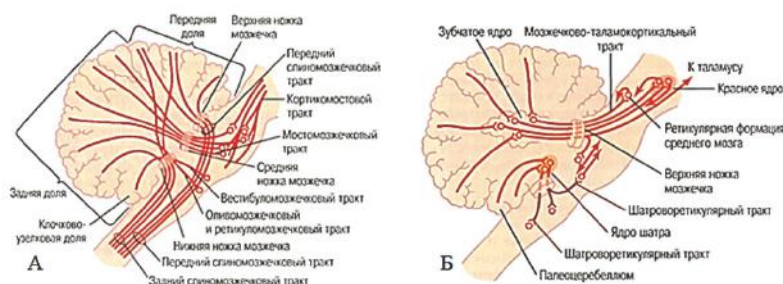


Рис. 95. Проекционные связи мозжечка

Функции мозжечка логично рассматривать в соответствии с топической классификацией его отделов, основанной на характере афферентных и эфферентных связей.

Медиальная червячная зона коры мозжечка в наибольшей степени связана с реализацией первой функции, т. е. с управлением тонусом, позой и равновесием тела. В эту зону коры мозжечка, а также в клочково-узловую долю поступает афферентная информация, сигнализирующая о позе и состоянии локомоторного аппарата. После обработки этой информации от коры мозжечка через ядро шатра импульсы направляются к латеральному вестибулярному ядру (Дейтерса), к ретикулярной формации ствола и оттуда к спинальным центрам по ретикулярно- и преддверно-спинномозговым путям.

Таким образом, вся система работает по принципу обратной связи и обеспечивает срочную регуляцию антигравитационного тонуса.

Промежуточная зона коры мозжечка, связанная с шаровидным и пробковидным ядрами, имеет афферентные входы от спинномозговых путей. Также через ядра моста промежуточная зона коры мозжечка получает информацию от двигательной области коры больших полушарий. Эта информация поступает через коллатерали корково-спинномозгового пути и сигнали-

зирует о готовящемся целенаправленном движении. Сопоставление приходящей по этим двум путям информации позволяет промежуточной зоне мозжечка участвовать в координации целенаправленных движений с рефлексамии поддержания позы, в выборе позы оптимальной для выполнения движения. Нисходящие команды от промежуточной зоны коры мозжечка через вставочное ядро идут к красному ядру и далее по красномиедерно-спинномиеговому пути к моторным центрам спинного мозга.

Латеральная, филогенетически наиболее молодая, зона коры полушарий мозжечка через корково-мосто-мозжечковый путь получает афферентный вход от различных ассоциативных зон коры больших полушарий. По этим афферентным путям в кору полушарий мозжечка поступает информация о замысле движения. Далее эта зона дает эфферентные проекции к зубчатому ядру. В полушариях и зубчатом ядре мозжечка эта информация преобразуется в программу движения, которая по мозжечково-таламо-корковому пути поступает в двигательные зоны коры больших полушарий. В дальнейшем двигательный акт реализуется за счет нисходящих команд, идущих от двигательной коры в спинной мозг по корково-спинномиеговому пути. Кроме того, от зубчатого ядра мозжечка через красное ядро могут распространяться прямые нисходящие воздействия к спинальным центрам.

Эта сложная система регуляции движений с наличием обратных связей между мозжечком и корой больших полушарий (рис. 96) позволяет полушариям мозжечка участвовать в организации быстрых целенаправленных движений, протекающих без учета информации, идущей от восходящих сенсорных путей спинного мозга. Такие движения возникают в спорте, при игре на музыкальных инструментах и при некоторых других видах деятельности.

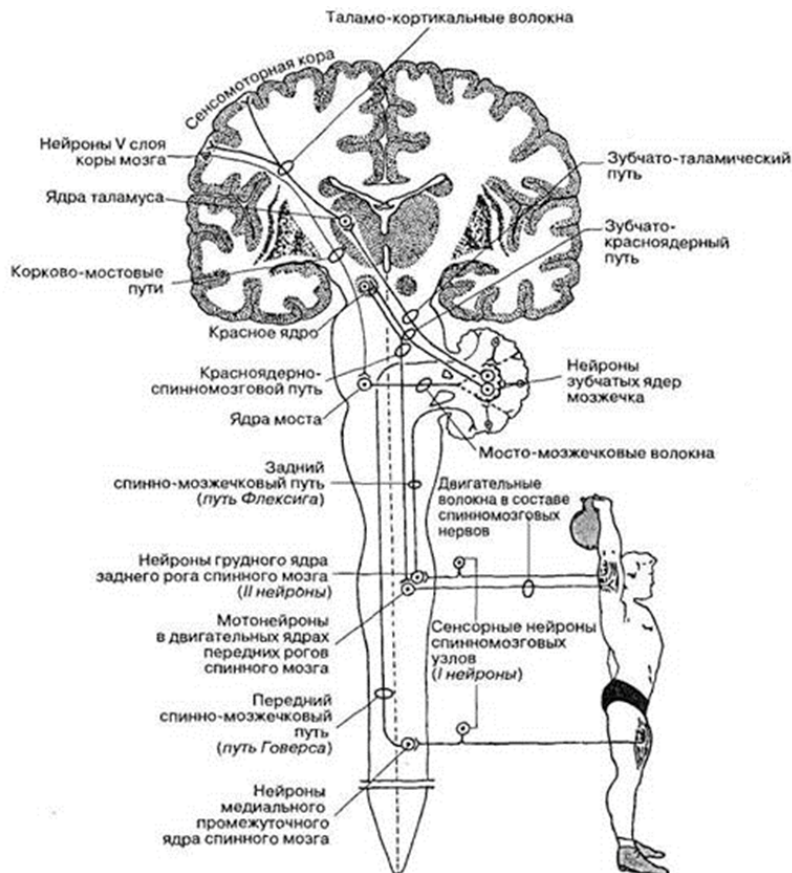


Рис. 96. Место мозжечка в системе организации движений

Экспериментальные исследования функций мозжечка показали, что этот отдел головного мозга участвует не только в регуляции движений, но и включен в систему контроля висцеральных функций. Раздражение мозжечка вызывает целый ряд вегетативных рефлексов, таких, например, как расширение зрачков, повышение артериального давления и т. д. Удалению мозжечка сопутствуют нарушения сердечно-сосудистой деятельности, ды-

хания, моторной и секреторной функций желудочно-кишечного тракта. Электрофизиологическими методами в мозжечке обнаружены висцеральные проекции внутренних органов.

Основные функции мозжечка определяют и нарушения его деятельности. Согласно классическим представлениям Л. Лючиани, сформулированным еще в конце XIX в., при частичном и общем поражении мозжечка наблюдаются симптомы: атония, астения и астазия.

Атония характеризуется ослаблением мышечного тонуса. После удаления мозжечка у приматов сразу наблюдается падение мышечного тонуса и, как следствие, неспособность поддерживать определенную позу.

Обычно атония сопровождается *астенией*, которая характеризуется слабостью и быстрой утомляемостью. Возможно, атония и астения связаны, в первую очередь, с выпадением функции мозжечка контролировать позно-тонические рефлексy.

Астазия проявляется в способности мышц производить колебательные и дрожательные движения. Мышечный тремор особенно выражен в начале и конце движения, что в значительной мере препятствует завершению целенаправленного движения. Этот симптом называется нарушением сенсомоторной координации позных и целенаправленных движений.

Кроме того, страдают содружественные движения – появляются симптомы *асинергии*. В результате асинергии происходит рассогласование программы движения и целостное движение состоит не из одновременных содружественных актов, а из последовательности ряда простых движений. Так, например, касание рукой кончика носа мозжечковый больной осуществляет в три приема.

Асинергия сочетается с *дисметрией*, или утратой размерности движения. Движения становятся преувеличенно размаши-

стыми, теряют свою точность, в результате чего цель достигается только после многократных ошибок.

У мозжечковых больных деформируется походка – *атаксия*. Атаксическая походка характеризуется широко расставленными ногами и избыточными движениями, из-за которых больного как пьяного «бросает» из стороны в сторону.

Нарушение координации быстрых целенаправленных движений при удалении или травмах мозжечка может вызвать *адиадохокинез* – неспособность выполнять быструю последовательность противоположных движений, например, сгибание и разгибание пальцев.

Вопросы для самоконтроля

1. На какие три слоя делится кора мозжечка?
2. По каким волокнам осуществляется вход в кору мозжечка?
3. В чем заключается особенность адренергических волокон?
4. Опишите особенности электрофизиологических процессов в клетках коры мозжечка.
5. Каким образом клетки Пуркинье получают импульсы?
6. Назовите функции мозжечка в связи с топической классификацией его отделов.
7. Опишите основные нарушения функций мозжечка.

13. Физиология промежуточного мозга

13.1. Таламус, его функциональное значение

Топографически и функционально промежуточный мозг подразделяется на эпиталамус, таламус и гипоталамус. Таламус, или зрительный бугор, представляет собой состоящее из скопления серого вещества объемистое тело яйцевидной формы. Нижней и латеральной поверхностью таламус сращен с соседними частями мозга. Медиальная поверхность зрительного бугра образует боковую стенку полости III желудочка. Таламус является крупным подкорковым образованием, через которое в кору больших полушарий проходят разнообразные афферентные пути.

Морфофункциональная организация таламуса

Нервные клетки таламуса группируются в большое количество ядер (до 120), которые топографически разделяют на переднюю, заднюю, срединную, медиальную и латеральную группы. По функции таламические ядра можно разделить на четыре группы: специфические, неспецифические, ассоциативные и моторные.

В **специфических**, или проекционных, ядрах таламуса происходит синаптическое переключение сенсорной информации с аксонов восходящих афферентных путей на следующие, конечные нейроны, отростки которых идут в соответствующие сенсорные проекционные области коры больших полушарий. Повреждение специфических ядер приводит к необратимому выпадению определенных видов чувствительности.

Среди основных проекционных ядер таламуса можно выделить *заднее вентральное ядро*, которое является специфическим ядром соматосенсорной системы, к которому подходят восходящие волокна спинно-таламического тракта и системы медиальной петли, несущие информацию от кожных рецепторов туловища, проприоцепторов мышц и суставного аппарата, и за-

днемедиальное вентральное ядро, к которому подходят соответствующие пути от ядер тройничного нерва, осуществляющего иннервацию лицевой части головы. Специфичность данных нейронов проявляется также в том, что каждый из них возбуждается одним типом рецепторов по соматотопическому принципу. Этот принцип организации сохраняется и на более высоком уровне в соматосенсорной проекционной области коры больших полушарий (постцентральная извилина), с которой задний вентральный комплекс связан восходящими и нисходящими путями.

Специфическим ядром зрительной сенсорной системы (рис. 97) является *латеральное коленчатое тело (ЛКТ)*, имеющее прямые связи с затылочными (зрительными) проекционными областями коры больших полушарий. ЛКТ имеет слоистую структуру и организовано также по топическому принципу. Аксоны, идущие в ЛКТ из зрительного тракта, распределяются в нем с поразительной четкостью: три слоя ЛКТ связаны с ипсилатеральным (расположенном на той же стороне) глазом, а три остальных – с контрлатеральным. В каждом из слоев ЛКТ аксоны зрительного тракта вступают в синаптический контакт с четко ограниченными группами клеток. У млекопитающих некоторые нейроны ЛКТ обладают цветоспецифичными рецепторными полями и могут возбуждаться или, наоборот, тормозиться в зависимости от длины волны светового стимула. Таким образом, нейроны ЛКТ, как и нейроны сетчатки, принимают участие в анализе зрительной информации.

Восходящие пути слуховой системы, идущие из каудальных холмиков и по волокнам латеральной петли, проецируются в специфическое таламическое ядро (рис. 97) – *медиальное коленчатое тело (МКТ)*, от которого начинается путь, достигающий первичной слуховой коры в верхней части височных долей. Медиальное коленчатое тело состоит из мелкоклеточной и круп-

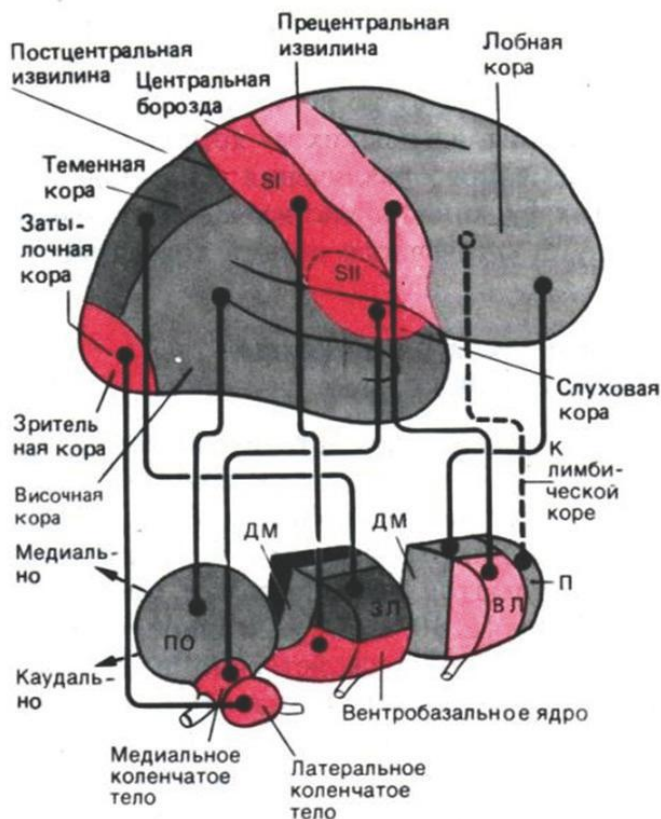


Рис. 97. Связи специфических ядер таламуса

ноклеточной частей и обладает тонотопической специализацией своих нейронов. Так, например, нервные клетки мелкоклеточной части МКТ имеют довольно узкую настройку на восприятие звуков различной высоты и принимают участие в анализе и передаче акустической информации.

Таким образом, таламус является посредником, в котором сходятся все раздражения от внешнего мира (кроме запахов) и, видоизменяясь здесь, направляются к подкорковым и корковым центрам (рис. 98).

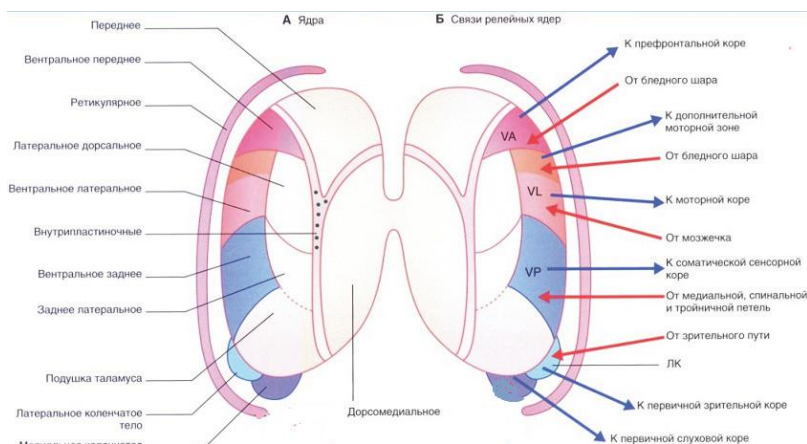


Рис. 98. Связи ядер таламуса

В специфические ядра таламуса проецируются афференты не только от экстероцепторов и рецепторов двигательного аппарата. Электрофизиологические исследования показали, что в заднем вентральном комплексе таламуса имеются области проекций блуждающего и чревного нервов, чувствительные волокна которых несут информацию от интероцепторов. В то же время таламус как надсегментарный центр рефлекторной деятельности имеет связи с гипоталамусом, где сосредоточены главные вегетативные центры. Эти связи характерны для передних ядер таламуса и создают материальную предпосылку для участия этой структуры в системе регуляции висцеральных функций организма.

Следующую функциональную группу ядер таламуса составляют так называемые *ассоциативные ядра*. В отличие от специфических ядер они не могут быть отнесены к какой-либо одной сенсорной системе и получают афферентные импульсы от специфических проекционных ядер. Три ядра этой группы имеют связи с главными ассоциативными областями коры: *ядро подушки* связано с ассоциативной зоной теменной и височной коры,

заднее латеральное ядро – с теменной корой, *дорсальное медиальное ядро* – с лобной долей. Четвертое ядро – *переднее* – имеет связи с лимбической корой больших полушарий. Предполагается, что ассоциативные ядра участвуют в высших интегративных процессах, однако их функция изучена еще недостаточно.

К *моторным ядрам* таламуса относится *вентролатеральное ядро*, которое имеет вход от мозжечка и базальных ганглиев и одновременно дает проекции в моторную зону коры больших полушарий. Это ядро включено в систему регуляции движений, разрушение некоторых его участков ослабляет симптомокомплекс болезни Паркинсона.

Последнюю большую группу ядер таламуса образуют *неспецифические ядра*, которые функционально связаны с ретикулярной формацией ствола. К числу этих ядер относится *медианная и внутрипластинчатая группы* ядер таламуса, которые получают афферентные входы от волокон, восходящих из ретикулярной формации и, кроме того, имеет двусторонние связи со специфическими ядрами таламуса. В отличие от специфических ядер с локальными проекциями в коре, филогенетически более древние неспецифические ядра имеют диффузные проекции во все области коры. Этой структурной особенностью обусловлены их название и функция, которая состоит в регуляции возбудимости и электрической активности корковых нейронов.

13.2. Гипоталамус как центр нейроэндокринной регуляции

Гипоталамус является важной структурой, к которой поступает вся необходимая информация о сохранении гомеостатических параметров или их отклонении от заданного значения, т. е. осуществляется получение афферентных сенсорных сигналов от периферических рецепторов (рис. 99). Кроме того, централь-

ные рецепторы самих гипоталамических нейронов непосредственно воспринимают изменения состава крови и ликвора.

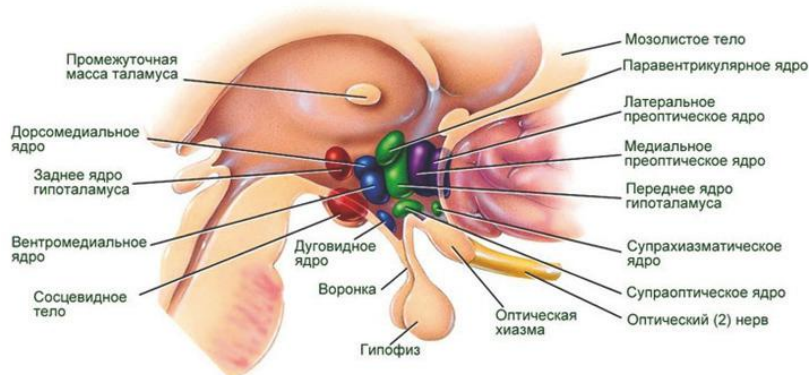


Рис. 99. Ядра гипоталамуса

В гипоталамусе имеется обильная сеть кровеносных капилляров, ни одна другая область мозга так густо ими не насыщена. Через стенки этих капилляров способны проходить такие растворенные в крови вещества, которые в других областях мозга никогда не попадут в его ткань из крови (или наоборот) в связи с особенностями строения гематоэнцефалического барьера (в области гипоталамуса этот барьер снижен). Нейроны гипоталамуса имеют специфические рецепторы для связывания некоторых компонентов крови. Так, например, у одних клеток гипоталамуса существуют глюкорецепторы, взаимодействующие с молекулами глюкозы, а у других – рецепторы, связывающие тот или иной гормон.

Различные группы гипоталамических нейронов используют для своих обменных процессов только определенные гуморальные факторы, т. е. обладают селективностью. Если их внутренняя потребность в таком веществе не удовлетворяется, они приходят в состояние возбуждения. Различные группы однородных

нейронов образуют разные мотивационные центры гипоталамуса. Специализация нейронов может состоять и в том, что одни из них активируются снижением уровня глюкозы в крови, а другие – повышением, есть нейроны, чувствительные к величине осмотического давления, уровня норадреналина в крови и т. д.

