Н. К. Саваневский, Г. Е. Хомич

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

КУРС ЛЕКЦИЙ

Часть 1

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ

Под редакцией Н.К. Саваневского

Для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по специальности «Биология и химия»

БрГУ имени А.С. Пушкина

Предисловие

Основу настоящего учебно-методического пособия составляют тексты лекций, читаемых авторами для студентов биологического факультета специальности «Биология и химия» Брестского государственного университета имени А.С. Пушкина. В связи с тем, что на данной специальности обучается значительное количество студентов-туркменов, основные термины, используемые в каждой лекции, переведены на туркменский язык.

Учебно-методическое пособие написано в соответствии с требованиями Образовательного стандарта и типовой учебной программы в отношении содержания учебной дисциплины «Физиология человека и животных» для специальности «Биология и химия». Первая часть пособия состоит из 18 лекций.

Лекции 1 и 2 включают согласно типовой учебной программе темы «Введение» и «Физиология возбудимых тканей». Содержание тем изложено в двух лекциях: «Введение. Внутриклеточные основы возбудимости» и «Мембранные потенциалы». В этих лекциях рассматриваются предмет, методы, задачи и история развития физиологии, раздражители, механизмы возникновения возбуждения, закономерности реагирования возбудимых тканей на действие раздражителей.

Тема «Общая физиология центральной нервной системы» представлена в 3 и 4 лекциях: «Функциональная организация центральной нервной системы», «Нервные центры. Рефлекторная и координационная деятельность нервной системы».

Содержание темы «Частная физиология центральной нервной системы» разбито на 5–8 лекции: «Функции спинного, заднего, среднего мозга и мозжечка», «Функции ретикулярной формации, промежуточного мозга и лимбической системы», «Кора больших полушарий головного мозга» и «Автономная (вегетативная) нервная система». В 9–10 лекциях: «Строение мышц и механизм мышечного сокращения» и «Регуляция мышечной деятельности. Двигательная активность организма» рассматривается пятая тема «Физиология нейромоторного аппарата» типовой учебной программы. В данных лекциях изложены современные представления о строении мышечного волокна, механизме и энергетике мышечного сокращения, регуляции мышечной деятельности. Подчеркивается значение двигательной активности для здоровья человека.

Тема «Физиология сенсорных систем» раскрывается в лекциях 11–13: «Учение И.П. Павлова об анализаторах. Понятие о сенсорных системах», «Зрительная, слуховая и вестибулярная сенсорные системы», «Обонятельная, вкусовая, кожная, двигательная и висцеральная сенсорные системы».

Лекции 14–16: «Основы высшей нервной деятельности», «Нейрофизиологические основы психической деятельности» и «Сон и бодрствова-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ние. Эмоции. Целенаправленное поведение» посвящены рассмотрению темы «Физиология высшей нервной деятельности» типовой учебной программы. Отмечается роль И.П. Павлова в создании учения о высшей нервной деятельности, условных рефлексах, типах ВНД и сигнальных системах. Рассматриваются нейрофизиологические основы психической деятельности, механизмы целостного поведенческого акта согласно теории функциональных систем П.К. Анохина.

Тема учебной программы «Физиология эндокринной системы рассматривается в лекциях 17 «Общая характеристика эндокринных желез. Гипофиз. Эпифиз. Щитовидная железа» и 18 «Паращитовидные железы. Вилочковая железа. Поджелудочная железа. Надпочечники. Половые железы». В этих лекциях подробно освещается влияние гормонов на функции организма.

Учебно-методическое пособие иллюстрировано схемами, рисунками, таблицами, что будет способствовать более эффективному усвоению материала. Приведен также список рекомендуемой литературы, которая может быть использована студентами для самостоятельной подготовки по предмету.

Предназначено для студентов, обучающихся по специальности «Биология и химия», может быть использовано студентами других биологических специальностей и специальности «Физическая культура».

Авторы выражают искреннюю благодарность Хангелдиевой Улкер Сердаровне за помощь в переводе терминов на туркменский язык.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Лекция 1. Введение. Внутриклеточные основы возбудимости

План лекции:

1. Предмет, задачи и методы физиологии. История развития физиологии, ее связь с другими науками.