Возбуждение нейронов мотивационных центров происходит постепенно: по мере нарастания метаболической потребности достигается критический уровень их деполяризации и вследствие этого нейроны начинают ритмически генерировать потенциалы действия до тех пор, пока потребность не будет удовлетворена. Это триггерный механизм деятельности, которая происходит периодически: нейроны ритмически разряжаются при возникновении потребности и успокаиваются, когда потребность будет удовлетворена.

Мотивационные центры гипоталамуса взаимодействуют с ретикулярной формацией, активность которой повышает общий уровень бодрствования и этим способствует эффективности действий, направленных на удовлетворение потребности. Гипоталамус имеет двусторонние связи со структурами лимбической системы мозга – именно этим определяется эмоциональная окраска мотивированного поведения. Наконец, у гипоталамуса существуют двусторонние связи с корой больших полушарий, в особенности с лобными долями, необходимыми как для создания двигательных программ, так и для определения эмоциональных аспектов поведения. Если возникает метаболическая потребность, то больше других структур чувствительный к этому гипоталамус активирует все связанные с ним области мозга, выполняя тем самым пейсмекерную функцию. В свою очередь связанные с гипоталамусом структуры мозга способны тормозить или усиливать его активность. Особая роль в этом отношении принадлежит коре, тормозящие влияния

которой могут подавить или отсрочить удовлетворение той или иной потребности.

Таким образом, гипоталамус, обладающий всей информацией о состоянии внутренней среды организма, способен управлять ее гомеостатическими параметрами с помощью нервных и эндокринных механизмов регуляции на основе уже имеющихся, накопленных ранее резервов. В гипоталамусе расположены важнейшие центры, организующие поддержание постоянства внутренней среды (гомеостаз) и приспособление внутренней среды к изменению условий жизнедеятельности (гомеокинез).

Центр теплорегуляции включает в себя структуры, регулирующие теплообразование, и структуры, регулирующие теплоотдачу. Раздражение ядер задней группы приводит к повышению температуры в результате повышения теплопродукции за счет усиления обменных процессов и дрожания скелетной мускулатуры. Стимуляция паравентрикулярных ядер приводит к изменению теплоотдачи в результате усиления потоотделения, расширения просвета кожных сосудов, а также к торможению мышечного дрожания. Нейроны центра терморегуляции чувствительны к изменениям температуры притекающей к ним крови.

Центр голода и насыщения, регулирующий сложное пищевое поведение, связан с нейронными группировками в средних и наружных ядрах. Нейроны центра голода возбуждаются при снижении содержания питательных веществ (глюкозы, аминокислот, жирных кислот) в крови. Нейроны центра насыщения возбуждаются при достаточном повышении содержания в крови питательных веществ или каких-то особых веществ, выделяемых пищеварительным трактом при его деятельности. Чувствительность отдельных нейронных группировок этого центра к «голодной» или «сытой» крови лежит в основе запуска сложного пищевого поведения и его прекращения.

Центр жажды и ее удовлетворения организован сходным образом. Стимуляция структур, расположенных снаружи от супраоптического ядра, ведет к резкому увеличению потребления воды, разрушение этих структур – к почти полному отказу от воды. Возбуждение центра жажды связано с чувствительностью его нейронов к повышению осмотического давления крови при недостатке воды в организме. Это включает целый комплекс сложных поведенческих реакций поиска воды и питья, направленных на снижение осмотического давления крови, омывающей мозг, до нормальной величины. Возбуждение центров голода и жажды сопровождается соответствующими субъективными переживаниями.

Центр регуляции полового поведения, расположенный в гипоталамусе, участвует в регуляции комплекса функций, связанных с размножением. При повреждениях средних областей гипоталамуса описаны случаи превращения вторичных мужских половых признаков в женские.

В гипоталамусе имеются структуры, принимающие участие в регуляции цикла «бодрствование – сон». Раздражение латеральной базальной преоптической области мозга у животных обладает выраженным гипногенным действием. Стимуляция этой области вызывает развитие сна или изменение электрической активности, характерной для сна; разрушение нарушает развитие сна. У людей поражение гипоталамуса часто сопровождается нарушениями сна и изменениями ЭЭГ, характерными для сна. Переход от сна к бодрствованию и наоборот сопровождается комплексом изменений всех вегетативных процессов. Во время сна преобладает тонус парасимпатической системы, во время бодрствования – симпатической. Супрахиазматическое ядро гипоталамуса – важнейшее звено в организации биоритмов, центрального механизма «биологических часов», организующих суточные циклы.

В гипоталамусе выделяют три нерезко разграниченные области: переднюю, среднюю и заднюю. В определенных его участках осуществляется трансформация нервных импульсов в эндокринный процесс. Крупные нейроны переднего гипоталамуса синтезируют гормоны вазопрессин (супраоптическое ядро) и окситоцин (паравентрикулярное ядро). В срединной области гипоталамуса образуются рилизинг-факторы. Одни из этих факторов играют роль гипофизарных стимуляторов (либерины), другие – ингибиторов (статины). В дополнение к тем нейронам, аксоны которых проецируются в гипофиз или в портальную систему гипофиза, другие нейроны этого же ядра отдают аксоны во многие участки головного мозга. Таким образом, один и тот же гипоталамический нейропептид может выполнять функции нейrogормона и медиатора или модулятора синаптической передачи.

В задней области гипоталамуса расположены ядра, состоящие из рассеянных крупных клеток, среди которых находятся скопления мелких клеток. Клетки этих ядер дают начало одной из так называемых проекционных систем гипоталамуса в продолговатый и спинной мозг.

Спереди от сосцевидных тел выступает дно III желудочка мозга в виде серого бугра, образованного тонкой пластинкой серого вещества. Этот выступ вытягивается в воронку, переходящую в дистальном направлении в гипофизарную ножку и далее в заднюю долю гипофиза. Таким образом, гипоталамус образован комплексом нервно-проводниковых и нейросекреторных клеток. В связи с этим регулирующие влияния гипоталамуса передаются к эффекторам, в том числе к железам внутренней секреции, не только с помощью гипоталамических нейrogормонов, переносимых с током крови и, следовательно, действующих гуморально, но и по эфферентным нервным волокнам.

Значительна роль гипоталамуса в регуляции и координации функций вегетативной нервной системы. В регуляции функции ее симпатической части участвуют ядра задней области гипоталамуса, а функции парасимпатической части вегетативной нервной системы регулируют ядра его передней и средней областей. Стимуляция передней и средней областей гипоталамуса вызывает реакции, характерные для парасимпатической нервной системы – урежение ЧСС, усиление перистальтики кишечника, повышение тонуса мочевого пузыря и др., а раздражение задней области гипоталамуса проявляется усилением симпатических реакций – учащением ЧСС и т. д.

С состоянием вегетативной нервной системы тесно связаны вазомоторные реакции гипоталамического происхождения.

Гипофиз, деление на зоны, их функциональное значение

Гипофиз – железа внутренней секреции, он располагается в специальном углублении основания черепа, «турецком седле», и при помощи ножки связан с основанием мозга (рис. 100).

В гипофизе выделяют переднюю долю (аденогипофиз – железистый гипофиз) и заднюю долю (нейрогипофиз).

Нейрогипофиз образован окончаниями нервных клеток, тела которых находятся в гипоталамусе. В расширенных терминалях этих аксонов хранятся два гормона: окситоцин и вазопрессин, которые синтезируются в передней части гипоталамуса. Аденогипофиз по гистологическому строению состоит из шести типов клеток, секретирующих различные гормоны: гормон роста, адренокортикотропный гормон, тиреотропный гормон, пролактин, фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны, меланоцитостимулирующий гормон. Выделяют также промежуточную часть передней доли гипофиза, синтезирующую интермедин.

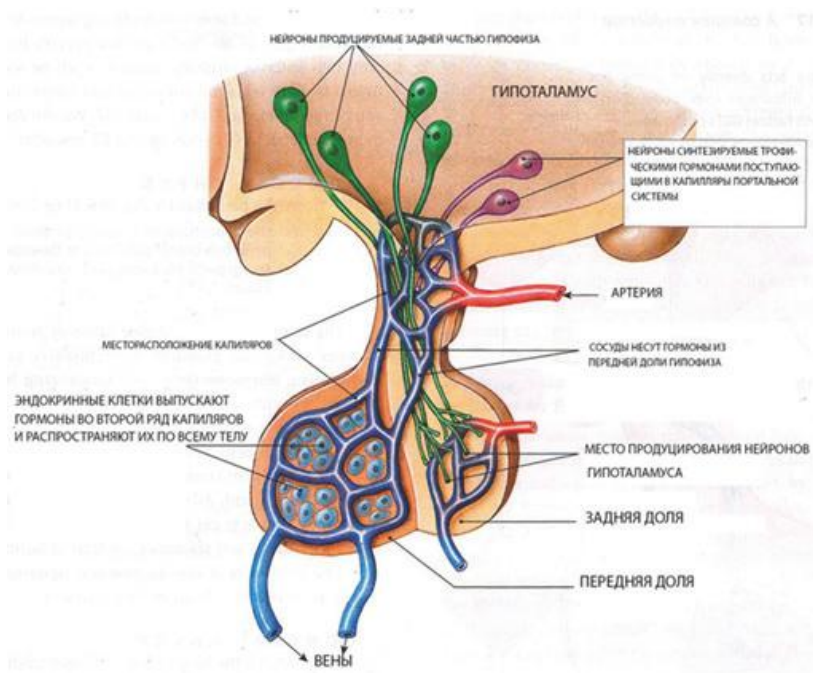


Рис. 100. Схема строения гипофиза

13.3. Эпифиз, его роль в регуляции функций организма

Эпифиз, или шишковидная железа, – непарная эндокринная железа нейроглиального происхождения, расположенная в эпифизе, в бороздке между верхними холмиками четверохолмия крыши среднего мозга (рис. 101). Иногда она имеет форму сосновой шишки, чаще бывает округлой формы. Масса железы у новорожденных – 8 мг, у детей с 10 лет и у взрослых – около 120 мг. Особенности кровоснабжения эпифиза являются большая скорость кровотока и отсутствие гематоэнцефалического барьера.

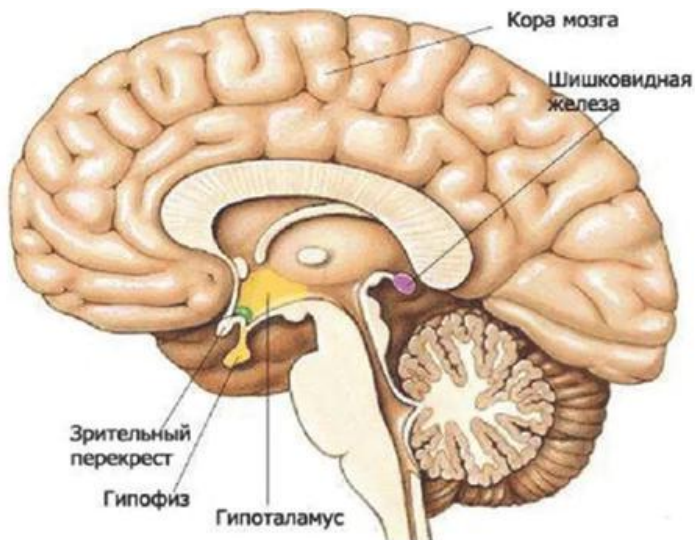


Рис. 101. Расположение эпифиза (шишковидной железы) в мозге

Иннервируется эпифиз постганглионарными волокнами нейронов симпатической нервной системы, тела которых расположены в верхних шейных ганглиях. Эндокринную функцию выполняют пинеалоциты, которые синтезируют и секретируют в кровь и в ликвор гормон мелатонин. Мелатонин является производным аминокислоты триптофана и образуется через ряд последовательных ее превращений.

Транспортируется кровью в свободной форме, период полураспада составляет 25 мин, действует на клетки-мишени, стимулируя 7-TMS-рецепторы и систему внутриклеточных посредников. Кроме пинеалоцитов эпифиза мелатонин активно синтезируется в эндокринных клетках (апудоцитах) желудочно-кишечного тракта и других клетках, секреция которых у взрослых людей на 90 % определяет его содержание в циркулирующей крови. Содержание мелатонина в крови имеет выраженный суточный ритм и составляет днем около 7 пг/мл, в ночное время – около

250 пг/мл у детей от 1 до 3 лет, около 120 пг/мл у подростков и около 20 пг/мл у людей старше 50 лет.

Основные физиологические эффекты мелатонина в организме

Мелатонин участвует в регуляции биоритмов эндокринных функций и метаболизма организма за счет экспрессии в клетках гипоталамуса и гипофиза гена, являющегося составной частью эндогенных часов организма (рис. 102).

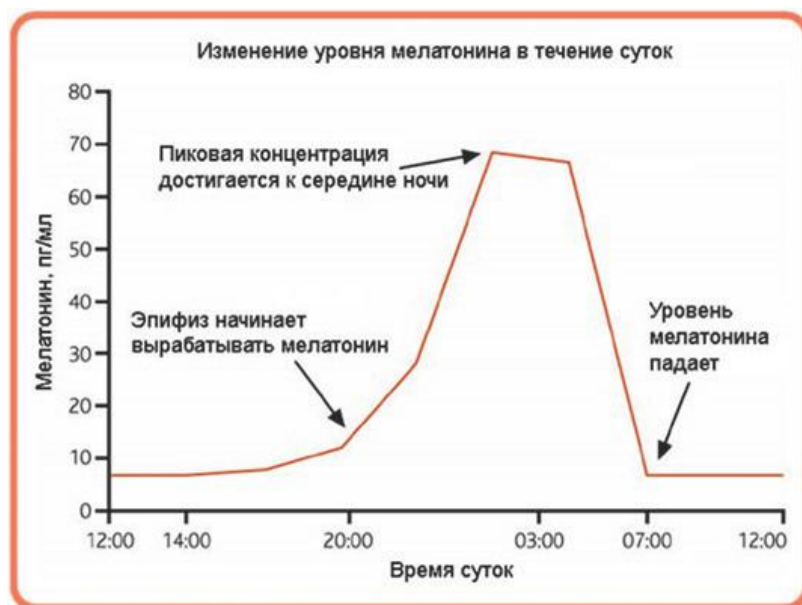


Рис. 102. Изменение уровня мелатонина по времени суток

Мелатонин ингибирует синтез и секрецию гонадолиберина и гонадотропинов, а также модулирует секрецию других гормонов аденогипофиза. Он активирует гуморальный и клеточный иммунитет, обладает противоопухолевой активностью, оказывает радиопротекторное действие, увеличивает диурез.

Регуляция синтеза и секреции мелатонина подчинена суточному ритму и зависит от уровня освещенности (рис. 99). Сигналы, используемые для регуляции образования мелатонина в эпифизе, поступают к нему от светочувствительных ганглиозных клеток сетчатки по ретиногипоталамическому пути, от нейронов наружного коленчатого тела – по геникулогипоталамическому и от нейронов ядер шва – по серотонинергическому путям. Сигналы, поступающие из сетчатки, оказывают модулирующее влияние на активность пейсмекерных нейронов супрахиазматического ядра гипоталамуса. От них эфферентные сигналы проводятся к нейронам паравентрикулярного ядра гипоталамуса, от последних – к преганглионарным нейронам симпатической нервной системы верхних грудных сегментов спинного мозга и далее – к ганглионарным нейронам верхнего шейного узла, которые своими аксонами иннервируют эпифиз.

Возбуждение нейронов супрахиазматического ядра, вызванное освещением сетчатки, сопровождается торможением активности ганглионарных нейронов верхнего шейного узла, снижением высвобождения в эпифизе норадреналина и снижением секреции мелатонина. Снижение освещенности сопровождается повышением выделения из нервных окончаний норадреналина, который через β -адренорецепторы стимулирует синтез и секрецию мелатонина. Существуют возрастные закономерности синтеза мелатонина (рис. 103). С возрастом выработка мелатонина уменьшается. Для каждого человека мелатониновая кривая достаточно индивидуальна. Причем значимое уменьшение выработки мелатонина у большинства начинается после 40 лет, в то время как у долгожителей отмечен довольно высокий уровень этого гормона.

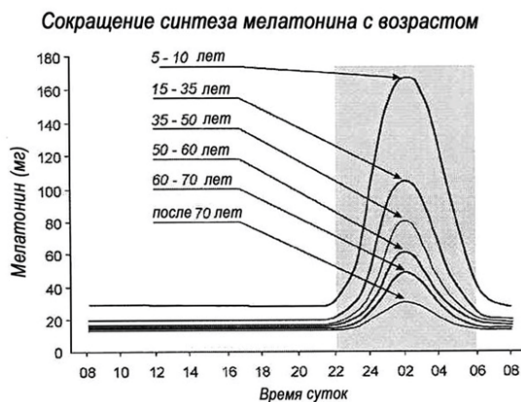


Рис. 103. Возрастные изменения синтеза мелатонина

Кроме того, наблюдается изменение синтеза мелатонина по сезонам. Уровень мелатонина в крови у человека минимален в период с мая по июль, т. е. в период максимальной продолжительности светового дня и освещенности.

В эти же месяцы максимального значения достигает амплитуда между минимальным (дневным) и максимальным (ночным) уровнями мелатонина в течение суток. Видимо, именно с этим связаны сезонные изменения общей активности и эмоционального состояния человека (рис. 104).

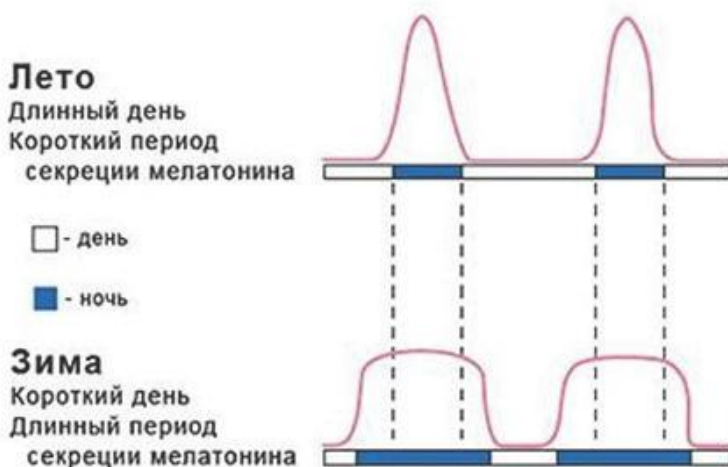


Рис. 104. Сезонные изменения секреции мелатонина

Вопросы для самоконтроля

1. На какие отделы подразделяется промежуточный мозг?
2. Назовите группы ядер таламуса по функциональному признаку.
3. Объясните роль специфических ядер тамуса.
4. Какова роль неспецифических ядер таламуса в восходящих активирующих влияниях на кору больших полушарий?
5. От каких ядер получают импульсы ассоциативные ядра таламуса?
6. В чем заключается роль гипоталамуса как центра нейро-эндокринной регуляции?
7. Какие важнейшие центры, организующие поддержание постоянства внутренней среды, расположены в гипоталамусе?
8. Какова роль передней, средней и задней частей гипоталамуса в регуляции функций организма?
9. На какие зоны делят гипофиз?
10. В чем функциональное значение аденогипофиза и нейрогипофиза?

14. Физиология конечного мозга

14.1. Базальные ганглии, их роль в организации поведения

Базальные ганглии, или базальные ядра, – это скопление серого вещества мозга в толще белого вещества полушарий большого мозга (преимущественно в лобных долях). Их называют подкорковыми ядрами основания конечного мозга (см. описание в разд. 3.6).

Афферентные связи базальных ядер (рис. 105, 106). Считается, что афферентным входом базальных ядер является неостриатум, т. е. хвостатое тело и скорлупа. Выделяют *три основных входящих* потока афферентации:

- первый (ретикуло-таламо-стриарный путь) несет сенсорную информацию от таламуса;
- второй поток афферентации идет от среднего мозга (преимущественно от черной субстанции);
- третий (кортико-стриарный путь) – от коры больших полушарий, в том числе от сенсорных зон коры, от двигательных зон (пирамидная и экстрапирамидная кора), от передней ассо-

циативной области, а также от поясной извилины.



Рис. 105. Связи базальных ганглиев: ЧВ – черное вещество; ВЯ – вентральные ядра; ИЛЯ – интралинкварное ядро; «+» – возбуждающие и «-» – тормозные влияния

Представительства зон коры в неостриатуме имеют хорошо очерченные соматотопические проекции.

Например, передние области мозга связаны с головкой хвостатого ядра.

Эфферентные и внутрибазальные связи базальных ядер.

Установлено, что бледный шар является основной структурой базальных ядер, от которой идут эфферентные пути практически ко всем отделам центральной нервной системы. Многочисленные связи бледного шара с таламусом, скорлупой, хвостатым ядром, средним мозгом, гипоталамусом и соматосенсорной системой коры свидетельствуют об его участии в организации простых и сложных форм поведения.

От неостриатума, т. е. хвостатого ядра и скорлупы, также идут многочисленные пути. Самый мощный из них – это путь к бледному шару, посредством которого неостриатум также связан практически со всей ЦНС. Кроме того, от неостриатума идут прямые пути к черной субстанции, к красному ядру, к вестибулярным ядрам, к оgrade, к медиальной группе ядер таламуса, к мозжечку, а также к спинному мозгу (к γ -мотонейронам).

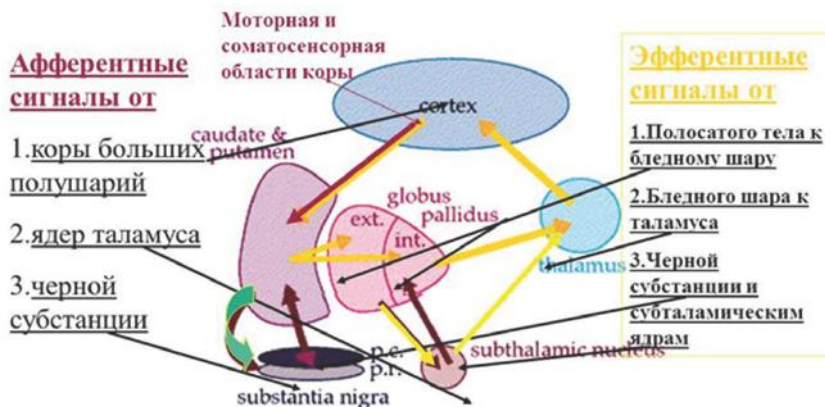


Рис. 106. Аfferентные и эfferентные связи базальных ганглиев

Не исключено наличие прямых путей и к коре больших полушарий, хотя основная часть информации от хвостатого ядра и скорлупы к коре проходит последовательно через бледный шар и таламус. В целом между неостриатумом и корой больших полушарий имеется замкнутый круг связей: неостриатум – бледный шар – таламус – кора полушарий головного мозга – неостриатум.

Особый интерес представляют связи неостриатума с черной субстанцией, так как нарушение этих связей приводит к развитию патологии (например, болезни Паркинсона). Взаимодействие черной субстанции и хвостатого ядра основано на прямых и обратных связях между ними. Так, показано, что стимуляция хвостатого ядра усиливает активность нейронов черной субстанции. С другой стороны, выявлено, что стимуляция черной субстанции увеличивает содержание дофамина в хвостатом ядре, а разрушение черной субстанции снижает его. Показано, что дофамин синтезируется в клетках черной субстанции, а затем со скоростью 0,8 мм/ч транспортируется к синапсам нейронов хвостатого ядра. При недостатке дофамина в хвостатом ядре (например, при дисфункции черной субстанции) бледный шар растормаживается, активизирует спинно-стволовые системы, что приводит к двигательным нарушениям в виде ригидности мышц (болезнь Паркинсона).

В отношении ограда известно, что она образует двусторонние связи с различными долями коры больших полушарий головного мозга, с обонятельными луковицами, с черной субстанцией среднего мозга, со скорлупой, хвостатым ядром, миндалевидным комплексом, таламусом и бледным шаром. Это указывает на то, что ограда играет какую-то важную функцию, в том числе в регуляции движений. Но в целом вопрос, касающийся функций ограды, остается открытым.

Общее представление о двигательных функциях базальных ядер. Считается, что базальные ядра совместно с черной субстанцией регулируют двигательные автоматизмы; обеспечивают нормальное распределение тонуса; адекватную динамику движения.

Одной из основных функций базальных ядер, по мнению многих исследователей, является их участие в формировании двигательных программ. В частности, предполагается, что базальные ядра, подобно мозжечку, используются в качестве системы, в которой уточняется программа выполнения сложных движений (автоматизмов и произвольных движений). Иначе говоря, базальные ядра, подобно мозжечку, рассматриваются как составная часть экстрапирамидной системы. При этом полагают, что для формирования двигательной программы информация от ассоциативных участков коры, т. е. от мест, где зарождается «замысел» движения (параллельно потоку информации к мозжечку), поступает к неостриатуму, т. е. к хвостатому ядру и скорлупе.

От неостриатума информация идет по двум каналам:

- 1) к черной субстанции, от которой она возвращается к неостриатуму (дофаминергический путь) и одновременно через таламус к двигательной коре больших полушарий;
- 2) к бледному шару, откуда через таламус достигает двигательной коры.

Таким образом, вся информация, поступающая к двигательной коре от неостриатума, бледного шара и черной субстанции, идет через таламус. Поступив в двигательную кору, информация (т. е. уточненная программа действия) используется для управления движением. С этой целью двигательная кора посылает к мышцам двигательные команды по пирамидному и экстрапирамидному путям к α -мотонейронам спинного мозга. При нарушении

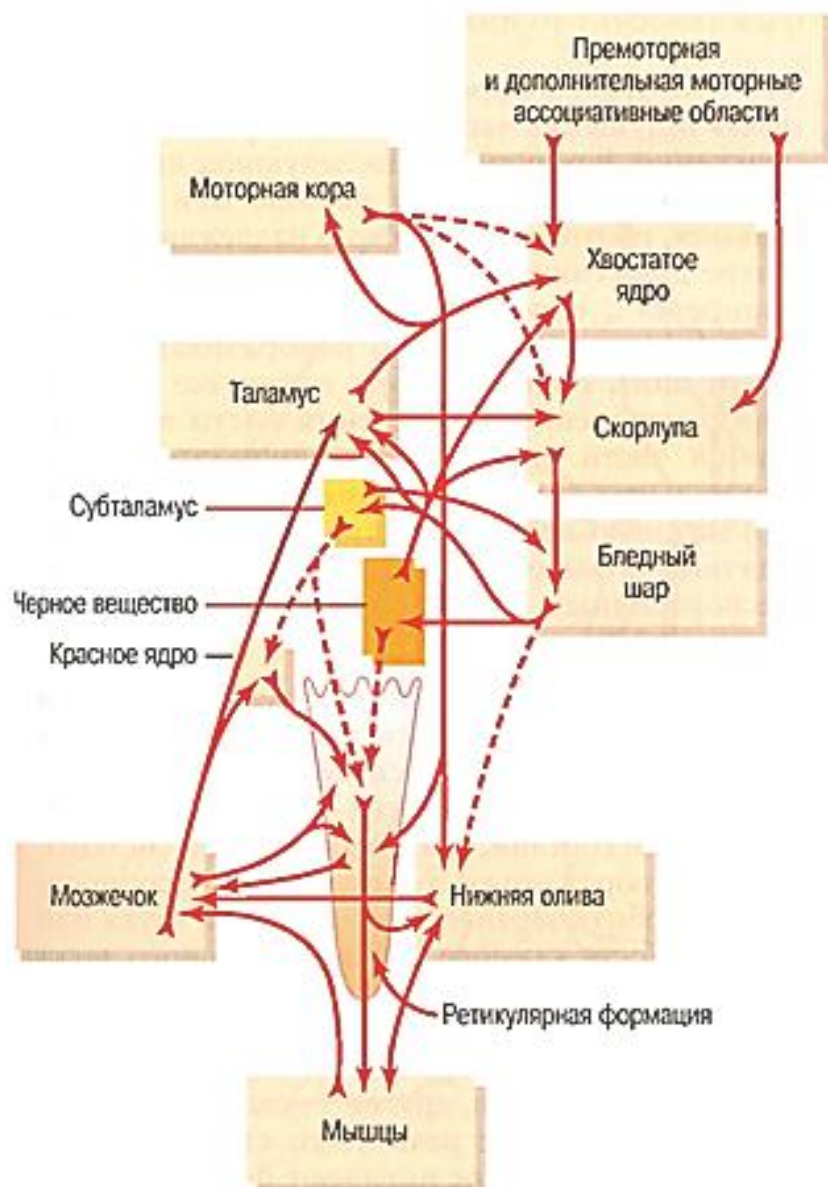


Рис. 107. Схема прямых и обратных связей в системе организации движений

всех описанных выше связей происходят изменения в двигательной сфере человека (рис. 107).

Имеются сведения о том, что от черной субстанции идут также нисходящие пути к γ -мотонейронам спинного мозга и (или) к клеткам Реншоу, благодаря чему черная субстанция способна непосредственно контролировать активность α -мотонейронов спинного мозга. Не исключается, что и бледный шар имеет прямой выход к структурам ствола мозга, в частности к ретикулярной формации, а от нее к ретикулоспинальному пути. Но эти влияния, вероятно, не имеют решающего значения в процессах управления движением. Итак, путь «ассоциативная кора – неостриатум – бледный шар (и параллельно – черная субстанция) – таламус – двигательная кора» играет важную роль в процессах управления движением.

Рассмотрим более подробно сведения об участии неостриатума, черной субстанции и бледного шара в процессах управления движением.

Двигательные функции неостриатума (хвостатого ядра и скорлупы). Хвостатое ядро и скорлупа (неостриатум) осуществляют тормозный контроль над поведенческими реакциями организма.

В частности, неостриатум осуществляет тормозной контроль за деятельностью бледного шара, в результате чего достигается максимальная точность и экономичность совершаемых двигательных актов. Значение неостриатума отчетливо выявляется при сравнении поведения стриарных и таламических кошек (т. е. с сохраненными базальными ядрами и без них соответственно). Таламические кошки, в отличие от стриарных, не могут самостоятельно умываться, находить и поедать пищу, выполнять другие более сложные движения. При поднесении таламической кошке пищи ко рту животное облизывает ее, но не захватывает в рот,

жует, но не глотает, хотя при помещении пищи на корень языка — глотает. Все это связано с тем, что таламические кошки имеют повышенную двигательную активность, которая носит хаотичный и непоследовательный характер. Эти данные говорят о том, что одна из важных функций неостриатума состоит в обеспечении необходимой последовательности реакций при реализации сложных безусловных рефлексов.

Эффекты повреждения неостриатума. У людей поражение неостриатума, т. е. скорлупы и хвостатого ядра, а также разрушение его связей с бледным шаром и субталамическим ядром приводит к выраженной гипотонии и гиперкинезам. Гиперкинезы проявляются в таких явлениях как атетоз (медленные тонические червеобразные движения дистальных отделов конечностей, например пальцев рук), хорей (быстрые, излишние движения конечностей, языка, лица, мягкого неба; они проявляется тем, что пациенты гримасничают, причмокивают, прищуривают глаза, вытягивают губы, а их походка напоминает своеобразный танец), торсионный спазм, или торсионная дистония (медленные, вычурные вращательные, или штопорообразные, движения туловища), спастическая кривошея, баллизм, или гемибаллизм (размашистые движения, преимущественно в проксимальных отделах конечностей одной половины тела).

Представленные данные говорят о том, что базальные ядра являются интегративными центрами организации моторики.

14.2. Функциональная организация коры больших полушарий

Высшим отделом ЦНС является кора большого мозга (кора больших полушарий). Она обеспечивает совершенную организацию поведения на основе врожденных и приобретенных в онтогенезе функций.

Кора большого мозга имеет следующие морфофункциональные особенности:

- многослойность расположения нейронов;
- модульный принцип организации;
- соматотопическая локализация рецептирующих систем;
- экранный, т. е. распределение внешней рецепции на плоскости нейронального поля коркового конца анализатора;
- зависимость уровня активности от влияния подкорковых структур и ретикулярной формации;
- наличие представительства всех функций нижележащих структур ЦНС;
- цитоархитектоническое распределение на поля;
- наличие в специфических проекционных сенсорных и моторной системах вторичных и третичных полей с ассоциативными функциями;
- наличие специализированных ассоциативных областей;
- динамическая локализация функций, выражающаяся в возможности компенсаций функций утраченных структур;
- перекрытие в коре большого мозга зон соседних периферических рецептивных полей;
- возможность длительного сохранения следов раздражения;
- реципрокная функциональная взаимосвязь возбуждающих и тормозных состояний;
- способность к иррадиации возбуждения и торможения;
- наличие специфической электрической активности.

По времени образованию в филогенезе кора большого мозга делится на древнюю (archicortex), старую (paleocortex) и новую (neocortex). Древняя кора наряду с другими функциями имеет отношение к обонянию и обеспечению взаимодействия систем мозга. Старая кора включает поясную извилину, гиппокамп. У новой коры наибольшее развитие величины, дифференциации функций

отмечается у человека. Толщина новой коры колеблется от 1,5 до 4,5 мм и максимальна в передней центральной извилине.

Морфофункциональные единицы коры:

1. Колонки – одна из основных морфофункциональных единиц коры – комплекс, называемый колонкой клеток, который проходит через все корковые слои и состоит из клеток, расположенных на одном перпендикуляре к поверхности коры. Клетки в колонке тесно связаны между собой и получают общую афферентную веточку из подкорки. Каждая колонка клеток отвечает за восприятие преимущественно одного вида чувствительности.

2. Слои – второй комплекс клеток новой коры. Слой ориентирован в горизонтальной плоскости. Полагают, что мелкоклеточные I-й и IV-й слои состоят в основном из воспринимающих элементов и являются «входами» в кору. Крупноклеточный V-й слой – выход из коры в подкорку, а средnekлеточный III-й слой – ассоциативный, связывающий между собой различные корковые зоны.

Функции отдельных зон новой коры определяются особенностями ее структурно-функциональной организации, связями с другими структурами мозга, участием в восприятии, хранении и воспроизведении информации при организации и реализации поведения, регуляции функций сенсорных систем, внутренних органов. Особенности структурно-функциональной организации коры большого мозга обусловлены тем, что в эволюции происходила кортикализация функций, т. е. передача коре большого мозга функций нижележащих структур мозга. Однако эта передача не означает, что кора берет на себя выполнение функций других структур.

Ее роль заключается:

1) в коррекции возможных нарушений функций взаимодействия с ней систем;

2) более совершенном, с учетом индивидуального опыта, анализе сигналов и организации оптимальной реакции на эти сигналы;

3) в формировании в своих и в других заинтересованных структурах мозга памятных следов о сигнале, его характеристиках, значении и характере реакции на него. В дальнейшем, по мере автоматизации реакция начинает выполняться подкорковыми структурами.

Территории коры резко различаются по своим функциям:

– большая часть древней коры входит в систему обонятельного анализатора;

– старая и промежуточная кора, будучи тесно связанной с древней корой как системами связей, так и эволюционно, не имеет прямого отношения к обонянию. Они входят в состав системы, регулирующей вегетативные реакции и эмоциональные состояния организма;

– новая кора – совокупность конечных звеньев различных воспринимающих (сенсорных) систем (корковых концов анализаторов).

Принято выделять в зоне того или иного анализатора проекционные, или первичные, и вторичные поля, а также третичные поля, или ассоциативные зоны (рис. 108).

Первичные поля получают информацию через минимальное количество переключений в подкорке (в зрительном бугре, или таламусе, промежуточного мозга). На этих полях как бы спроецирована поверхность периферических рецепторов. В этих зонах происходит восприятие определенных параметров объектов, т. е. создаются (интегрируются) образы, поскольку данные участки мозга отвечают на определенные изменения объектов: на их форму, ориентацию, скорость движения и т. п.

Кроме того, локализация функций в первичных зонах многократно дублируется по механизму, напоминающему голографию, когда каждый самый маленький участок запоминающего устройства содержит сведения обо всем объекте. Поэтому достаточно сохранности небольшого участка первичного сенсорного поля, чтобы способность к восприятию почти полностью сохранилась.

Основные представители первичных зон: в затылочной области – поле 17, где спроецирована сетчатка; в височной – поле 41, где спроецирован Кортиев орган; в прецентральной области – поле 4, где осуществляется проекция проприорецепторов в соответствии с расположением мускулатуры; в постцентральной – поля 1 и 3, где спроецированы экстерорецепторы в соответствии с их распределением в коже.



Рис. 108. Примеры функциональных зон мозга

Вторичные поля получают проекции от органов чувств через дополнительные переключения в подкорке, что позволяет производить более сложный анализ того или иного образа. Вторичные зоны представлены полями 6 и 8 (двигательный анализатор),

5 и 7 (кожный анализатор), 18 и 19 (зрительный анализатор), 22 (слуховой анализатор).

Третичные поля, или ассоциативные зоны, получают информацию от неспецифических подкорковых ядер, в которых суммируется информация от нескольких органов чувств, что позволяет анализировать и интегрировать тот или иной объект в еще более абстрагированной и обобщенной форме. Эти области называются также зонами перекрытия анализаторов. Третичные зоны представлены обширными участками лобной области (поля 9, 10, 44, 45 и 46), нижнетеменной (поля 39 и 40), височно-теменно-затылочной (поле 37). «Психологические» зоны коры (5, 7, 19, 42) вызывают оценку (или ассоциацию) различной информации. Они окружают надкраевую (маргинальную) долю и тесно взаимосвязаны с ней, поэтому нарушение в этой доле влияет на обобщение информации и его понимание.

«Свободные», «незанятые» центрами анализаторов поля коры расположены преимущественно в области лобного полюса, а также между височной и затылочной долями. Они относятся к ассоциативной зоне. Эта зона важна для творческого и критического мышления, для программирования своих действий, для сличения результата с программой и т. д. Для всех анализаторов характерен соматотопический принцип организации проекции на кору большого мозга периферических рецептирующих систем. Так, в сенсорной области коры второй центральной извилины имеются участки представительства локализации каждой точки кожной поверхности, в двигательной области коры каждая мышца имеет свою топику (свое место), раздражая которую можно получить движение данной мышцы. В слуховой области коры имеется топическая локализация определенных тонов (тонотопическая локализация), повреждение локального участка слуховой области коры приводит к потере слуха на определенный тон.

Точно так же в проекции рецепторов сетчатки глаза на зрительное поле коры 17 имеется топографическое распределение. В случае гибели локальной зоны поля 17 изображение не воспринимается, если оно падает на участок сетчатки, проецирующийся на поврежденную зону коры большого мозга.

Особенностью корковых полей является экранный принцип функционирования. Этот принцип заключается в том, что рецептор проецирует свой сигнал не на один нейрон коры, а на поле нейронов, которое образуется их коллатеральными и связями. В результате сигнал фокусируется не точка в точку, а на множестве разнообразных нейронов, что обеспечивает его полный анализ и возможность передачи в другие заинтересованные структуры.

Входные (афферентные) импульсы поступают в кору снизу, поднимаются к звездчатым и пирамидным клеткам III–V слоев коры. От звездчатых клеток IV слоя сигнал идет к пирамидным нейронам III слоя, а отсюда по ассоциативным волокнам – к другим полям, областям коры большого мозга. Звездчатые клетки III слоя переключают сигналы, идущие в кору, на пирамидные нейроны V слоя, отсюда обработанный сигнал уходит из коры к другим структурам мозга.