2. Раздражимость и возбудимость. История изучения животного электричества.

3. Строение и функции плазмалеммы возбудимых клеток. Селективные ионные каналы. Ионные насосы.

Основные термины на туркменском языке

1. Абсолютный покой – doly rahatlyk
2. Автономный – özbaşdakluk
3. Адекватный – adekwat; barabar; biri-birine meňzeş; deň
4. Активация – aktiwleşdirme
5. Барьерный – barýer, päsgelçilikli
6. Безусловный рефлекс – dogabitdi bolan refleks; gürrüňsiz refleks
7. Белок – belok; ýokum
8. Вегетативный – wegetatiw
9. Вегетативная нервная система – wegetatiw nerw ulgamy
10. Вкусовой – tagam duýuş
11. Вкусовые ощущения – tagam duýgulary
12. Внешняя (окружающая) среда – daşky gurş
13. Внутриклеточный – öýjük içindäki
14. Возбудимость – syzyjylyk
15. Возбудимый – syzýan
16. Возбудимые ткани – syzýan dokumalar
17. Возбуждение – oýatma
18. Воздействие – täsir
19. Волнообразный – tolkuna meňzeş; egrem-bugram; buýra-buýra
20. Ворота – derweze
21. Высшая нервная деятельность – nerwiň ýokary işleýşi
22. Ганглий – (nerw kletkalarynyň toplumy, nerw düwüni) gangliý
23. Гидравлика – gidrawlika
24. Головной мозг – beýni
25. Гормон – (içki sekresiýa mäzleriniň üçin işläp çykarýan maddasy) gormon
26. Градиент раздражения – gyjyndyrma gradiýenti
27. Деполяризация (уменьшение электрического потенциала) – (elektrik potensial azaltma)
28. Доминанта – (esasy ideýa, zadyň esasy alamaty ýa-da ähmiýetli bölegi) dominanta

БрГУ имени А.С. Пушкина

29. Железистый – mäz; mäzli
30. Железистая ткань – mäzli dokuma
31. Жидкость – suwuklyk
32. Жизнедеятельность – ýaşaýşa ukyplylyk
33. Зависимый – garaşly; bakna; bagly; mätäç; ýapja
34. Катетер – (siýdikligi boşatmak üçin turbajyk) kateter
35. Кодирование – kodlama
36. Концентрация – konsentrirleme; toplama; ýygnama; jemleme; toplanma
37. Концентрационный – konsentrasion
38. Кровообращение – gan aýlanuş
39. Крутизна – uçutlyk; diklik; kertlik; eňaşaklyk; ýapaşaklyk
40. Латентный (скрытый) период – gizlin döwri
41. Лиганд (химическое соединение, медиатор) – (himiki birleşdirme, mediator)
42. Максимальный – maksimal; ýokary; köp
43. Максимальная сила – ýokary güýç
44. Межклеточный (внеклеточный) – öýjükara
45. Межклеточная жидкость – suwuklyk öýjükara
46. Мембрана –(ses yrgyldylaryny yzyna serpikdirmek üçin ýumuak maddadanedilen perde ýa-da ýukajyk plastinka) membrana
47. Метод – metod; usul
48. Моделирование – modelirleme; taýýarlama
49. Напряжение – gataltma
50. Наследственный – nesil; nesildäki; nesil yzarlaýjy
51. Неадекватный – adekwat däl; tapawutly; barabar däl; biribirine laýyk däl;
52. Нервная система – nerw ulgamy
53. Нервный импульс – nerw galpyldysy
54. Обмен веществ – maddalaryň çalyşmasy
55. Оздоровление – sagaltma; sagadyna çykarma; ýagdaýyny gowulandyrma
56. Относительный покой – otnositel rahatlyk
57. Ощущение – duýgy
58. Патология – patologiýa
59. Патологический – patologik; maýyplyk
60. Патологический процесс – maýyplyk prosesi
61. Перенос – göçürme
62. Поведение – edim-gylym; özüňialyp barma; tertip; gylyk; häsiýet; boluş
63. Потенциал – potensial
64. Потенциал действия – potensial hereket
65. Потенциал покоя – potensial ynjalyk
66. Потенциалзависимый – potensialgaraşly
67. Порог – öň ýany; öňüsyra

БрГУ имени А.С. Пушкина

68. Порог раздражения – gyjyndyrma öň ýanynda
69. Проводимость – geçirijilik
70. Проницаемость – geçirijilik; syzdyryjylyk
71. Проницаемый – geçirýän; syzdyrýan; geçiriji; syzdyryjy
72. Процесс – proses
73. Раздражение – gyjyndyrma
74. Раздражимость – gyjynmaklyk; gozgalaň tapmaklyk
75. Раздражитель – täsir ediji; gyjyndyryjy; gozgalaň ýetiriji
76. Рефлекс – refleks
77. Рефлекторный – reflektorly
78. Рефлекторная дуга – reflektorly duga
79. Рефлекторная реакция – refleks reaksiýasy
80. Рефрактерность – ýokluk syzyjylyk
81. Селективный – selektiw
82. Симпатический – simpatik
83. Симпатическая нервная система – simpatik nerw sistemasy
84. Симпатические нервы – simpatik nerwler
85. Структура – struktura; gurluş; düzüm
86. Торможение – peseltme
87. Трансплантация – transplantasiýa
88. Тромб – (gan damarlarynda emele gelýän goýy, uýan gan) tromb
89. Условный рефлекс – şertli refleks
90. Утечка ионная – ion syzmasy
91. Физиологический покой – fiziologik ynjalyk
92. Физиологические процессы – fiziologik prosesler
93. Фистула – ýara deşigi
94. Функционирование – işleme; hereketde bolma
95. Функционировать – işlemek; hereketde bolmak
96. Электрический заряд – elektrik zarýady
97. Электровозбудимость – elektrosyzyjylyk
98. Электрокардиография – (ýüregiň fiziologik häsiýetlerini çyzgy arkaly derňemek usuly) elektrokardiografiýa
99. Электрофизиология – (fiziologiýanyň organizmdäki elektrik hadysalaryny öwrenýänbölümi) elektrofiziologiýa

БрГУ имени А. С. Пушкина

1. Предмет, задачи и методы физиологии. История развития физиологии, ее связь с другими науками

Предмет, задачи и методы физиологии. Физиология (от греч. *physis* – природа, *logos* – учение) – наука, изучающая жизнедеятельность целостного организма, его отдельных систем, органов, тканей и клеток, выявляющая закономерности функционирования организма и взаимодей-

ствия его с окружающей средой. В физиологии выделяют общую, частную и прикладную физиологию.

Общая физиология изучает общие закономерности протекания основных жизненных процессов, раздражимость, возбудимость, механизмы возбуждения и торможения, обмен веществ. Частная физиология исследует свойства отдельных тканей, органов и систем органов. Прикладная физиология изучает особенности жизнедеятельности человека в различных условиях, в связи с чем в ней выделяют физиологию труда, возрастную физиологию, физиологию спорта, физиологию питания, экологическую физиологию, космическую физиологию и др. Важные практические задачи решает физиология сельскохозяйственных животных. Измененные функции больного организма, закономерности возникновения и развития патологических процессов в организме исследует патологическая физиология.

Физиология – наука экспериментальная. В зависимости от целей эксперимента используются разнообразные методы физиологических исследований. На ранних этапах развития физиологической науки широко применялся метод удаления всего органа или его части (метод экстирпации) с последующими наблюдениями за произошедшими изменениями в организме, вызванными экстирпацией. В некоторых случаях орган пересаживают на другое место или в другой организм (метод трансплантации).

Русский ученый И.П. Павлов широко ввел в практику фистульный метод, при котором органы, находящиеся в глубине тела (желудок, кишечник), соединялись с помощью трубки (фистулы) с внешней средой. Вариантами такой методики можно считать выведение на кожу протоков околоушной или поднижнечелюстной слюнных желез, а также современную методику катетиризации, т.е. введения в кровеносные сосуды, сердце, протоки желез тончайших трубок – катетеров. Используя катетеры, можно вводить различные лекарства, устранять тромбы и т.д.

С помощью методики денервации изучают влияние нервной системы на деятельность органа. При этом нервные волокна, иннервирующие орган, либо перерезают, либо раздражают электрическим или химическим способом.