В коре входные и выходные элементы вместе со звездчатыми клетками образуют так называемые колонки – функциональные единицы коры, организованные в вертикальном направлении. Диаметр колонки – около 500 мкм, определяется она зоной распределения коллатералей восходящего афферентного таламокортикального волокна. Соседние колонки имеют взаимосвязи, организующие участки множества колонок в организации той или иной реакции. Возбуждение одной из колонок приводит к торможению соседних.

Каждая колонка может иметь ряд ансамблей, реализующих какую-либо функцию по вероятностно-статистическому принци-

пу. Этот принцип заключается в том, что при повторном раздражении в реакции участвует не вся группа нейронов, а ее часть. Причем каждый раз часть участвующих нейронов может быть разной по составу, т. е. формируется группа активных нейронов (вероятностный принцип), среднестатистически достаточная для обеспечения нужной функции (статистический принцип).

Как уже упоминалось, разные области коры большого мозга имеют разные поля, определяющиеся по характеру и количеству нейронов, толщине слоев и т. д. Наличие структурно различных полей предполагает и разное их функциональное предназначение: сенсорное, моторное и ассоциативное.

Сенсорные области. Кортикальные зоны сенсорных систем имеют свою топографию, и на них проецируются определенные афференты проводящих систем. Кортикальные зоны разных сенсорных систем перекрываются. Помимо этого в каждой сенсорной системе коры имеются полисенсорные нейроны, которые реагируют не только на «свой» адекватный стимул, но и на сигналы других сенсорных систем.

Кожная рецептирующая система проецируется на заднюю центральную извилину. Здесь имеется строгое соматотопическое деление. На верхние отделы этой извилины проецируются рецептивные поля кожи нижних конечностей, на средние – туловища, на нижние отделы – руки, головы (рис. 109).

На заднюю центральную извилину в основном проецируются болевая и температурная чувствительность. В коре теменной доли (поля 5 и 7), где также оканчиваются проводящие пути чувствительности, осуществляется более сложный анализ: локализация раздражения, дискриминация, стереогноз.

Зрительная система представлена в затылочной доле мозга: поля 17, 18, 19. Центральный зрительный путь заканчивается в поле 17; он информирует о наличии и интенсивности зритель-



Рис. 109. Соматосенсорные зоны

ного сигнала. В полях 18 и 19 анализируются цвет, форма, размеры, качества предметов.

Слуховая система проецируется в поперечных височных извилинах (извилины Гешля), в глубине задних отделов латеральной (сильвиевой) борозды (поля 41, 42, 52). Именно здесь заканчиваются аксоны задних бугров четверохолмий и латеральных коленчатых тел.

Обонятельная система проецируется в области переднего конца гиппокампальной извилины (поле 34). Кора этой области имеет не шести-, а трехслойное строение. При раздражении этой области отмечаются обонятельные галлюцинации, ее повреждение ведет к аносмии (потеря обоняния). Вкусовая система проецируется в гиппокампальной извилине по соседству с обонятельной областью коры (поле 43).

Моторные области. Впервые Г. Фритч и Э. Гитциг (1870) показали, что раздражение передней центральной извилины мозга (поле 4) вызывает двигательную реакцию. Данная область на-

зывается *моторной зоной* (рис. 110). Характерной особенностью ее клеточного строения является наличие гигантских пирамидных клеток Беца, длинные отростки которых в составе пирамидного пути достигают промежуточных и двигательных нейронов спинного мозга. В передней центральной извилине зоны, регулирующие движение конечностей, представлены по соматотопическому принципу (в верхних отделах извилины – контроль нижних конечностей, в нижних – верхних). Спереди от передней центральной извилины находятся *премоторные* поля 6 и 8. Они организуют не изолированные, а комплексные, координированные, стереотипные движения.



Рис. 110. Моторные зоны

Эти поля также обеспечивают регуляцию тонуса гладкой мускулатуры, пластический тонус мышц через подкорковые структуры. В реализации моторных функций принимают участие также вторая лобная извилина, затылочная, верхнетеменная области.

Дополнительная моторная область расположена на медиальной поверхности полушария. Диаметр этой области не превышает 2 см. Раздражение ее различных частей показывает, что в этой зоне имеется представительство мускулатуры всех частей тела. При раздражении дополнительной моторной области наблюдаются изменения позы, сопровождающиеся двусторонними движениями ног и туловища. Часто при стимуляции этой области возникают различные вегетативные реакции – изменение ширины зрачков, учащение сердцебиений и др. Предполагают, что дополнительная зона играет вспомогательную роль в управлении позой человека, которое осуществляется моторной и премоторной областями.

Двигательная область коры, как никакая другая, имеет большое количество связей с другими зонами коры, чем, видимо, и обусловлено наличие в ней значительного числа полисенсорных нейронов.

Ассоциативные области. Все сенсорные проекционные зоны и моторная область коры занимают менее 20 % поверхности коры большого мозга. Остальная кора составляет ассоциативную область. Каждая ассоциативная область коры связана мощными связями с несколькими проекционными областями. Считают, что в ассоциативных областях происходит ассоциация сенсорной информации различной модальности. В результате формируются сложные элементы сознания. Ассоциативные области мозга у человека наиболее выражены в лобной, теменной и височной долях.

Каждая проекционная область коры окружена ассоциативными областями (рис. 111). Нейроны этих областей чаще полисенсорны, обладают большими способностями к обучению. Так, в ассоциативном зрительном поле 18 число нейронов, «обучающихся» условнорефлекторной реакции на сигнал, составляет

более 60 % от числа активных в фоне нейронов. Для сравнения: таких нейронов в проекционном поле 17 всего 10–12 %. Полисенсорность нейронов ассоциативной области коры обеспечивает их участие в интеграции сенсорной информации, взаимодействие сенсорных и моторных областей коры. В теменной ассоциативной области коры формируются субъективные представления об окружающем пространстве, о нашем теле. Это становится возможным благодаря сопоставлению соматосенсорной, проприоцептивной и зрительной информации.



Рис. 111. Ассоциативные зоны

Лобные ассоциативные поля имеют связи с лимбическим отделом мозга и участвуют в организации программ действия при реализации сложных двигательных поведенческих актов.

Особенности ассоциативных областей коры:

1) мультисенсорность нейронов, получающих не первичную, а достаточно обработанную информацию с выделением биологической значимости сигнала, что позволяет формировать программу целенаправленного поведенческого акта;

2) способность к пластическим перестройкам в зависимости от значимости поступающей сенсорной информации;

3) длительное хранение следов сенсорных воздействий (разрушение ассоциативных областей коры приводит к грубым нарушениям обучения, памяти).

Распределение функций по областям мозга не является абсолютным. Установлено, что практически все области мозга имеют полисенсорные нейроны, т. е. нейроны, реагирующие на различные раздражения. Например, при повреждении поля 17 зрительной области его функцию могут выполнять поля 18 и 19. Кроме того, разные двигательные эффекты раздражения одного и того же двигательного пункта коры наблюдаются в зависимости от текущей моторной деятельности. Если операцию удаления одной из зон коры провести в раннем детском возрасте, когда распределение функций еще не жестко закреплено, функция утраченной области практически полностью восстанавливается, т. е. в коре имеются проявления механизмов динамической локализации функций, позволяющих компенсировать функционально и анатомически нарушенные структуры.

Важной особенностью коры большого мозга является ее способность длительно сохранять следы возбуждения. Следовые процессы в спинном мозге после его раздражения сохраняются в течение секунды; в подкорково-стволовых отделах (в форме сложных двигательных-координаторных актов, доминантных установок, эмоциональных состояний) длятся часами; в коре мозга следовые процессы могут сохраняться по принципу обратной связи в течение всей жизни. Это свойство придает коре исключительное значение в механизмах ассоциативной переработки и хранения информации, накопления базы знаний.

Основные процессы, происходящие в коре, реализуются двумя состояниями: возбуждением и торможением, находящи-

мися в реципрокных отношениях. Тормозное влияние одной сенсорной системы на другие обеспечивает сосредоточенность внимания на одном процессе. Реципрокные отношения активности очень часто наблюдаются в активности соседних нейронов.

Отношение между возбуждением и торможением в коре проявляется в форме так называемого латерального торможения. При латеральном торможении вокруг зоны возбуждения формируется зона заторможенных нейронов (одновременная индукция), и она по протяженности, как правило, в два раза больше зоны возбуждения. Латеральное торможение обеспечивает контрастность восприятия, что в свою очередь позволяет идентифицировать воспринимаемый объект.

Помимо латерального пространственного торможения в нейронах коры после возбуждения всегда возникает торможение активности и, наоборот, после торможения – возбуждение – так называемая последовательная индукция.

В тех случаях, когда торможение не в состоянии сдерживать возбудительный процесс в определенной зоне, возникает иррадиация возбуждения по коре. Иррадиация может происходить от нейрона к нейрону, по системам ассоциативных волокон I слоя, при этом она имеет очень малую скорость – 0,5–2,0 м/с. Иррадиация возбуждения возможна и за счет аксонных связей пирамидных клеток III слоя коры между соседними структурами, в том числе между разными СС. Иррадиация возбуждения обеспечивает взаимоотношение состояний систем коры при организации условнорефлекторного и других форм поведения.

Наряду с иррадиацией возбуждения, которое происходит за счет импульсной передачи активности, существует иррадиация состояния торможения по коре. Механизм иррадиации

торможения заключается в переводе нейронов в тормозное состояние под влиянием импульсов, приходящих из возбужденных участков коры, например из симметричных областей полушарий.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие структуры входят в состав базальных ганглиев?
2. Как разделяются структуры базальных ганглиев по филогенетическому принципу?
3. Назовите афферентные связи базальных ганглиев.
4. Обозначьте эфферентные и внутрибазальные связи базальных ганглиев.
5. Назовите роль базальных ганглиев в организации движений.
6. Какие морфофункциональные особенности имеет кора большого мозга?
7. Как функционально различаются зоны коры по времени образования в филогенезе?
8. Какие поля принято выделять в зонах анализаторов?
9. Что представляют собой сенсорные области коры?
10. Какие части коры относятся к моторным областям?
11. Назовите роль ассоциативных областей коры.

15. Двигательная функция ЦНС

15.1. Иерархическая организация моторных систем

Сложность движений человека требует включения различных отделов ЦНС. В связи с этим система управления движениями представляет собой распределенную структуру, организованную по иерархическому принципу (рис. 112). Принципы этой организации:

- 1) трехуровневая система управления:
 - а) кора головного мозга;
 - б) ствол мозга;
 - в) спинной мозг;
- 2) иерархический принцип регуляции движений:
 - а) в спинном мозге заложены программы элементов основных движений;
 - б) в стволе мозга заложены программы отдельных цельных движений;
 - в) в коре головного мозга заложены программы сложных поведенческих актов;
- 3) включение готовых программ, заложенных в низших центрах, при выполнении какого-либо движения и формирование из этих простых программ более сложных высшими центрами.

Роль сенсорных систем в организации движения

Любую информацию из внешнего мира организм получает через сенсорные системы. Ответная реакция организма, как правило, включает двигательный компонент. Необходимые для осуществления движений моторные системы не только взаимодействуют с сенсорными, но и обнаруживают с ними определенное сходство функциональной организации в зеркальном отражении:

– сенсорные системы сначала раскладывают полученные сигналы окружающего мира на элементарные составляющие, чтобы потом построить из них внутреннюю картину внешнего окружения;

– моторные системы сначала строят внутренний образ предстоящей деятельности, а затем претворяют созданный план в действие, используя для этого скелетные мышцы.

Полученные от сенсорных систем сведения о качестве и интенсивности раздражителя используются моторными системами для кодирования информации о силе сокращения мышц. Два других важных сенсорных признака – локализацию и длительность действия раздражителя можно сопоставить с такими важными характеристиками моторной деятельности, как точность и скорость движений.

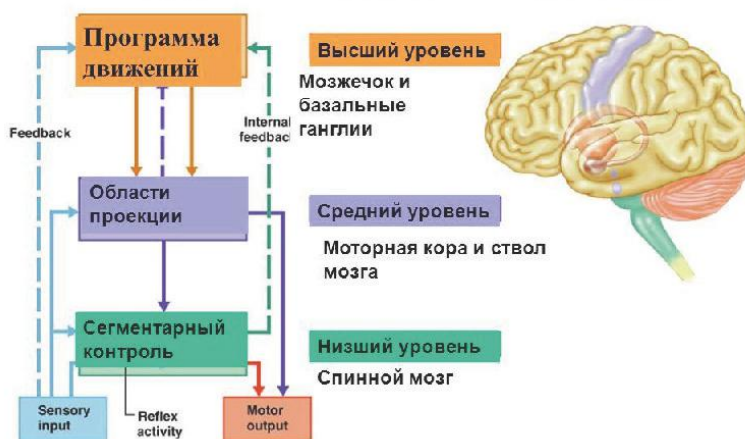


Рис. 112. Иерархический принцип организации движений

Каждый двигательный центр, на каком бы уровне он не находился, получает собственную квоту сенсорной информации. Нейроны локальных моторных аппаратов пользуются сенсор-

ным потоком от рецепторов мышц, сухожилий и суставов, от поверхностных и глубоких рецепторов кожи и от интерорецепторов внутренних органов. Двигательные центры ствола наряду с этой информацией используют в своей деятельности еще и сигналы от вестибулярных, зрительных и слуховых рецепторов. Моторная кора получает сумму необходимых сведений от сенсорной коры, а кроме того, она зависит от ассоциативных областей, уже интегрировавших все виды сенсорной информации. Непрерывное поступление сенсорной информации на всех уровнях организации моторных систем своевременно обеспечивает каждую двигательную структуру оперативной обратной связью, т. е. сведениями о том, как выполняется то или иное движение, достигается или нет намеченная цель: в соответствии с этими данными выполняемые движения постоянно корректируются.

Иерархический принцип регуляции движений

1. Функциональное объединение мотонейронов со вставочными нейронами, предназначенное для управления определенной частью тела, представляет собой *низшую моторную систему* (локальный моторный аппарат). Такие аппараты управляют разными частями тела: рукой, ногой, глазом. В каждом отдельном движении участвуют разные мышцы, которые находятся в реципрокных взаимоотношениях (сгибание-разгибание).

В любой низшей моторной системе содержатся программы всех возможных движений управляемой части тела, поэтому задача командных двигательных центров состоит в том, чтобы выбрать нужную программу. В самом простом варианте, когда движение совершается по запрограммированному механизму спинального рефлекса, этот выбор осуществляет сам локальный моторный аппарат в зависимости от характера сенсорной информации. Он может, например, прервать сгибание берущих какой-нибудь предмет пальцев, если этот предмет окажется сильно нагретым. Выбор

конкретной двигательной программы, как правило, определяется наиболее значимой сенсорной информацией, и чаще всего он состоит в предпочтении наиболее эффективных действий.

2. *Командные двигательные центры* расположены в стволе мозга и моторных областях коры, которые связаны с локальными моторными аппаратами нисходящими путями. Аксоны, образующие эти пути, оканчиваются либо прямо на мотонейронах спинного мозга, либо на вставочных нейронах. Существуют несколько параллельных нисходящих путей, которые участвуют в решении разных функциональных задач вследствие того, что любой двигательный центр организован соматотопически. Это значит, что его клетки специализируются на управлении только определенными мышцами. Их аксоны входят в состав проводящего пути, связанного с другими нейронами, которые имеют отношение к тем же самым мышцам.

3. Иерархия двигательных центров проявляется также в том, что высшие из них могут отменить или скорректировать команды низших. Спинальные двигательные центры могут обеспечить рефлекторную регуляцию длины и напряжения мышц и некоторые простейшие рефлексы. Двигательные структуры ствола контролируют, как осуществляются эти функции, а кроме того, распределяют мышечный тонус таким образом, чтобы можно было выбрать позу, необходимую для сидения, стояния или перехода к какому-либо движению. Вторичная и первичная моторная кора создают конкретную программу движений, т. е. выбирают из множества существующих вариантов наиболее подходящие сочетания. Ассоциативная кора замышляет общий план действий. Благодаря многочисленным обратным связям между разными иерархическими уровнями они обнаруживают не только субординацию, но одновременно относятся друг к другу как партнеры, согласованно решающие общую задачу.

Две анатомические структуры мозга играют важную роль в формировании движений и контроле за их выполнением: мозжечок и базальные ганглии. Они не имеют прямого выхода к мотонейронам и поэтому их трудно отнести к какому-то определенному иерархическому уровню. Мозжечок и базальные ганглии взаимодействуют с несколькими уровнями организации моторной системы и координируют их активность.

15.2. Двигательные программы спинного мозга и ствола

Спинной мозг выполняет следующие основные функции:

- рефлекторную, обеспечиваемую серым веществом;
- проводниковую, обеспечиваемую белым веществом (проводящими путями спинного мозга).

Выделяют следующие рефлексы спинного мозга:

- соматические – роль конечного звена в этих рефлексах играют скелетные мышцы, и поэтому все такие рефлексы представляют собой движения или их элементы; соматические рефлексы спинного мозга – это и есть элементы основных движений;
- вегетативные – роль конечного звена в этих рефлексах играют внутренние органы, сосуды и железы.

Проводящие пути спинного мозга делятся на несколько типов (описаны в разд. 3.1):

- восходящие (афферентные), несущие чувствительную информацию в высшие отделы ЦНС;
- нисходящие (эфферентные), несущие команды к двигательным соматическим и вегетативным нейронам;
- собственные, связывающие между собой отдельные сегменты спинного мозга.

Рефлексы спинного мозга можно объединить в четыре группы:

- 1) сгибательные;
- 2) разгибательные;

- 3) ритмические;
- 4) познотонические.

Сгибательные рефлексы делятся на фазные и тонические. Фазные рефлексы – это однократное сгибание конечностей при однократном раздражении кожи или проприорецепторов. Одновременно с возбуждением мотонейронов сгибателей происходит торможение мотонейронов разгибателей. Рефлексы, возникающие с рецепторов кожи, имеют защитное значение. Тонические сгибательные (локтевой и ахиллов – проприоцептивные, подошвенный – кожный), а также разгибательные рефлексы возникают при длительном растяжении мышц и их главное назначение – поддержание соответствующей позы. Тоническое сокращение скелетных мышц является фоновым для осуществления всех двигательных актов, осуществляемых с помощью физических сокращений мышц.

Разгибательные рефлексы также бывают фазными и тоническими. Они возникают с проприорецепторов мышц-разгибателей и являются моносинаптическими. Фазные рефлексы возникают в ответ на однократное раздражение мышечных рецепторов (например, при ударе по сухожилию четырехглавой мышцы). При этом возникает коленный разгибательный рефлекс вследствие сокращения четырехглавой мышцы. Мотонейроны мышц-сгибателей во время разгибательного рефлекса тормозятся. Фазные разгибательные рефлексы участвуют, как и сгибательные, в формировании акта ходьбы. Тонические разгибательные рефлексы представляют собой длительное сокращение мышц-разгибателей при длительном растяжении их сухожилий. Их роль – поддержание позы. В положении стоя тоническое сокращение мышц-разгибателей предотвращает сгибание нижних конечностей и обеспечивает сохранение вертикальной естественной позы. Тоническое сокращение мышц

спины удерживает туловище в вертикальном положении, обеспечивая осанку человека. Тонические рефлексы, направленные на растяжение мышц-сгибателей и разгибателей, также называют миотатическими.

Ритмические рефлексы – многократное повторное сгибание и разгибание конечностей. Поочередное сокращение и расслабление мышц-сгибателей и разгибателей осуществляется в результате взаимодействия процессов возбуждения и торможения в соответствующих центрах спинного мозга под влиянием импульсов, поступающих в мозг от проприорецепторов.

Рефлексы позы (позные) – это перераспределение мышечного тонуса, возникающее при изменении положения тела или отдельных его частей.

Ритмические рефлексы и рефлексы позы у человека осуществляются только под контролем отделов ЦНС.

Со многими рефлекторными дугами спинного мозга связаны типичные нейронные контуры. Важнейшие из этих контуров следующие:

- контур реципрокного торможения, например реципрокное торможение мышц-антагонистов (возбуждение мотонейрона сгибателя, сопровождается торможением мотонейрона разгибателя);

- контур возвратного торможения.

Наличие возвратного тормозного нейрона при α -мотонейроне чрезвычайно распространено в спинном мозге (где тормозные нейроны называются клетками Реншоу, а само торможение – торможением Реншоу). Благодаря этому достигается быстрое окончание движения, а следовательно, точность этого движения; кроме того, предупреждаются длительные разряды мотонейронов, приводящие к спазмам мышц.

15.3. Планирование будущих действий и вторичные моторные области

Планирование будущего движения осуществляется в дорсолатеральной префронтальной ассоциативной коре на основе информации, поступающей от заднетеменных сенсорных областей. Поступающая информация содержит, прежде всего, сведения о комплексе зрительных и соматосенсорных ощущений.

После анализа поступившей информации от префронтальной ассоциативной коры импульсы направляются к премоторным или вторичным моторным областям, создающим конкретный план будущих действий и непосредственно готовящих моторные системы к движению.

К вторичным двигательным областям относят премоторную кору и добавочную моторную область (поле 6), причем обе эти области организованы соматотопически. Премоторная кора находится непосредственно перед первичной моторной корой, а добавочная моторная область – на верхней стороне лобных долей у медиальных поверхностей продольной борозды. Импульсы от нейронов вторичной моторной коры направляются к первичной моторной коре и к подкорковым структурам, кроме того, некоторые аксоны ее нейронов входят в состав волокон кортикоспинального пути, спускающегося в спинной мозг.

Пучки волокон из премоторной области, направленные к стволу, включаются в состав медиального пути, в основном ретикулоспинального пути. Главной задачей премоторной области коры является контроль мышц туловища и проксимальных отделов конечностей. Эти мышцы особенно важны в начальной фазе выпрямления тела или движения руки к намеченной цели.

Добавочная моторная область контролирует последовательность движений, выполняющихся билатерально. Этот вид контроля осуществляется двумя способами: для проксимальных

мышц конечностей двигательные команды поступают непосредственно в спинной мозг, а для дистальных мышц – опосредованно через первичную моторную кору.

Вопросы для самоконтроля

1. Назовите принципы организации системы управления двигательными функциями.
2. Сколько и какие уровни выделяют в системе управления движениями?
3. В чем суть иерархической организации моторных систем?
4. Что означает соматотопическая организация двигательных центров?
5. Какие анатомические структуры мозга играют важную роль в формировании движений?
6. Назовите виды рефлексов спинного мозга.
7. Как осуществляется планирование будущих движений?
8. В чем заключается роль разных областей моторной коры в организации движения?

16. Автономная нервная система

16.1. Строение, классификация автономной нервной системы, функциональные особенности рефлекторной дуги и медиаторного звена

Согласно Международной анатомической номенклатуре, термин «автономная нервная система» (АНС) заменил все ранее существовавшие – «растительная», «висцеральная», «непроизвольная», «вегетативная». Анатомически автономная нервная система представлена ядерными образованиями, лежащими в головном и спинном мозге, нервными ганглиями и нервными сплетениями, иннервирующими гладкую мускулатуру всех органов, сердце и железы. Главная функция автономной нервной системы состоит в поддержании постоянства внутренней среды, или гомеостаза, при различных воздействиях организм. Наряду с этим автономная нервная система регулирует также деятельность и других органов, которые не участвуют родственно в поддержании гомеостаза (внутриглазные мышцы, половые органы).

Функциональная структура автономной нервной системы

На основании структурно-функциональных признаков, автономную нервную систему принято делить на симпатическую, парасимпатическую и метасимпатическую части. Из них первые две имеют центральные структуры и периферический нервный аппарат, метасимпатическая часть целиком находится на периферии в стенках внутренних органов.

Дуга автономного рефлекса, как и соматическая рефлекторная дуга, состоит из трех звеньев: чувствительного (афферентного, сенсорного), ассоциативного (вставочного) и эффекторного. В рефлекторной дуге вегетативной нервной системы одно афферентное звено, эфферентное звено состоит не из одного, а из двух нейронов (рис. 113).

Первое звено вегетативной рефлекторной дуги – это чувствительный (афферентный), первый по счету в вегетативной рефлекторной дуге нейрон, который находится в спинномозговых узлах или в чувствительных узлах черепных нервов. Периферический отросток такого нейрона, который начинается рецептором, берет начало в органах и тканях.

Центральный отросток в составе задних корешков спинномозговых нервов или в составе черепных нервов направляется к соответствующим ядрам в спинной или головной мозг.

Второе звено вегетативной рефлекторной дуги является эфферентным, поскольку несет импульсы от спинного или головного мозга к рабочему органу. Это эфферентный путь вегетативной рефлекторной дуги с двумя нейронами. Первый эфферентный нейрон (второй по счету в вегетативной рефлекторной дуге) располагается в вегетативных ядрах ЦНС и называется *вставочным*, так как он находится между афферентным звеном рефлекторной дуги и вторым (эфферентным) нейроном дуги. *Третий по счету нейрон* в вегетативной рефлекторной дуге (второй эфферентный) находится в периферических вегетативных узлах (ганглиях). Отростки этих нейронов направляются к органам, тканям и сосудам.

Отростки *первых* эфферентных нейронов, которые несут импульсы от ядер ВНС, к вегетативным ганглиям (узлам) образуют *преганглионарные* волокна. Преганглионарные волокна покрыты миелиновой оболочкой и выходят из головного и спинного мозга в составе корешков соответствующих черепных или спинномозговых нервов.

Волокна *вторых* эфферентных нейронов образуют *постганглионарные* волокна. В постганглионарных волокнах миелиновая оболочка отсутствует; эти волокна несут импульс от узлов к гладкой мускулатуре, железам и тканям.

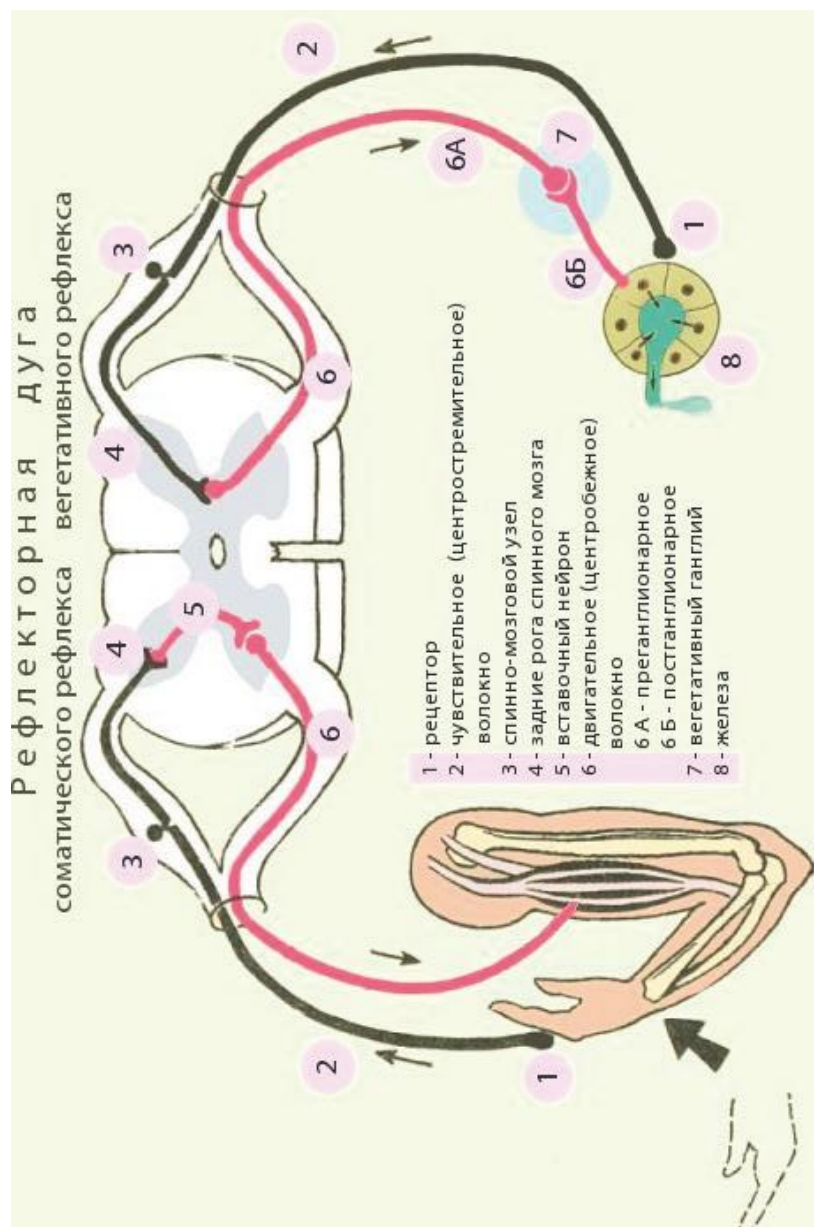


Рис. 113. Строение соматической и вегетативной рефлекторной дуги

В зависимости от уровня замыкания, т. е. расположения ассоциативного звена, различают местные, или ганглионарные, спинальные, бульбарные и иные рефлекторные дуги. Рефлексы, возникающие при раздражении чувствительных волокон, идущих в составе симпатических и парасимпатических нервов, вовлекают в деятельность не только автономную, но и соматическую нервную систему. Такое понимание справедливо для сегментарных и рефлекторных дуг более высокого порядка и не относится к местным периферическим дугам автономного рефлекса.

Наряду с общим для обеих (автономной и соматической) систем звеном существует и собственный афферентный путь автономной нервной системы, называемый особым, или висцеральным. Он создает основу для путей местных рефлексов, осуществляемых независимо, без участия ЦНС.

Висцеральная чувствительность обусловлена активностью пяти отдельных типов интероцепторов: механо-, хемо-, термо-, осмо- и ноцицепторов, называемых специфическими. Из них наиболее распространенными являются механорецепторы.

Среди механорецепторов внутренних органов известны рецепторы двух типов: быстро- и медленноадаптирующиеся.

Быстроадаптирующиеся механорецепторы характеризуются высоким порогом возбуждения, встречаются в основном в слизистой оболочке и серозном слое висцеральных органов и связаны преимущественно с миелиновыми волокнами. Характерной чертой быстроадаптирующихся рецепторов являются исключительная чувствительность к динамической фазе движения и сокращения.

Для медленноадаптирующихся механорецепторов, наоборот, характерна генерация сигналов в течение длительного периода раздражения или после окончания. Эти рецепторы имеются во всех внутренних органах и характеризуются низким порогом возбуждения. Такая особенность позволяет им быть спонтанно-

активными и направлять в нервные центры разнообразную информацию о сокращении, расслаблении, растяжении, смещении висцеральных органов. Медленноадаптирующиеся рецепторы связаны с тонкими миелинизированными и безмиелиновыми нервными волокнами.

Хеморецепторы активируются при изменении химического состава ткани, например напряжения CO_2 и O_2 в крови. В органах пищеварения выделены специальные рецепторы, чувствительные к действию только аминокислот или аминокислот и глюкозы.

Тепловые и холодовые терморецепторы также обнаружены по преимуществу в пищеварительном тракте.

Осморецепторы, ионорецепторы (например, натриевые) висцеральных органов обнаружены в печени. Частота их разрядов находится в прямой зависимости от осмотического давления жидкости. Существование специфических ионорецепторов еще окончательно не установлено, хотя их роль и отводится некоторым свободным нервным окончаниям.

Болевые ощущения возникают при чрезмерной стимуляции любого типа – растяжении, сокращении, действии химических стимулов.

Помимо специфических рецепторов имеются и другие, воспринимающие раздражение любой модальности, будь то механическое, химическое, термическое, осмотическое. Местом локализации таких полимодальных интерорецепторов является, например, слизистая оболочка пищеварительного тракта.

В зависимости от локализации рецепторного звена и эффекторного органа различают висцеро-висцеральные, висцеро-соматические, сомато-висцеральные, висцеро-дермальные, дермо-висцеральные и висцеро-сенсорные рефлексy.

1. Висцеро-висцеральные рефлексy возникают при возбуждении рецепторов, которые расположены во внутренних орга-

нах. Информация от них идет в ганглий, обрабатывается и по эфферентным путям возвращается в тот же орган, где возбудились рецепторы или в другой орган.

2. Висцеро-соматические рефлексы сопровождаются интегрированной реакцией висцеральных и соматических органов вследствие сегментарной иннервации некоторых органов – сердца, кишечника и др. Например, раздражение передней брюшной стенки может приводить к сокращению мышц живота или сокращению мышц – сгибателей конечностей. При холецистите, аппендиците возникает напряжение мышц соответствующих областей и изменяется поза пациента.

3. Сомато-висцеральные – раздражение соматических рецепторов изменяет деятельность внутренних органов. Например, рефлекс Данини–Ашнера – надавливание на глазные яблоки вызывает понижение ЧСС. Раздражение проприорецепторов мышц и сухожилий при переходе из положения лежа в положение стоя вызывает увеличение ЧСС, АД и ЧД (ортостатический рефлекс).

4. Висцеро-дермальные – возникают при раздражении внутренних органов и проявляются в изменении потоотделения, электрического сопротивления кожи, покраснения или бледности в соответствующих областях.

5. Дермо-висцеральные – при раздражении участков кожи возникают сосудистые реакции и изменения в деятельности внутренних органов. Например, поглаживание кожи живота по часовой стрелке усиливает перистальтику кишечника. На основе этих рефлексов разработаны принципы иглоукалывания и мануальной терапии.

6. Висцеро-сенсорные рефлексы возникают при изменении работы внутренних органов и выражаются в изменении чувствительности – тактильной – (гиперстезия) или болевой (гипералгезия). В основе этих рефлексов лежит наличие проекционных зон

внутренних органов на поверхность тела – зоны Захарьина–Геда. Например, нарушения в деятельности сердца могут приводить к боли в области левой руки, мизинца.

16.2. Особенности строения симпатического и парасимпатического отделов, их влияние на деятельность внутренних органов

Симпатическая часть состоит из центрального и периферического отделов (рис. 114). К центральному отделу относится латеральное промежуточное (серое) вещество (вегетативное ядро), которое лежит в боковых столбах от VIII шейного до II поясничных сегментов спинного мозга.

Периферический отдел образуется выходящими из данных сегментов мозга симпатическими преганглионарными волокнами, которые идут в составе передних корешков спинного мозга и прерываются в около- и предпозвоночных узлах симпатического ствола.

Симпатический ствол – парное образование, состоящее из 20–25 нервных узлов, соединенных между собой межузловыми ветвями. Каждый узел симпатического ствола напоминает скопление различных размеров клеток, которое окружено соединительнотканной капсулой, имеет веретеновидную, овоидную или неправильную (многоугольную) форму. Узлы симпатического ствола находятся по обе стороны позвоночного столба от основания черепа до копчика. При помощи серых и белых ветвей они соединяются со спинномозговыми нервами.

Топографически симпатический ствол делится на четыре отдела: шейный, грудной, поясничный и крестцовый.

Шейный отдел симпатического ствола находится на уровне основания черепа до входа в грудную полость. Он включает три узла: верхний, средний и нижний, которые соединяются межуз-

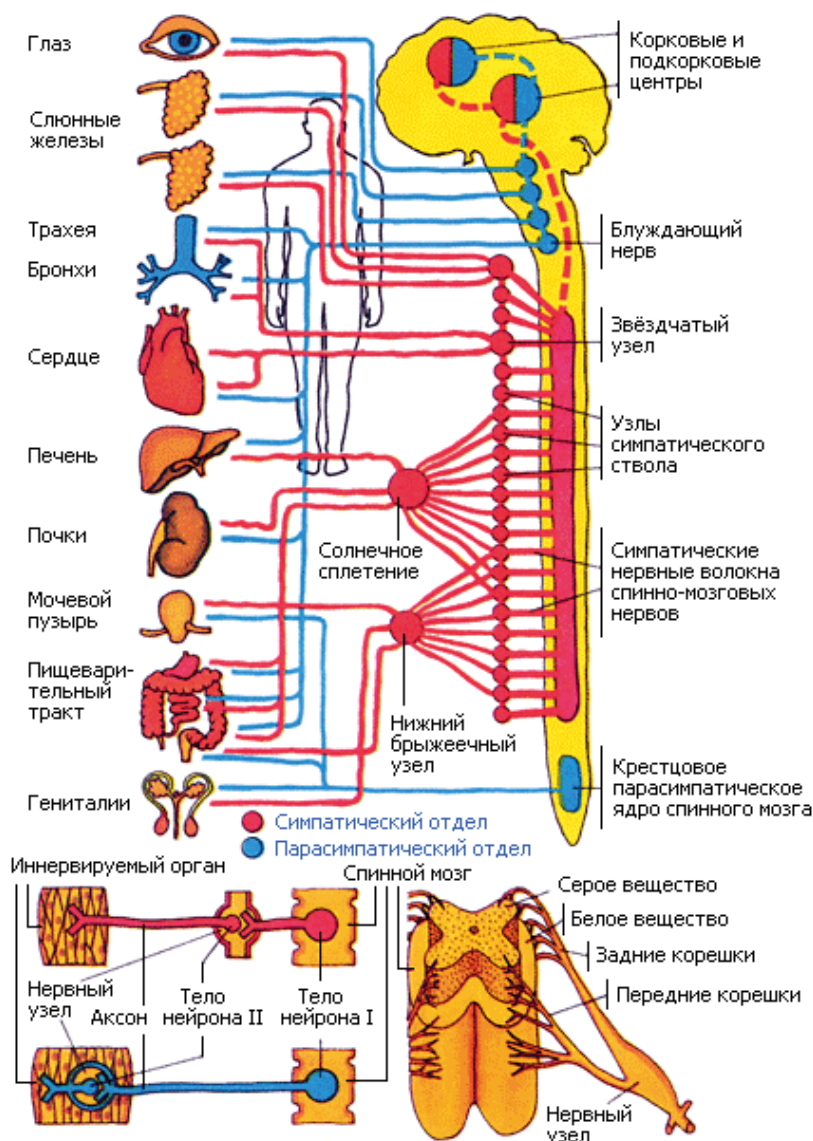


Рис. 114. Схема симпатического и парасимпатического отделов автономной нервной системы

ловыми ветвями. Самым крупным узлом симпатического ствола является верхний шейный узел. Чаще этот узел располагается на уровне первых трех шейных позвонков. От верхнего шейного узла отходят ветви, которые осуществляют симпатическую иннервацию органов, кожи, сосудов головы и шеи.

Эти ветви по ходу сосудов (наружной и внутренней сонной и позвоночной артериям) образуют сплетения, которые иннервируют слезные и слюнные железы, железы слизистой оболочки глотки, гортани и других органов, принимают участие в образовании сердечного сплетения.

Средний шейный узел непостоянный, он залегает на уровне IV–VII шейных позвонков и отдает ветви для иннервации сердца, сосудов шеи, щитовидной и паращитовидной желез.

Шейно-грудной (звездчатый) узел лежит на уровне шейки I ребра сзади подключичной артерии, отдает ветви для иннервации щитовидной железы, сосудов головного и спинного мозга, органов средостения, образует глубокое и поверхностное сердечное и другие сплетения и обеспечивает симпатическую иннервацию сердца.

Грудной отдел симпатического ствола состоит из 10–12 грудных узлов веретеновидной или треугольной формы, которые лежат спереди от головок ребер на латеральной поверхности тел позвонков. От этого отдела отходят ветви, участвующие в формировании сердечного, легочного, пищеводного, грудного, аортального и других сплетений, иннервируют одноименные органы. Грудной отдел дает начало наиболее крупным своим ветвям: большому и малому внутренностным нервам, которые между ножек диафрагмы входят в брюшную полость, достигают чревного сплетения, где и заканчиваются.