В последнее время в физиологии широко используются инструментальные методики, позволяющие записывать биотоки мышц (электромиография), желудка (электрогастрография), сердца (электрокардиография), мозга (электроэнцефалография), а также отдельных нейронов или их групп с помощью вживленных микроэлектродов, и многие другие. Компьютерная обработка полученного массива экспериментальных данных значительно облегчает выявление закономерностей функционирования того или иного физиологического объекта.

БрГУ имени А.С. Пушкина

История развития физиологии. Первые представления о строении и функциях организма возникли еще в древности в связи с необходимостью лечения людей и животных (Гиппократ – 460–377 гг. до н.э., Аристотель – 384–322 гг. до н.э.). Клавдий Гален (129–201 гг.) впервые ввел в практику медицины эксперименты со вскрытием трупов животных. Таджикский ученый Абу Али Ибн Сина – Авиценна (980–1037 гг.), объединив имеющиеся медицинские сведения, написал труды «Канон медицины» и «Введение в анатомию и физиологию».

Основоположником современной анатомии считают А. Везалия (1514–1564 гг.), правильно описавшего в своем монументальном труде «Семь книг о строении тела человека» основные черты строения человеческого организма. Физиология как отдельная наука сформировалась в XVII веке. В 1628 году английский врач и физиолог У. Гарвей (1578–1657 гг.) опубликовал книгу «Анатомические исследования о движении сердца и крови у животных», в которой изложил свое открытие – наличие кругов кровообращения. Открытие кровообращения считается *датой основания физиологии животных*.

Французский философ, математик, физик и физиолог Р. Декарт (1596–1650 гг.) сформулировал представление об «отраженной деятельности организма» и выдвинул понятие о рефлексе. Через посредство нервной субстанции мозга, по Р. Декарту, возникает двигательная реакция в ответ на внешнее воздействие. На основе рефлекторного механизма Р. Декарт пытался объяснить поведение животных и просто автоматические действия человека. Дальнейшее развитие представления о рефлексе и рефлекторной дуге получило в работах чешского анатома и физиолога Я. Прохазки (1749–1820 гг.). Именно им в 1800 г. был введен в науку сам термин «*рефлекс*» и впервые дано классическое описание рефлекторной дуги. Основываясь на концепции Р. Декарта об отражении мозгом внешних воздействий, воспринимаемых нервной системой, Я. Прохазка развивает понятие рефлекса как принцип и распространяет принцип рефлекса на деятельность всей нервной системы, в том числе и на психическую деятельность.

В XVII веке в физиологии начали все шире использоваться достижения физики и химии. Итальянский ученый Дж. Борелли (1608–1679 гг.) применил законы механики для объяснения движений, а законы гидравлики – для изучения движения крови в сосудах.

В XVIII в. русский ученый М.В. Ломоносов еще до европейских ученых впервые сформулировал трехкомпонентную теорию цветного зрения и предложил первую классификацию вкусовых ощущений. В конце XVIII в. итальянский физиолог Л. Гальвани доказал существование в живых тканях «животного электричества», что совместно с опытами К. Маттеуччи послужило основой для изучения природы процесса возбуждения.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Значительного развития физиология как наука достигла в XIX–XX и начале XXI века. Большой вклад в развитие физиологии внесли английские исследователи – Ч. Белл, Ч. Шеррингтон, Дж. Ленгли, Э. Старлинг, Д. Баркрофт, Э. Хаксли, немецкие – И. Мюллер, Э. Дюбуа-Реймон, К. Людвиг, Г. Гельмгольц, Э. Пфлюгер, К. Вернике, французские – К. Бернар, Ф. Мажанди, Л. Лапик, П. Брока, итальянские – А. Моссо, Л. Лючиани, голландские – В. Эйнтховен, Р. Магнус, канадский исследователь Г. Селье, американский – У. Кеннон, датский – А. Крог, польский – К. Функ и многие другие.

«Отцом русской физиологии» называют И.М. Сеченова, изложившего в своей книге «Рефлексы головного мозга» физиологические основы психической деятельности. Ученик И.М. Сеченова Н.Е. Введенский открыл явления оптимума и пессимума, создал учение о парабиозе. Ученик Н.Е. Введенского А.А. Ухтомский открыл закон доминанты в функционировании нервной системы.