Поясничный отдел формируется из 2–7 поясничных узлов и содержит 2 группы ветвей: серые соединительные ветви и по-

поясничные внутренностные нервы. Серые соединительные ветви идут ко всем поясничным спинномозговым нервам. Поясничные внутренностные нервы связывают поясничный отдел симпатического ствола с предпозвоночными сплетениями брюшной полости, сосудистыми нервными сплетениями поясничных артерий и других сосудов и органов полости живота, обеспечивают их симпатическую иннервацию.

Крестцовый отдел симпатического ствола состоит из 4 крестцовых узлов, каждый размером около 5 мм, связанных межузловыми ветвями. Узлы лежат на тазовой поверхности крестца, медиально от тазовых крестцовых отверстий. Ветви узлов участвуют в образовании сплетений таза, которые иннервируют железы, сосуды, органы тазовой области (конечные отделы кишечника, мочеполовые органы малого таза, наружные половые органы).

В брюшной полости и в полости таза находятся различные по величине вегетативные нервные сплетения, состоящие из вегетативных узлов и соединяющих их пучков нервных волокон. Топографически в брюшной полости выделяют следующие основные сплетения: чревное, верхнее и нижнее брыжеечные, брюшное аортальное, межреберное, верхнее и нижнее подчревные сплетения, подчревные нервы и др.

Чревное сплетение расположено на уровне XII грудного позвонка, напоминает вид подковы вокруг одноименного артериального ствола. Это самое крупное сплетение из всех предпозвоночных сплетений брюшной полости. Чревное сплетение состоит из нескольких крупных узлов и многочисленных нервов, соединяющих эти узлы. К чревному сплетению подходят правый и левые большой и малый внутренностные нервы от грудных узлов и поясничные внутренностные нервы от поясничных узлов симпатического ствола. К чревному сплетению присоединяются

волокна блуждающего и чувствительного волокна правого диафрагмального нерва. В составе внутренностных нервов и висцеральных ветвей от поясничных симпатических узлов к чревному сплетению подходят афферентные пред-постганглионарные симпатические волокна. От чревных узлов отходят нервные ветви, образующие вокруг чревного ствола и его ветвей одноименные сплетения, которые вместе с артериями идут к соответствующим органам и осуществляют их иннервацию (печеночное, селезеночное, желудочное, поджелудочной железы, надпочечное и диафрагмальное). Верхнее брыжеечное сплетение тесно связано с чревным сплетением и иннервирует органы брюшной полости, которые снабжаются кровью верхней брыжеечной артерией.

Брюшное аортальное сплетение является непосредственным продолжением чревного и верхнего брыжеечного сплетений, которое лежит на аорте. От этого сплетения по ветвям нижней брыжеечной артерии волокна достигают органов, кровоснабжающихся от этой артерии, и иннервируют их. Далее брюшное аортальное сплетение переходит на общие подвздошные артерии в виде правого и левого подвздошного сплетений. Затем сплетение брюшной аорты переходит в непарное верхнее надчревное сплетение, которое находится на передней поверхности порты и на телах нижних поясничных позвонков. Несколько ниже мыса крестца верхнее подчревное сплетение делится на два пучка нервов – правый и левый подчревные нервы, которые переходят соответственно в правое и левое нижнее подчревное (тазовое) сплетение. Это одно из наиболее крупных вегетативных сплетений; своими ветвями оно участвует в образовании вторичных органных сплетений (прямокишечные, предстательное и сплетение семявыносящего протока у мужчин и маточно-влагалищное у женщин) и обеспечивает симпатическую иннервацию органов полости газа.

Парасимпатическая часть вегетативной (автономной) нервной системы делится на головной и крестцовый отделы. К головному отделу относятся вегетативные ядра и парасимпатические волокна глазодвигательного (III пара), лицевого (VII пара), языкоглоточного (IX пара) и блуждающего (X пара) нервов, а также ресничный, крылонебный, поднижнечелюстной, подъязычный и ушной узлы со своими разветвлениями. В среднем мозге, рядом с двигательным ядром глазодвигательного нерва, находится парасимпатическое дополнительное ядро глазодвигательного нерва (ядро Якубовича). Аксоны клеток этого ядра (преганглионарные волокна) идут в составе III пары черепных нервов в полость глазницы, а затем по глазодвигательному корешку достигают ресничного узла, где и заканчиваются на его клетках. Постганглионарные волокна (отростки нейронов ресничного узла) в составе ресничных нервов доходят до глазного яблока и иннервируют мышцу, сужающую зрачки, и ресничную мышцу глаза. Парасимпатические преганглионарные волокна, идущие в составе лицевого нерва, берут начало в верхнем слюноотделительном ядре, отростки которого формируют промежуточный нерв и вместе с лицевым проходят по одноименному каналу. Затем в виде большого каменистого нерва парасимпатические волокна выходят из канала лицевого нерва через рваное отверстие в основании черепа и вступают в крыловидный канал. Здесь большой каменистый нерв соединяется с симпатическим глубоким каменистым нервом, и они образуют нерв крыловидного канала, который после выхода из канала достигает крылонебного узла, где и заканчиваются преганглионарные парасимпатические волокна.

Отростки клеток крылонебного узла (постганглионарные волокна) в составе соответствующих нервов иннервируют слезистые железы полости носа, решетчатой и клиновидной пазух,

мягкого и твердого неба и слезные железы. Вторая часть преганглионарных парасимпатических волокон промежуточного нерва в составе барабанной струны доходит до язычного нерва и вместе с ним направляется к поднижнечелюстному и подъязычному узлам, где и заканчивается. Постганглионарные волокна вышеперечисленных узлов направляются к нижнечелюстной слюнной железе для ее секреторной иннервации.

Парасимпатические волокна языкоглоточного нерва образуются нижним слюноотделительным ядром, ушным узлом и отростками клеток, которые расположены в них. Аксоны клеток нижнего слюноотделительного ядра, которое лежит в продолговатом мозге, в составе языкоглоточного нерва выходят из полости черепа через яремное отверстие. Преганглионарные парасимпатические нервные волокна ответвляются в составе барабанного нерва, проникающего в барабанную полость, где он образует сплетение, затем эти волокна в виде малого каменистого нерва достигают ушного узла, на клетках которого и заканчиваются. Постганглионарные волокна (отростки клеток ушного узла) направляются к околоушной слюнной железе и обеспечивают ее секреторную иннервацию в составе околоушных ветвей ушно-височного нерва.

Парасимпатические волокна блуждающего нерва образуются из заднего (парасимпатического) ядра блуждающего нерва и многочисленных узлов, которые входят в состав органических вегетативных сплетений и отростков клеток, расположенных в ядре и узлах. Аксоны клеток заднего ядра блуждающего нерва, которое лежит в продолговатом мозге, идут в составе ветвей блуждающего нерва. Они доходят до парасимпатических узлов вегетативных сплетений (около органических и внутриорганов). Такие парасимпатические узлы входят в состав сердечного, пищеводного, кишечного и других висцеральных вегетативных

сплетений. В парасимпатических узлах вегетативных сплетений (околоорганных и внутриорганных) лежат клетки второго нейрона эфферентного пути, а отростки их клеток образуют пучки постганглионарных волокон, которые иннервируют гладкую мускулатуру стенок внутренних органов, железы внутренних органов шеи, груди и живота.

Крестцовый отдел парасимпатической части автономной (вегетативной) нервной системы образуется крестцовыми парасимпатическими ядрами, которые лежат в промежуточно-латеральном ядре бокового рога серого вещества спинного мозга на уровне II–IV крестцовых сегментов. Отростки клеток этих ядер (преганглионарные волокна) по передним корешкам присоединяются к спинномозговым нервам и после выхода через тазовые крестцовые отверстия разветвляются и образуют тазовые внутренностные нервы. Последние идут до нижнего подчревного сплетения и в составе его ветвей достигают органов мочеполовой системы, которые лежат в полости малого таза, и части толстой кишки. В стенках органов или около них располагаются прямокишечное, предстательное, маточно-влагалищное, моче-пузырное и другие сплетения, которые содержат парасимпатические тазовые узлы, на их клетках и заканчиваются преганглионарные волокна тазовых внутренностных нервов. Постганглионарные парасимпатические волокна тазовых узлов дальше направляются в органы и выполняют парасимпатическую иннервацию гладких мышц и желез.

Влияние автономной нервной системы на функции тканей и органов

Главной функцией автономной нервной системы является регулирование процессов жизнедеятельности органов тела, согласование и приспособление их работы к общим нуждам и потребностям организма в условиях окружающей среды. Выраже-

нием этой функции служит регуляция метаболизма, возбудимости и других сторон деятельности органов и самой ЦНС. В этом случае управление работой тканей, органов и систем осуществляется посредством двух типов влияний – пусковых и корректирующих.

Пусковые влияния используются в случае, если работа исполнительного органа не является постоянной, а возникает лишь с приходом к нему импульсов по волокнам автономной нервной системы. Если же орган обладает автоматизмом и его функция осуществляется непрерывно, то автономная нервная система посредством своих влияний может усиливать или ослаблять его деятельность в зависимости от потребности. Это будут корректирующие влияния. Пусковые влияния могут дополняться корректирующими.

Влияние автономной нервной системы на висцеральные функции

Все структуры и системы организма иннервируются волокнами автономной нервной системы. Многие из них имеют двойную, а полые висцеральные органы даже тройную (симпатическую, парасимпатическую и метасимпатическую) иннервацию. Сильное раздражение *симпатических волокон* вызывает учащение сердечных сокращений, увеличение силы сокращения сердца, расслабление мускулатуры бронхов, снижение моторной активности желудка и кишечника, расслабление желчного пузыря, сокращение сфинктеров и другие эффекты. Раздражение *блуждающего нерва* характеризуется противоположным действием: уменьшается ритм и сила сердечных сокращений, расширяются сосуды языка, слюнных желез, половых органов, суживаются бронхи, активизируется работа желудочных желез, расслабляются сфинктеры мочевого пузыря и сокращается его мускулатура.

Эти наблюдения послужили основанием для представления о существовании «антагонистических» отношений между симпатической и парасимпатической частями автономной нервной системы. Их взаимоотношение уподоблялось коромыслу весов, в которых подъем на определенный уровень одной чаши сопровождается снижением на такой же уровень другой.

Представлению «уравновешивания» симпатических влияний парасимпатическими противоречит ряд фактов: например, слюноотделение стимулируется раздражением волокон симпатической и парасимпатической природы, так что здесь проявляется согласованная реакция, необходимая для пищеварения; ряд органов и тканей снабжается только либо симпатическими, либо парасимпатическими волокнами. К таким органам относятся многие кровеносные сосуды, селезенка, мозговой слой надпочечника, некоторые экзокринные железы, органы чувств и ЦНС.

16.3. Синаптическая передача возбуждения в автономной нервной системе

Основным путем передачи возбуждения в автономной нервной системе является химический синапс. Медиатором, образующимся в окончаниях всех преганглиональных нервов: симпатических и парасимпатических, является ацетилхолин (рис. 115).

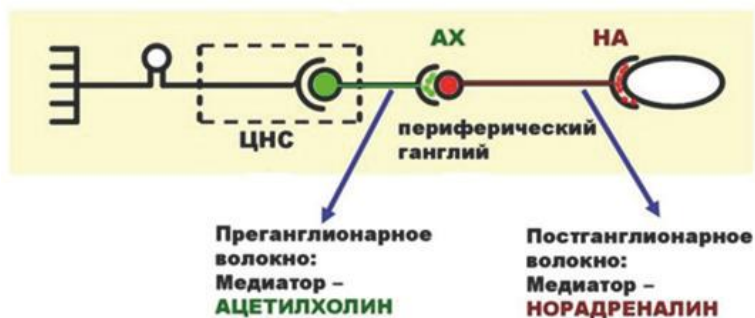


Рис. 115. Медиаторы симпатической нервной системы

Медиатор, образующийся в окончаниях всех постганглионарных симпатических нервов (за исключением нервов потовых желез и симпатических сосудорасширяющих нервов), – норадреналин. Медиатором, образующимся в окончаниях всех постганглионарных парасимпатических нервов, является ацетилхолин (рис. 116).

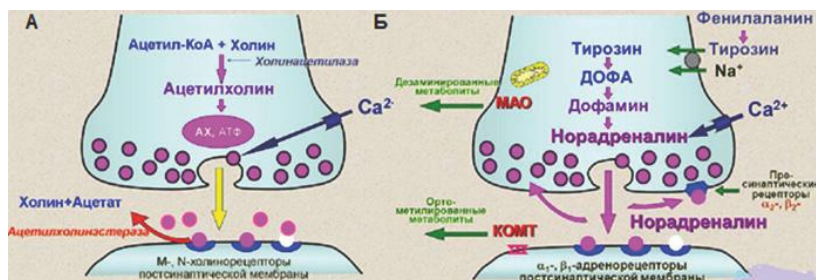


Рис. 116. Холинергический (А) и адренергический (Б) синапсы

Рецепторы, связывающие ацетилхолин, называются холинорецепторы. Они располагаются в органах на мембране гладких или сердечных мышечных клеток или на секреторных клетках. Постганглионарные или периферические синапсы образуются постганглионарными нервами на эффекторах (клетках гладкой и сердечной мышцы) и секреторных клетках.

Основным медиатором симпатических синапсов является норадреналин, а рецепторы, связывающие норадреналин, располагаются на мембране эффекторных клеток и называются адренорецепторами. Различают два типа адренорецепторов: альфа- и бета-.

В автономной нервной системе насчитывают более 10 видов нервных клеток, которые продуцируют в качестве основных разные медиаторы: ацетилхолин, норадреналин, серотонин и другие биогенные амины, аминокислоты, АТФ. В зависимости от того, какой основной медиатор выделяется окончаниями аксонов автономных нейронов, эти клетки принято называть холинергиче-

скими, адренергическими, серотонинергическими, пуринаргическими нейронами.

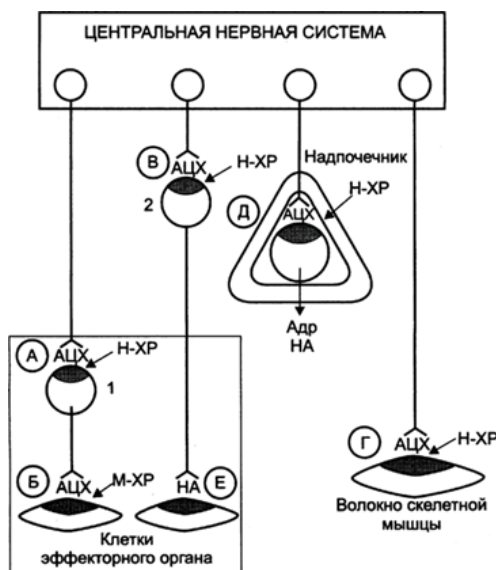


Рис. 117. Схема рецепторов автономной нервной системы

Каждый из медиаторов выполняет сигнальную функцию, как правило, в определенных звеньях дуги автономного рефлекса.

Местом локализации рецепторов различных медиаторов является не только постсинаптическая мембрана. Обнаружено существование и специальных пресинаптических рецепторов, которые участвуют в механизме об-

ратной связи регуляции медиаторного процесса в синапсе.

Помимо холино-, адрено-, пуринорецепторов в периферической части автономной нервной системы имеются рецепторы пептидов, дофамина, простагландинов. Все виды рецепторов, вначале обнаруженные в периферической части автономной нервной системы, были найдены затем в пре- и постсинаптических мембранах ядерных структур ЦНС (рис. 117).

В автономной нервной системе помимо обычных эффекторных нейронов существуют еще специальные клетки, соответствующие постганглионарным структурам и выполняющие их функцию. Передача возбуждения к ним осуществляется обычным химическим путем, а отвечают они эндокринным способом. Эти клетки получили название *трансдукторов*. Их ак-

соны не формируют синаптических контактов с эффекторными органами, а свободно заканчиваются вокруг сосудов, с которыми образуют так называемые *гемальные органы*. К трансдукторам относят следующие клетки: 1) хромоаффинные клетки мозгового слоя надпочечников, которые на холинергический передатчик преганглионарного симпатического окончания отвечают выделением *адреналина* и *норадреналина*; 2) юстагломерулярные клетки почки, которые отвечают на адренергический передатчик постганглионарного симпатического волокна выделением в кровяное русло *ренина*; 3) нейроны гипоталамических супраоптического и паравентрикулярного ядер, синтезирующие *вазопрессин* и *окситоцин*; 4) нейроны ядер гипоталамуса.

Действие основных классических медиаторов может быть произведено с помощью фармакологических препаратов. Например, никотин вызывает эффект, подобный эффекту ацетилхолина, при действии на постсинаптическую мембрану постганглионарного нейрона, в то время как сложные эфиры холина и токсин мухомора мускарин – на постсинаптическую мембрану эффекторной клетки висцерального органа. Следовательно, никотин вмешивается в межнейронную передачу в автономном ганглии, мускарин – в нейроэффекторную передачу в исполнительном органе. На этом основании считают, что имеется соответственно два типа холинорецепторов: *никотиновые (Н-холинорецепторы)* и *мускариновые (М-холинорецепторы)*. В зависимости от чувствительности к различным катехоламинам адренорецепторы делят на *α-адренорецепторы* и *β-адренорецепторы*.

Далее рассмотрим подробнее **метасимпатический отдел, АНС, их строение и особенности функционирования.**

Структура метасимпатической части отличается относительной простотой. Здесь нет ядерных образований и система представлена лишь комплексом интрамуральных ганглионарных

структур, залегающих в стенках полых висцеральных органов. В соответствии с иннервационными территориями в ней различают энтеральную, кардиальную, респираторную и другие области.

Метасимпатическая часть обладает многими признаками, которые отличают ее от других частей автономной нервной системы (рис. 118):

- иннервирует только внутренние органы, наделенные моторным ритмом. В сфере ее управления находятся гладкие мышцы, всасывающий и секретирующий эпителий, локальный кровоток, местные эндокринные и иммунные элементы;

- получает внешние синаптические входы от симпатической и парасимпатической частей автономной нервной системы и не имеет прямых синаптических контактов с эфферентной частью соматической рефлекторной дуги;

- характеризуется наличием собственного сенсорного звена.

Представляя базовую иннервацию висцеральных органов, обладает гораздо большей, чем симпатическая и парасимпатическая части автономной нервной системы, независимостью от ЦНС.

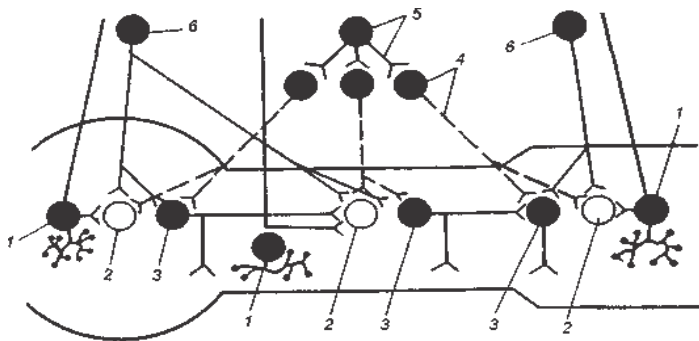


Рис. 118. Функциональный модуль метасимпатической нервной системы:

1 – чувствительный нейрон; 2 – интернейрон; 3 – эфферентный нейрон;
4 – постганглионарный симпатический нейрон и его волокно; 5 – преганглионарный симпатический нейрон и его волокно; 6 – преганглионарный парасимпатический нейрон и его волокно

Органы с разрушенными или выключенными с помощью ганглиоблокаторов метасимпатическими путями утрачивают присущую им способность к координированной моторной деятельности и другим функциональным отправлениям.

Центры регуляции висцеральных функций

Координация деятельности всех трех частей автономной нервной системы осуществляется сегментарными и надсегментарными центрами (аппаратами) при участии коры большого мозга. В сложноорганизованном отделе промежуточного мозга – гипоталамической области – находятся ядра, имеющие непосредственное отношение к регуляции висцеральных функций.

Сегментарные центры вследствие особенностей их организации, закономерностей функционирования и медиации являются истинно автономными. В центральной нервной системе они находятся в спинном мозге и в стволе мозга (отдельные ядра черепных нервов), а на периферии составляют сложную систему из сплетений, ганглиев, волокон.

Надсегментарные центры расположены в головном мозге, главным образом, на лимбико-ретикулярном уровне. Эти интегративные аппараты мозга обеспечивают целостные формы поведения, адаптацию к меняющимся условиям внешней и внутренней среды. Задачей этих аппаратов является организация деятельности функциональных систем, ответственных за регуляцию психических, соматических и висцеральных функций.

Все эти сложные механизмы регуляции деятельности висцеральных органов и систем условно объединены *многоэтажной иерархической структурой*:

– ее базовым, или *первым*, структурным уровнем являются внутриорганные рефлексy, замыкающиеся в *интрамуральных ганглиях* и имеющие метасимпатическую природу. Строго говоря, эти ганглии являются низшими рефлекторными центрами;

– *второй* структурный уровень представлен *экстрамуральными паравертебральными ганглиями брыжеечных и чревного сплетений*. Оба этих низших этажа обладают отчетливо выраженной автономностью и могут осуществлять регуляцию деятельности висцеральных органов и тканей относительно независимо от центральной нервной системы;

– центры спинного мозга и ствола представляют *третий* структурный уровень;

– гипоталамус, ретикулярная формация, лимбическая система, мозжечок, новая кора венчают пирамиду иерархии (*четвертый* структурный уровень).

Каждый следующий более высокий уровень регуляции определяет и более высокую степень интеграции висцеральных функций.

Вопросы для самоконтроля

1. Опишите функциональную классификацию автономной нервной системы.

2. Назовите особенности вегетативной рефлекторной дуги.

3. Назовите типы висцеральных рецепторов автономной нервной системы.

4. Какие рефлексы различают в зависимости от локализации рецепторного звена и эффекторного органа?

5. Опишите особенности строения симпатического отдела автономной нервной системы.

6. Опишите особенности строения парасимпатического отдела автономной нервной системы.

7. Назовите медиаторы симпатического и парасимпатического отделов автономной нервной системы.

8. Какие рецепторы имеются в автономной нервной системе?

9. Какие клетки в автономной нервной системе называются трансдукторами?

10. Какие типы влияний оказывает автономная нервная система?

11. Опишите структуру метасимпатического отдела автономной нервной системы.

17. Основы нейроэндокринной регуляции функций

17.1. Понятие желез внутренней секреции, схема организации нейроэндокринной регуляции функций

Эндокринные железы или железы внутренней секреции – это специализированные в процессе фило- и онтогенеза органы или группы клеток, синтезирующие и выделяющие во внутреннюю среду организма биологически активные вещества (БАВ) – гормоны. Железы внутренней секреции не имеют выводных протоков. Их клетки оплетены обильной сетью кровеносных и лимфатических капилляров, и продукты жизнедеятельности железы выделяются непосредственно в кровь и лимфу.

Гормоны – это группа высокоспециализированных БАВ, обеспечивающих регуляцию и интеграцию функций органов и всего организма в целом.

Физиологическая роль гормонов в организме:

1. Гомеостатическая функция: участвуют в регуляции обмена веществ (через усиление или торможение физиологических процессов – корректирующие действие).

2. Оказывают влияние на процессы роста, дифференцировки тканей, т. е. влияют на физическое, умственное и половое созревание (морфогенетическое действие).

3. Обеспечивают адаптацию организма и его систем (приспособление к деятельности в зависимости от потребностей).

4. Регулируют репродуктивную функцию организма (оплодотворение, имплантация оплодотворенной яйцеклетки, беременность, лактация).

5. Способны включать определенные функции. Например, АДГ включает обратное всасывание воды (кинетическое действие).

Гормоны оказывают следующие варианты действия:

1. Гормональное (или собственно эндокринное) – на значительном удалении от места образования.

2. Паракринное – гормон действует через межклеточную жидкость на клетки, расположенные в округе (простагландины).

3. Изокринное (местное) – разновидность паракринного, когда гормоны оказывают действие на клетки, находящиеся в тесном контакте с клеткой-продуцентом.

4. Аутокринное – гормон изменяет функциональную активность клетки-продуцента.

5. Нейрокринное – нейрогормоны, выделяющиеся из нервных окончаний, попадают в кровь и с током крови перемещаются к клеткам-мишеням.

Отличительные особенности гормонов:

1. Имеют высокую биологическую активность (мг, нг).

2. Секреция гормона по своему характеру мерокринная, т. е. путем экзоцитоза без нарушения целостности клеточной мембраны.

3. Гормоны поступают непосредственно в кровь, лимфу или окружающую секреторную клетку интерстициальную жидкость.

4. Гормон обладает дистантностью действия.

5. Гормон обладает высокой специфичностью действия, т. е. вызывает строго специфичные ответы определенных органов или тканей-мишеней. В то же время клетки других тканей не реагируют на наличие гормона.

Общий принцип регуляции нейроэндокринной системы

Из внешней среды по сенсорным системам сигналы поступают в кору больших полушарий и другие отделы мозга (новая и старая кора, подкорковые образования, таламус, средний мозг – все эти отделы ЦНС контролируют деятельность гипоталамических центров). Затем в переработанном виде сигналы с помощью



Рис. 119. Схема нейроэндокринной регуляции

моноаминергических нейронов ЦНС (НА, дофамин, серотонин, ГАМК) передаются в гипоталамус. Гипоталамус координирует и регулирует функциональную активность эндокринных желез через гипофиз (рис. 119). В настоящее время принято рассматривать единую гипоталамо-гипофизарную систему переключения информационных сигналов (рис. 120).



Рис. 120. Единство нервной и гуморальной регуляции

Кроме того, гипоталамус контролирует деятельность автономной нервной системы и с ее помощью регулирует активность периферических эндокринных желез и органов-мишеней.

17.2. Отличия нервной и эндокринной регуляции.

Классификация желез внутренней секреции

В процессе эволюции регуляция функций организма непрерывно усложнялась, гуморальная регуляция дополнялась нервной – с множеством промежуточных нейронов и отдаленных центров контроля. Оба вида регуляции тесно взаимодействуют для достижения жизненных целей – обеспечения постоянства и безопасности внутренней среды (рис. 121).

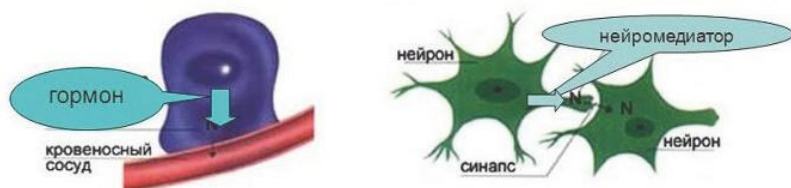


Рис. 121. Схематичное изображение нервной и гуморальной регуляции

И нервный, и гуморальный механизм имеют разнообразные связи на всех уровнях функционирования мозговых центров, а также при передаче сигнальной информации к контролируемым структурам. Так, регуляция функций в организме осуществляется в большинстве случаев с помощью рефлекторной дуги, в которой взаимосвязь между сигнальными молекулами осуществляется посредством гуморальных факторов. В таком качестве выступают нейромедиаторы – особые химические соединения. Именно они корректируют восприимчивость рецепторов и их функциональные возможности.

При этом гуморальная регуляция организма находится под контролем головного мозга. Он может запускать или замедлять

выделение гормонов. Именно в том, как взаимодействуют нервная и гуморальная регуляции, и заключается их единство и эффективность.

Несмотря на явную взаимосвязь механизмов нервной, а также гуморальной регуляции, на уровне биологической и морфофункциональной единицы они имеют различия. В большинстве своем их разделяют по свойствам:

- нервная регуляция в отличие от гуморальной четко адресная – импульс перемещается в строго предназначенную зону;
- гуморальный сигнал с током крови распространяется по всему организму, а реакция тканей зависит от присутствия молекулярных рецепторов;
- скорость сигналов выше по нервному волокну, а не в жидких средах организма;
- время сохранения сигнала в нервной системе короткое, поэтому и реакция контролируемого органа быстрая, тогда как концентрация гормонов сохраняется продолжительный период.

Результатом как отличий, так и сходства гуморальных и нервных механизмов контроля деятельности внутренних органов является целостность человека как биологической единицы.

Существует несколько принципов классификации желез внутренней секреции. Один из них – по функциональному признаку (рис. 122):

I. Центральные регуляторные образования эндокринной системы:

- гипоталамус (нейросекреторные ядра);
- гипофиз (аденогипофиз и нейрогипофиз);
- эпифиз.

II. Периферические эндокринные железы:

- щитовидная железа;
- околощитовидные железы;

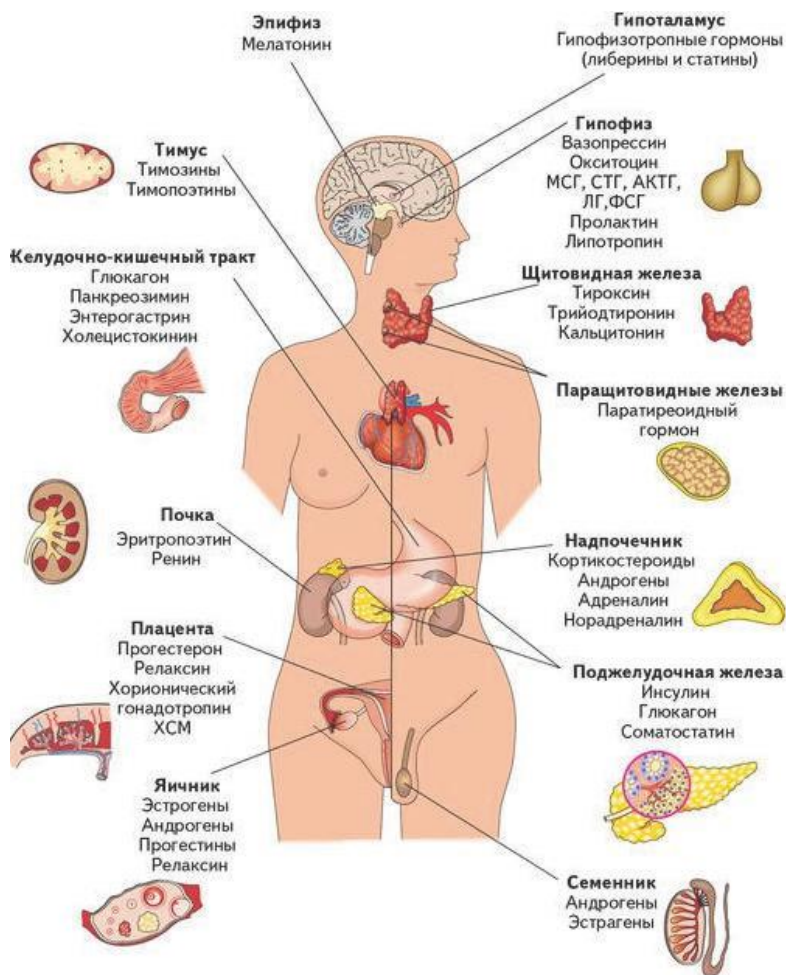


Рис. 122. Желззы внутренней секреции

– надпочечники (корковое и мозговое вещество).

III. Органы, объединяющие эндокринные и неэндокринные функции:

- гонады (половые желззы – семенники и яичники);
- плацента;

– поджелудочная железа.

IV. Одиночные гормон – продуцирующие клетки, апудоциты.

17.3. Функции желез внутренней секреции

Гипоталамус – часть ЦНС, анатомическое обозначение части основания мозга около III желудочка.

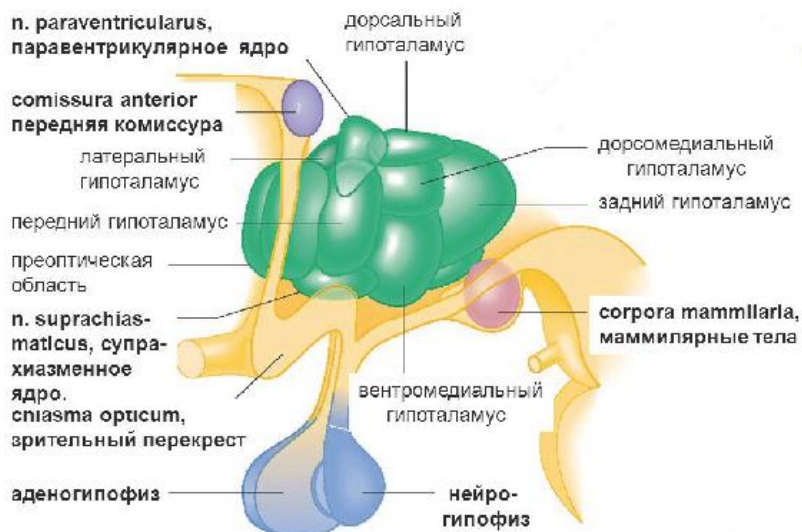


Рис. 123. Схема строения гипоталамуса и гипофиза

В гипоталамусе выделяют различные группы ядер, регулирующих и нервную, и эндокринную системы (рис. 123). Гипоталамус имеет тесные связи с гипофизом. Гипоталамические факторы (рилизинг-гормоны), стимулирующие выделение аденогипофизарных гормонов, получили название либеринов, а тормозящие – статинов. Нейрогормоны гипоталамуса: кортиколиберин, соматолиберин, соматостатин, тиреолиберин, люлиберин, пролактолиберин, пролактостатин, меланолиберин, меланостатин.

Все эти факторы образуются и хранятся в виде гранул в нейросекреторных клетках. Тела этих клеток расположены в самом гипоталамусе, их окончания – в срединном возвышении основания гипоталамуса. Гормоны из отростков нейросекреторных клеток поступают в капилляры срединного возвышения. Капилляры, объединившись, образуют портальные сосуды, по которым кровь поступает к клеткам аденогипофиза, и здесь портальные сосуды снова распадаются на капиллярную сеть. Гипоталамические факторы контролируют эндокринные клетки аденогипофиза, стимулируя или подавляя их секреторную активность. Затем капилляры окончательно объединяются в венозную систему. Портальная система усиливает гуморальную связь между таламусом и аденогипофизом.

В гипоталамусе синтезируются два гормона, которые запасаются в нейрогипофизе (вазопрессин и окситоцин) и оттуда секреторируются в кровь. Вазопрессин (антидиуретический гормон – АДГ) синтезируется в основном клетками супраоптических ядер гипоталамуса. АДГ делает эпителий собирательных трубочек проницаемым для воды. В результате повышается пассивная реабсорбция воды, снижается диурез; увеличивается проницаемость собирательных трубочек для мочевины, снижается диурез; взаимодействует с рецепторами гладкомышечных клеток сосудов, вызывая спазм сосудов и повышение АД (при очень высоких концентрациях). Окситоцин образуется преимущественно в нейронах паравентрикулярных ядер гипоталамуса, влияет на гладкомышечные клетки миометрия матки, повышая ее сократительную активность (эффект выше в присутствии эстрогенов), на миоэпителиальные клетки протоков молочных желез, стимулируя сокращение клеток и увеличение отделения молока.

Гипофиз делится на две части: нейрогипофиз и аденогипофиз (рис. 123), выделяют также промежуточную часть передней доли

гипофиза, синтезирующую интермедин. В нейрогипофизе в расширенных терминалях аксонов гипоталамических клеток хранятся два гормона: окситоцин и вазопрессин. Аденогипофиз является непарной эндокринной железой, уложенной в турецкое седло основной кости. Аденогипофиз по гистологическому строению состоит из шести типов клеток, секретирующих различные гормоны: гормон роста, аденокортикотропный гормон, тиреотропный гормон, пролактин, фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны, меланоцитостимулирующий гормон (рис. 124).

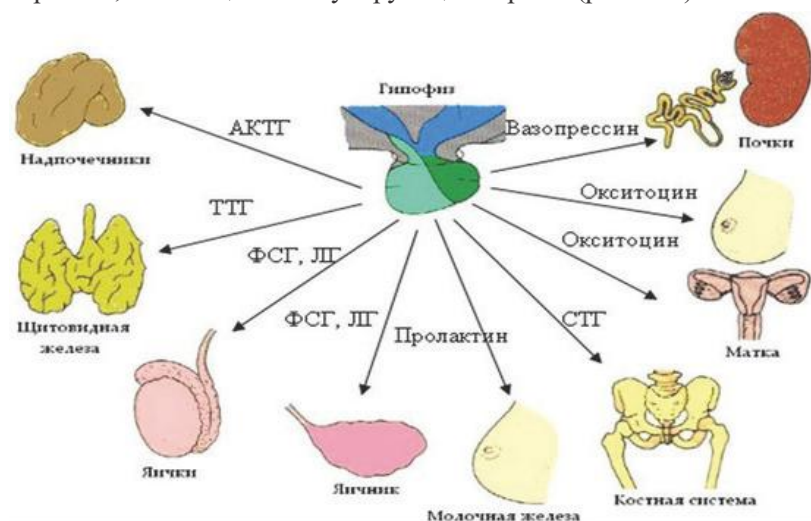


Рис. 124. Гормоны гипофиза

Гормон роста синтезируется соматотрофными клетками аденогипофиза. Стимулирует соматический рост, влияет на метаболизм (усиление поглощения аминокислот, включение их в белок, стимуляция синтеза белка в органах и тканях, стимуляция синтеза РНК). Аденокортикотропный гормон (АКТГ) увеличивает синтез глюкокортикоидов, минералокортикоидов. Пролактин при оптимальном гормональном балансе (нормальной концентрации

кортизола, инсулина и тиреоидных гормонов) повышение концентрации пролактина в крови индуцирует и поддерживает образование молока в молочных железах. Фолликулостимулирующий (ФСГ) и лютеинизирующий (ЛГ) гормоны регулируют рост и созревание фолликулов и желтого тела у женщин и воздействуют на клетки Сертоли (стимуляция сперматогенеза) и на клетки Лейдига (стимуляция синтеза и секреции тестостерона) у мужчин. Меланоцитостимулирующий гормон воздействует на активность ферментов в меланофорах. Под его влиянием из тирозина в присутствии тирозиназы образуется меланин, который под влиянием солнечного света переходит из дисперсионного состояния в агрегатное, что дает эффект загара.

Надпочечники – парная железа внутренней секреции, располагающаяся у верхнего полюса почек (рис. 125). Состоит из коркового (клубочковая, пучковая, сетчатая зоны) и мозгового вещества (хромаффинная ткань).



Рис. 125. Схема строения надпочечников и синтезируемые гормоны

Корковое вещество надпочечников синтезирует минералокортикоиды, глюкокортикоиды и половые стероиды. Минералокортикоиды (альдостерон) вызывают повышение реабсорбции натрия в почках, вторично задерживая воду, увеличивая объем

циркулирующей крови и повышение артериального давления. Глюкокортикоиды (кортизол, кортикостерон) участвуют в регуляции метаболизма белков, жиров и углеводов. Половые гормоны (андрогены, эстрогены, прогестерон) имеют значение в процессах развития половых желез и становления их функции. Их роль возрастает при старении организма, когда уменьшается активность половых желез.

Мозговое вещество надпочечников состоит из хромафинных клеток, которые по эмбриогенезу родственны клеткам симпатической нервной системы. Гормоны мозгового вещества, катехоламины – производные аминокислоты тирозина – норадреналин, адреналин. Их роль заключается в «пробуждении», активации ЦНС; активации деятельности сердечно-сосудистой и дыхательной систем; увеличении энергообеспечения организма; повышении свертываемости крови, выбросе эритроцитов из депо (сокращение селезенки), активации адаптивной системы гипоталамус–гипофиз–кора надпочечников.