Выдающийся вклад в развитие физиологии внес русский ученый И.П. Павлов – лауреат Нобелевской премии за работы в области физиологии пищеварения. Открыв условные рефлексы, И.П. Павлов создал новое направление в физиологии – физиологию высшей нервной деятельности. Выдающимися учениками И.П. Павлова были русские ученые Л.А. Орбели, С.П. Бабкин, К.М. Быков, А.Д. Сперанский, И.П. Разенков, Н.И. Красногорский, А.Г. Иванов-Смоленский, П.К. Анохин, А.Э. Асратян и многие другие.

В исследование функций вегетативной нервной системы большой вклад внесли У. Гаскелл, Дж. Ленгли, Н.А. Миславский, У. Кеннон, Л.А. Орбели, В.Н. Черниговский, А.Д. Ноздрачев. Автономные рефлексы, осуществляемые симпатическими вегетативными ганглиями, были подробно изучены коллективом белорусских ученых в Институте физиологии АН БССР под руководством академика И.А. Булыгина.

В настоящее время больших успехов достигли исследования физиологических процессов, происходящих не только в органах и тканях, но и на клеточном и молекулярном уровнях. Усовершенствование и появление новых физических, химических, электрофизиологических и других методов исследования с применением информационных компьютерных технологий, математическое моделирование физиологических процессов позволяет значительно углубить и расширить знания о функционировании целостного организма человека и животных, отдельных его систем, органов, клеток и тканей.

Связь физиологии с другими науками. Физиология человека тесно связана с другими науками. Состояние человеческого организма, его поведение и эмоции, способность противостоять экстремальным факторам

БрГУ имени А.С. Пушкина

окружающей среды сильно зависят от выработки гормонов, нейропептидов, биогенных аминов и других биологически активных веществ, состав и свойства которых изучает *биохимия*. Правильная организация питания туристов невозможна без учета калорийности и состава пищевого рациона, создания специальных питательных смесей, что также является прерогативой биохимии. Все биохимические реакции в теле человека протекают в цитоплазме клетки, на биологических мембранах, с участием органоидов.

Любой физиологический процесс имеет материальную, в некоторых случаях еще недостаточно изученную природу, и протекает в конкретных анатомических структурах организма, что указывает на тесную связь физиологии человека с *анатомией* человека.

Физиология взаимосвязана со всеми *медицинскими специальностями*. Ее достижения постоянно используются в практической медицине, которая в свою очередь поставляет материал для физиологических исследований. Знание нормальных проявлений жизнедеятельности организма здорового человека, его констант гомеостаза позволяет на ранних этапах развития болезни выявлять малейшие признаки патологии и осуществлять адекватную медицинскую помощь. Раскрытие закономерностей протекания физиологических процессов в организме человека является необходимым условием увеличения продолжительности жизни, рациональной организации оздоровления и облегчения условий труда и быта, лежит в основе профилактической медицины.

Функции клеток, тканей и органов тесно взаимосвязаны с их структурой. *Гистология* изучает развитие, строение и жизнедеятельность тканей животных организмов, клеток и их субмикроскопических структур, что теснейшим образом переплетается с физиологией.

Физиология тесно связана с *генетикой*. Генетикой доказано, что изменение генотипа приводит к изменению фенотипических, в том числе и физиологических свойств организма. Для понимания многих физиологических процессов, механизмов памяти существенное значение имеет выяснение кодирования наследственных особенностей строения и функций организма в нуклеиновых кислотах, участия ДНК и РНК в процессах памяти. Поскольку безусловнорефлекторные компоненты поведения передаются по наследству, то исследование генетических характеристик организма может дать ключ к пониманию особенностей поведения индивидуумов в определенных условиях внешней среды.

2. История изучения животного электричества. Раздражимость и возбудимость

История изучения животного электричества. В XVIII веке с помощью простейших источников электричества (электрофорной машины)

БрГУ имени А.С. Пушкина

было обнаружено, что мышцы и нервы отвечают на раздражение электрическим током, т.е. обладают электрической возбудимостью. Однако понимание того, что нервы и мышцы работают, генерируя сами так называемое «животное электричество», пришло далеко не сразу. Итальянский ученый Луиджи Гальвани разрешил эту проблему в серии опытов, проведенных в самом конце XVIII в.