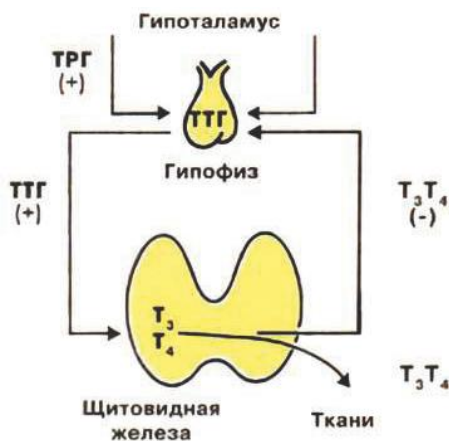


Рис. 126. Схема регуляции секреции гормонов щитовидной железы

Щитовидная железа – это непарная ЖВС, расположенная на передней поверхности шеи, состоящая из двух долей, перешейка с длинным отростком (рис. 126).

Функционально-морфологической единицей железы является фолликул – своеобразный пузырек, стенка которого выстлана секреторным эпителием (тироцитами),

внутри фолликула – коллоид, содержащий тироглобулин, секретируемый тироцитами.

В паренхиме железы выделяют три типа клеток:

- В-клетки – содержат биогенные амины, в том числе серотонин (их число минимально в 14–16 лет, максимально – в 50–60 лет);

- С-клетки – парафолликулярные (находятся в стенках фолликулов, но апикальная мембрана не достигает просвета фолликула), синтезирующие гормон кальцитонин;

- А-клетки – обладают способностью накапливать йод, синтезировать тироглобулин и йодсодержащие тиреоидные гормоны.

Йодсодержащие гормоны (тироксин (Т4) и трийодтиронин (Т3) щитовидной железы являются производными аминокислоты тирозина.

Регуляция секреции гормонов щитовидной железы происходит под контролем гипоталамуса и гипофиза (рис. 126). Под влиянием тиреоидных гормонов происходит усиление энергетического обмена, регуляторная активация физического и умственного развития детей. Кроме того, тиреоидные гормоны стимулируют увеличение популяции адренорецепторов, вследствие чего наблюдается усиление активности симпатической нервной системы и повышение тонуса ЦНС.

Поджелудочная железа относится к железам смешанной секреции. Основная ее масса осуществляет экзокринную функцию – вырабатывает пищеварительные ферменты.

Эндокринная функция присуща островкам Лангерганса – группам светлых клеток, расположенных среди экзокринной паренхимы железы (рис. 127).

Инсулин (секретируется β -клетками) и глюкагон (секретируется α -клетками) – основные гормоны поджелудочной железы.

Островки Лангерганса поджелудочной железы

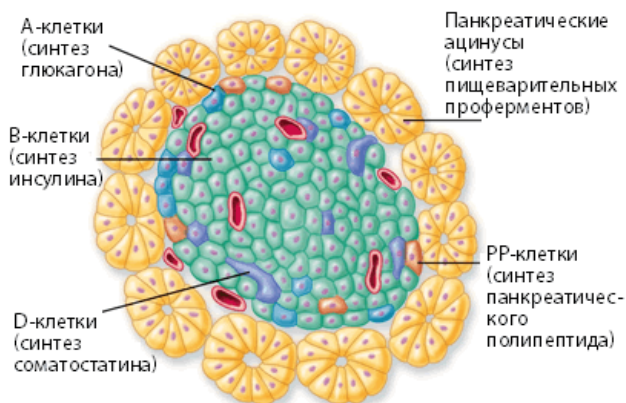


Рис. 127. Схема островков Лангерганса

Рост и развитие инсулярного аппарата особенно активны в первые месяцы жизни. Затем до 50 лет структура островков стабилизируется, а после 50 лет их образование вновь активизируется. Важно отметить, что в молодом возрасте преобладают большие островки, в состав которых входят β -клетки, а в старческом – островки малого размера, состоящие, главным образом, из α -клеток. Это означает, что в детском и молодом возрасте преобладает секреция инсулина, а в старческом – секреция глюкагона. Свободный инсулин действует на все инсулиночувствительные ткани: мышцы, жировую ткань, печень, мозг, а связанный – только на жировую ткань, способную освобождать инсулин от связи с белком. Физиологическая роль инсулина – снижение уровня глюкозы в крови, так как увеличивает проницаемость клеточных мембран всех тканей для глюкозы, кроме печени, за счет увеличения количества переносчиков глюкозы. Глюкагон стимулирует повышение уровня глюкозы в крови.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение желез внутренней секреции.
2. Дайте определение гормонов.
3. Какова физиологическая роль гормонов в организме?
4. Какие варианты действия оказывают гормоны?
5. Назовите отличительные особенности гормонов.
6. Сформулируйте общий принцип нейроэндокринной регуляции.
7. Чем отличается нервная регуляция от гуморальной?
8. Назовите классификацию желез внутренней секреции.
9. В чем заключаются функции гипоталамо-гипофизарно-адреналовой системы?
10. Назовите функции щитовидной железы.
11. В чем заключаются функции эндокринной части поджелудочной железы?

18. Нейромедиаторные механизмы зависимого поведения

В патогенезе наркомании и алкоголизма значительную роль играют нарушения взаимодействия нейромедиаторных систем мозга. Это касается практически всех изученных к настоящему времени нейротрансмиттеров: опиоидов, дофамина, норадреналина, серотонина, глутаминовой кислоты, ГАМК, глицина и т. д.

Сдвиги в системах нейротрансмиссии имеют непосредственное отношение к формированию феномена пристрастия, абстинентного синдрома, толерантности. Каждый наркотик имеет свой фармакологический спектр действия. Однако у всех веществ, способных вызвать синдром зависимости, есть общее звено фармакологического действия — характерное влияние на катехоламинергическую нейромедиацию в лимбических структурах мозга, в частности в системе подкрепления. Эта система участвует в регуляции эмоционального состояния, настроения, мотивационной сферы, психофизиологического тонуса, поведения человека в целом, его адаптации к окружающей среде.

Центральное звено системы подкрепления составляют дофаминергические нейроны вентральной области покрышки и проекции этих нейронов в прилежащее (аккумбентное) ядро и в префронтальную кору. Тоническая активация системы вознаграждения стимулируется высвобождающимся в прилежащем ядре дофамином. К нейроанатомическим субстратам системы награды относят также голубое пятно, миндалину, околопроводное серое вещество, некоторые ядра латерального гипоталамуса, ядра шва.

Воздействие наркотиков приводит к интенсивному выбросу из депо в этих отделах мозга нейромедиаторов из группы катехоламинов, в первую очередь дофамина, и, как следствие, к значительно более сильному возбуждению системы подкрепления.

Такое возбуждение нередко сопровождается положительно окрашенными эмоциональными переживаниями. После выброса катехоламинов включается система обратной регуляции: уменьшается их синтез, активируется система нейронального захвата, свободные катехоламины подвергаются действию ферментов метаболизма и быстро разрушаются.

В результате не просто нормализуется концентрация катехоламинов в синаптической щели, но и создается их временный дефицит. Психофизически у человека это выражается падением настроения, ощущением вялости, слабости, переживаниями скуки, эмоционального дискомфорта, депрессивными симптомами. Такие состояния служат одним из побуждающих факторов к повторению приема наркотика (рис. 128).

В результате дополнительно высвобождаются нейромедиаторы из депо, что временно компенсирует их дефицит в синаптической щели и нормализует деятельность лимбических структур мозга. Этот процесс сопровождается субъективным ощущением улучшения состояния, эмоциональным и психическим возбуждением и т. д. Однако свободные катехоламины быстро разрушаются, что приводит к дальнейшему падению их содержания, ухудшению психоэмоционального состояния и соответственно к стремлению вновь использовать наркотик.

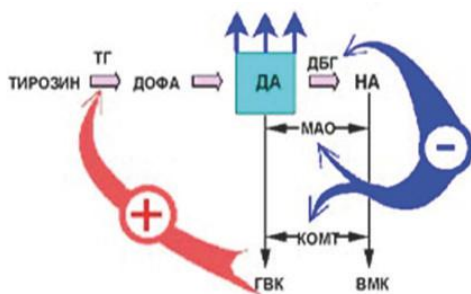
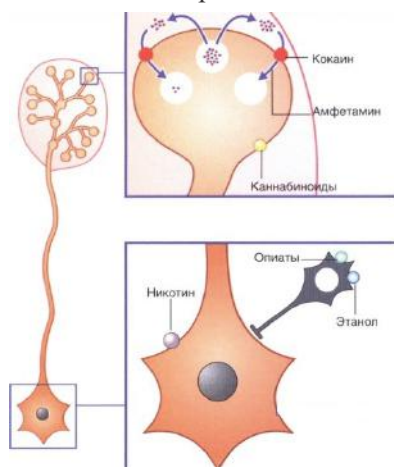


Рис. 128. Механизмы зависимости от психоактивных веществ

Таким образом, стимулируемый очередным приемом наркотиков выброс катехоламинов и их ускоренное, избыточное разрушение сочетаются с компенсаторно усиленным синтезом этих нейромедиаторов.

Формируется ускоренный кругооборот катехоламинов. Повторные приемы наркотиков приводят к истощению запасов нейромедиаторов, что проявляется недостаточно выраженным возбуждением системы подкрепления. В качестве механизма компенсации этого явления выступает усиленный синтез катехоламинов и подавление активности ферментов их метаболизма. Вследствие изменения активности ферментов в биожидкостях и тканях (особенно в мозге) накапливается дофамин, что обуславливает развитие основных клинических признаков абстинентного синдрома: высокой тревожности, напряженности, возбуждения, подъема артериального давления, ускорения пульса, развития психотических состояний и т. п.

Важную роль в механизмах опиатной наркомании играет опиоидная пептидергическая система, принимающая участие в реали-



зации механизмов боли, в эмоциональных и мотивационных процессах (рис. 129). Экзогенные опиоиды – морфин, кодеин, героин и др. – эквиваленты эндогенным, они взаимодействуют с теми же рецепторами головного мозга, что и опиоидные нейропептиды, энкефалины и эндорфины, – опиоидными рецепторами.

Рис. 129. Точки приложения наркотиков

Опиоидные рецепторы участвуют в регуляции функциональной активности дофаминергической мезолимбической системы вознаграждения. Их возбуждение приводит к активации дофаминергических нейронов вентральной области покрышки посредством блокирования тормозных ГАМК-интернейронов, в результате активируется дофаминергическая мезолимбическая система награды.

Физиологическое объяснение психической и физической зависимости. Интоксикационные и абстинентные отношения организма, наркотика и этанола

Одной из структур головного мозга, вовлеченных в развитие толерантности и физической зависимости, считается голубое пятно, в котором, как полагают, в период формирования абстинентного синдрома активируется NMDA (N-метил-D-аспарагиновая кислота) – нейромедиаторная система, а этот процесс модулируется капша-опиоидными рецепторами. Участие NMDA-рецепторов и глутамата в механизмах толерантности к опиатам доказывается способностью антагонистов этих рецепторов модулировать состояние толерантности.

Этанол – мембранотропный препарат, влияющий на ионный транспорт и медиаторные системы мозга в целом. Его действие на мембрану обусловлено способностью целой молекулы спирта внедряться в липидный слой, нарушать структуру фосфолипидов. В итоге в концентрациях, вызывающих опьянение, он изменяет состояние рецепторов, инкорпорированных в мембрану нервных клеток. В частности, этанол оказывает влияние на ионные каналы мембран нейронов, а также на некоторые белки-посредники, участвующие в передаче нервных импульсов. В результате, как полагают, снижается активность $\alpha 2$ -адренорецепторов, тормозящих выход катехоламинов, подавляется активность белков, расщепляющих катехоламины, и активность

системы нейронального захвата катехоламинов пресинаптическим окончанием (рис. 130).



Рис. 130. Схема действия алкоголя на опиатные рецепторы

В тканях этанол под влиянием фермента алкогольдегидрогеназы превращается в ацетальдегид. Прямое действие ацетальдегида на мозг – причина синдрома похмелья. Ацетальдегид способен конденсироваться с серотонином и некоторыми катехоламинами, например с дофамином, что приводит к образованию тетрагидроизохинолинов (ТГИХ), один из которых – сальсалинол – является галлюциногеном. В результате конденсации ацетальдегида с серотонином образуется гармалин – ингибитор МАО, также сильный галлюциноген. ТГИХ способствуют высвобождению эндорфинов, кроме того, они сами способны вступать во взаимодействие с опиоидными рецепторами, вызывая тем самым эйфорию. Помимо этого сальсалинол – аналог морфина.

Образование сальсолинола и других морфиноподобных веществ под влиянием ацетальдегида свидетельствует об участии опиоидов в механизмах алкоголизма.

Влияние на опиоидные рецепторы – одна из причин возникновения алкогольной зависимости (рис. 131). С этим согласуются эффекты снятия абстиненции, а также некоторое снижение влечения к алкоголю при введении извне опиоидных нейропептидов.

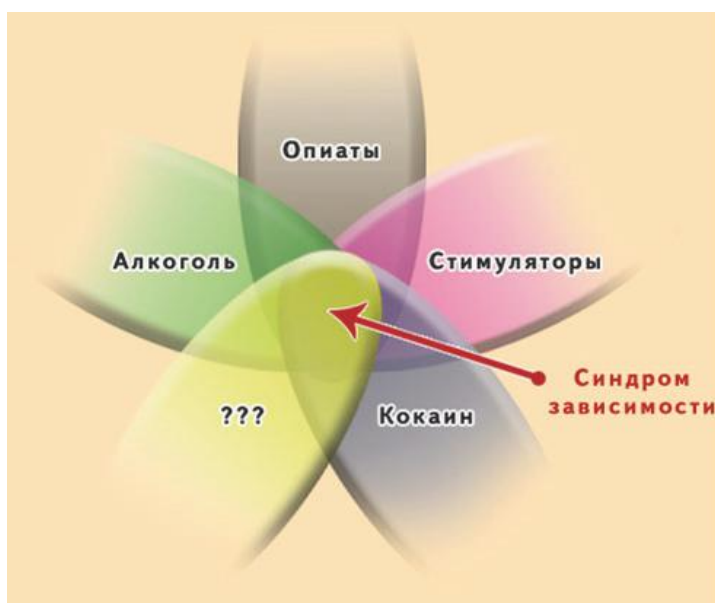


Рис. 131. Гипотетическая схема развития зависимости

В механизмы наркомании и алкоголизма вовлечена также тормозная ГАМК-ергическая система мозга. Хлорные каналы, которые играют основную роль в функционировании ГАМК-ергической системы, часто становятся мишенью для большого числа ядовитых веществ, в том числе этанола. Слабость этой системы, развивающаяся на фоне систематического приема этано-

ла или наркотиков, проявляется в устойчивости патологических влечений. Функциональная слабость ГАМК-ергической системы имеет большое значение и в формировании абстинентного состояния на фоне отмены приема алкоголя, что подтверждается снятием симптомов абстиненции ноотропными препаратами, производными ГАМК: пирацетамом, фенибутом, пантогамом, натрия оксibuтиратом.

Таким образом, сущность наркомании и алкоголизма состоит в активации внешним химическим агентом системы вознаграждения, которая в естественных условиях возбуждается в результате, например, достижения какой-либо цели. Такая подмена при доступности внешнего химического агента не требует целенаправленного труда для того, чтобы достичь состояния удовлетворения, наслаждения и т. д.

Вопросы для самоконтроля

1. Что играет значительную роль в патогенезе зависимостей?
2. Какое общее звено фармакологического действия у всех веществ, способных вызвать синдром зависимости?
3. Где в мозге находится центральное звено системы подкрепления?
4. В чем выражается временный дефицит концентрации катехоламинов?
5. К чему приводит ускоренный кругооборот катехоламинов?
6. Какую роль в механизмах опиатной наркомании играет опиоидная пептидергическая система?
7. Во что превращается этанол в тканях?
8. Какие изменения претерпевает ацетальдегид?
9. Каковы последствия слабости ГАМК-ергической системы?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Анатомия центральной нервной системы : учебно-методическое пособие / сост. С. Ю. Киселев. – Екатеринбург : Уральский федеральный университет ; ЭБС АСВ, 2014. – 66 с.

2. Анатомия и физиология центральной нервной системы : учебное пособие / [Ф. В. Орлов и др.]. – Саратов : Ай Пи Эр Медиа, 2018. – 141 с.

3. Андерсон, М. МРТ и КТ. Секционная анатомия / М. Андерсон, М. Дж. Фокс. – М. : Изд-во Панфилова, 2018. – 592 с.

4. Атлас по анатомии нервной системы : учебное наглядное пособие / сост. А. И. Тузов. – Краснодар : Краснодарский университет МВД России, 2015. – 62 с.

5. Балезина, О. П. Физиология: биопотенциалы и электрическая активность клеток / О. П. Балезина, А. Е. Гайдуков, И. Ю. Сергеев. – М. : Юрайт, 2020. – 166 с.

6. Богданов, А. В. Физиология центральной нервной системы и основы адаптивных форм поведения. – М. : Юрайт, 2020. – 352 с.

7. Гайворонский, И. В. Анатомия центральной нервной системы и органов чувств : учебник для акад. бакалавриата / И. В. Гайворонский, Г. И. Ничипорук, А. И. Гайворонский. – М. : Юрайт, 2018. – 292 с.

8. Дерриксон, Б. Анатомия. Физиология. Фундаментальные основы / Б. Дерриксон, Дж. Тортора. – М. : Эксмо, 2017. – 1280 с.

9. Ковалева, А. В. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем / А. В. Ковалева. – М. : Юрайт, 2020. – 188 с.

10. Козлов, В. И. Анатомия нервной системы и органов чувств : учебное пособие / В. И. Козлов. – М. : Практическая медицина, 2017. – 255 с.

11. Максимов, В. И. Биология человека : учебник / [В. И. Максимов и др.]. – М. : Лань, 2015. – 366 с.

12. Мурик, С. Э. Психология и физиология функциональных состояний человека / С. Э. Мурик. – Д. : OmniScriptum Publishing KS, 2015. – 320 с.

13. Никитюк, Д. Б. Анатомия и физиология человека (атлас) / Д. Б. Никитюк, С. В. Ключкова, Н. Т. Алексеева. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2020. – 368 с.

14. Ноздрачев, А. Д. Нормальная физиология : учебник / А. Д. Ноздрачев, П. М. Маслюков. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2019. – 1088 с.

15. Потребич, А. В. Основы анатомии и физиологии центральной нервной системы : учебное пособие / А. В. Потребич. – Калининград : Балтийский федеральный университет им. Иммануила Канта, 2006. – 114 с.

16. Самусев, Р. П. Атлас анатомии человека : учебное пособие / Р. П. Самусев, В. Я. Липченко. – 5-е изд., перераб. и доп. – М. : Оникс ; Мир и образование, 2006. – 542 с.

17. Теппермен, Д. Физиология обмена веществ и эндокринной системы. Вводный курс / Д. Теппермен, Х. Теппермен. – Книга по требованию, 2012. – 652 с.

18. Физиология мышечной и нервной систем : учебное пособие / [И. Н. Медведев и др.]. – М. : Лань, 2015. – 176 с.

19. Физиология человека в 3 т. / под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – М. : Мир, 2005.

Учебное пособие

Дерягина Лариса Евгеньевна,
доктор медицинских наук, профессор

Усачева Ирина Викторовна,
кандидат психологических наук

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ



Редактор *Тарасова Т. С.*

Корректор *Тарасова Т. С.*

Компьютерная верстка *Гридчина Т. А.*

Московский университет МВД России имени В.Я. Кикотя
117437, г. Москва, ул. Академика Волгина, д. 12

Подписано в печать:	Формат 60×84 1/16	Тираж 58 экз.
30.10.2020	Цена договорная	Объем 9,27 уч.-изд. л.
Заказ № 263		17,32 усл. печ. л.