Л. Гальвани решил выяснить влияние атмосферного электричества на живой организм. Он приготовил нервно-мышечные препараты лягушек, состоящие из нижней части позвоночника и лапок, и развесил их на балконе на открытом воздухе. По чистой случайности крючки, на которые развешивались препараты, оказались медными, а решетка балкона была железной. Гальвани обнаружил, что как только лапки, раскачиваясь на ветру, касались железной решетки балкона, происходило сокращение их мышц.

В то время уже было известно, что электрический ток, подаваемый по металлическим проводникам от электрофорной машины к мышцам, вызывает их сокращение. На основании своих наблюдений Гальвани сделал вывод, что в мышцах и нервах возникает «животное электричество», которое поступает по медным крючкам и железной решетке балкона к мышцам лапок и вызывает их сокращение. Опыт, в котором сокращение мышцы вызывается прикосновением к ней двух разнородных металлов, стали называть первым опытом Гальвани.

Однако физик А. Вольта опроверг вывод Л. Гальвани. А. Вольта доказал, что источником тока в первом опыте Гальвани является соединение двух разнородных металлов, т.е. меди и железа. При замыкании пары этих металлов тканями препарата лягушки через ткани проходит электрический ток, вызывающий сокращение мышц.

Л. Гальвани был уверен в существовании «животного электричества» и провел эксперимент, в котором вовсе не применялись металлы. Даже приготовление препарата лягушки (разрезание и т.д.) производилось стеклом. Гальвани надрезал икроножную мышцу одного нервно-мышечного препарата и на него набрасывал нерв второго, причем так, чтобы он касался мышцы в месте разреза и в неповрежденном участке. При набрасывании в момент касания нерва возникало сокращение мышцы второго препарата. Причиной сокращения является электрический ток, возникающий между поврежденным и неповрежденным участком мышцы и вызывающий раздражение нерва. Этот опыт получил название второго опыта Гальвани.

Таким образом, научный спор между физиологом Л. Гальвани и физиком А. Вольта о природе «животного электричества» увенчался двумя крупными открытиями. Были открыты электрические потенциа-

БрГУ имени А.С. Пушкина

лы, возникающие в живых тканях, и найден новый способ получения электрического тока, в результате чего создан гальванический элемент («вольтов столб»).

Немецкий ученый Э. Дюбуа-Реймон в начале XIX в. впервые измерил электрические потенциалы живых нервов и мышц, сконструировав высокочувствительный гальванометр. Дюбуа-Реймон обнаружил, что если сделать поперечный разрез мышцы и соединить поверхность разреза и неповрежденную поверхность мышцы с гальванометром, то он покажет разность потенциалов. Было установлено, что внутренняя поверхность разреза заряжена отрицательно, а неповрежденная поверхность мышцы – положительно.

Итальянский ученый К. Маттеуччи впервые показал, что разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностью мышцы, свойственная состоянию покоя (потенциал покоя), резко падает при возбуждении (однофазный ток действия). К. Маттеуччи осуществил также опыт, известный под названием опыта вторичного сокращения: при накладывании на сокращающуюся мышцу одного нервно-мышечного препарата лягушки нерва второго препарата мышца последнего тоже начинает сокращаться. Этот опыт объясняется тем, что возникающий в мышце при ее возбуждении и сокращении потенциал действия оказывается достаточно сильным, чтобы вызвать возбуждение второго нерва и мышцы.

Дальнейшие успехи в изучении биоэлектрических потенциалов были тесно связаны с созданием новых приборов для регистрации быстрых и очень маленьких колебаний электрического потенциала (чувствительных осциллографов и мощных усилителей) и методов их отведения от одиночных возбудимых клеток. Применение внутриклеточных микроэлектродов, микропипеток, компьютерных технологий и т.д. позволяет регистрировать ионные токи, протекающие через одиночные ионные каналы, записывать и анализировать биопотенциалы, возникающие в сердце (электрокардиография), головном мозге (электроэнцефалография и др.), сетчатки глаза (электроретинография), скелетных мышцах (электромиография), мышцах желудка (электрогастрография) и т.д.

Раздражимость. Способность живых клеток, тканей, органов и всего организма активно отвечать на воздействия определенных факторов внешней и внутренней среды изменением обмена веществ, возникновением, усилением или ослаблением своей деятельности называется раздражимостью. Раздражимость обусловлена, в первую очередь, изменением структуры и ионной проницаемости цитоплазматической мембраны клетки.

Воздействия внешней или внутренней среды называют *раздражителями*, или стимулами, а ответные реакции на них клеток, тканей и всего

БрГУ имени А.С. Пушкина

организма – *биологическими реакциями*. Сам процесс воздействия раздражителя называется *раздражением*.

По своей природе раздражители могут быть химическими, электрическими, механическими, температурными, радиационными, световыми, биологическими и др. По своему биологическому значению для каждой клетки все раздражители делятся на *адекватные* и *неадекватные*.

Адекватными называются те раздражители, которые при минимальной силе раздражения вызывают возбуждение в данном виде клеток, выработавших в процессе эволюции специальную способность реагировать на эти раздражители. Чувствительность клетки к адекватным раздражителям очень велика. Все остальные раздражители называют неадекватными.

В той или иной степени способны отвечать на раздражение все живые клетки и ткани. Однако нервная, мышечная и железистая ткань в отличие от других способны осуществлять быстрые реакции на раздражения. Эти ткани получили название *возбудимых тканей*.

Раздражители отличаются друг от друга не только по своей природе, но и по своей силе. Раздражитель одной и той же природы может быть подпороговой, пороговой, субмаксимальной, максимальной и супермаксимальной силы. Наименьшая сила раздражителя, при воздействии которой возникает возбуждение в виде потенциала действия и наблюдается самая малая ответная реакция, называется *пороговой силой*, или *порогом раздражения*. Все раздражители силой меньше порога называют подпороговыми. Самую малую из сил, вызывающую самую большую ответную реакцию, называют максимальной силой раздражителя, или максимальной силой раздражения. Раздражители, сила которых больше пороговой, но меньше максимальной, называют субмаксимальными. Раздражители с силой, превышающей максимальную, называют супермаксимальными, или сверхмаксимальными.

При действии сверхмаксимальных по силе раздражителей ответная реакция не превышает максимальную и может становиться меньше. Для субмаксимальных по силе раздражителей справедливы законы силы, длительности и градиента раздражения.

Закон силы раздражения: чем сильнее раздражение, тем больше (до определенных пределов) ответная реакция.

Закон длительности раздражения, или закон гиперболы: чем продолжительнее раздражение, тем больше (до известных пределов) ответная реакция живого образования.

Закон градиента раздражения, или закон крутизны раздражения: чем быстрее нарастает сила раздражения, т.е. выше ее градиент, тем быстрее (до известных пределов) возникает возбуждение.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Возбудимость. Способность нервных, мышечных и железистых клеток и тканей, а также рецепторных клеток быстро отвечать на раздражение изменениями своих физиологических свойств и возникновением возбуждения называется *возбудимостью*. Возбуждение – это волнообразный процесс, который проявляется в специфической ответной реакции ткани (мышечная – сокращается, железистая – выделяет секрет, нервная – генерирует электрический импульс) и неспецифической (изменение t°, обмена веществ и др.). Обязательным признаком возбуждения является изменение электрического заряда мембраны клетки. Характерной особенностью клетки в момент ее возбуждения является ее неспособность отвечать на новое раздражение, что получило название *рефрактерность*.

Возникнув в одной клетке или в одном ее участке, возбуждение распространяется и возбуждает другие участки клетки или соседние клетки. Ответ живой клетки или ткани на раздражение и возникновение возбуждения происходит не мгновенно, а через некоторый период времени. Этот промежуток времени между началом действия раздражителя и реакцией на него клетки, ткани, органа или всего организма получил название *латентного*, или *скрытого периода*.

Минимальная сила раздражения, необходимая для возникновения возбуждения клетки и генерации потенциала действия, называется *порогом возбуждения*. Порог возбуждения и порог раздражения понятия близкие, т.к. характеризуют две взаимодействующие стороны одного процесса. Так, порог раздражения характеризует силу действующего раздражителя, и измеряется в различных физических величинах (градусах, килограммах, децибеллах и т.д.). Порог возбуждения характеризует способность живого образования возбуждаться в ответ на действие раздражителя и генерировать потенциал действия. Он измеряется в миллиВольтах.

3. Строение и функции плазмалеммы возбудимых клеток. Селективные ионные каналы. Ионные насосы

Строение и функции плазмалеммы возбудимых клеток. Плазматической, или цитоплазматической, или клеточной мембраной, или плазмалеммой называют мембрану, отделяющую цитоплазму клетки от наружной среды. Основу плазматической мембраны составляет двойной слой молекул *фосфолипидов*. Главная функция фосфолипидов состоит в поддержании механической стабильности плазмалеммы и придании ей водоотталкивающих свойств. В бимолекулярный слой фосфолипидов погружены частично или пронизывают его насквозь молекулы белков. Выступающие из двойного слоя фосфолипидов части молекул белков образуют третий слой плазматической мембраны клетки. Белки, пронизывающие

БрГУ имени А.С. Пушкина

насквозь липидную основу мембраны, образуют каналы для воды и ионов, формируют ионные насосы.

Основные функции плазматической мембраны – барьерная, транспортная, регуляторная и каталитическая. Плазмалемма нейрона легко проницаема для жирорастворимых веществ, молекулы которых проникают через двойной слой фосфолипидов. Крупные водорастворимые молекулы, а также анионы органических кислот, практически совсем не проходят через мембрану. В то же время в мембране нервного волокна существуют каналы, проницаемые для воды, для малых молекул водорастворимых веществ и для малых ионов.

Каналы, проницаемые для ионов, или ионные каналы, образованы молекулами белков, пронизывающими насквозь бимолекулярный слой фосфолипидов. Ионные каналы мембраны обладают двумя важнейшими свойствами: 1) избирательно пропускают одни ионы и не пропускают другие; 2) обладают электровозбудимостью, т.е. способностью открываться и закрываться в ответ на изменения электрического заряда на мембране. Избирательность ионных каналов определяется геометрическими размерами иона и химической природой белка, образующего стенки канала.

Селективные ионные каналы. Особое значение имеют каналы, проницаемые для ионов натрия, калия, хлора и кальция. В мембране нейрона имеются специфические селективные *натриевые, калиевые, хлорные* и *кальциевые каналы*, т.е. каналы, избирательно пропускающие только ионы Na^+ или K^+ или Cl^- или Ca^{2+}. Эти каналы имеют механизмы для их открывания и закрывания. От состояния (открытого или закрытого) определенных ионных каналов мембраны зависит величина электрического заряда (потенциала) на мембране клетки. Кроме специфических селективных, в мембране находятся неспецифические каналы для *ионной утечки*, каждый из которых проницаем больше всего для ионов калия и в меньшей степени для ионов натрия и хлора. Эти каналы не имеют механизмов для их закрывания и открывания и почти не меняют своего состояния при электрических воздействиях на мембрану нейрона.

Различают потенциалзависимые ионные каналы, открытое или закрытое состояние которых меняется в зависимости от изменения электрического заряда мембраны клетки, и лигандзависимые ионные каналы, находящиеся в постсинаптической мембране синапсов и открывающиеся под действием медиатора.

Потенциалзависимым каналом является специфический ионный натриевый канал, который имеет селективный фильтр, воротный механизм и сенсор напряжения (рис. 1). Селективный фильтр располагается в наружной части ионных каналов. Через него проходят только те ионы, которые соответствуют по размерам и свойствам.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Воротный механизм, или «*ворота*», представлен двумя типами белковых молекул. Один тип образует активационные, или m-ворота, другой тип – инактивационные, или h-ворота. Активационные ворота расположены ближе к внешней стороне канала, а инактивационные – у внутренней стороны канала. Благодаря свойству конформации, т.е. изменению пространственной конфигурации образующих ворота молекул белков без изменения их химического состава, воротный механизм в тысячные доли секунды может открывать и закрывать ионные каналы.

Ворота могут находиться только в двух положениях: или полностью открыты или полностью закрыты. Поэтому ионная проницаемость одиночного открытого канала является постоянной величиной. Суммарная проводимость мембраны для того или иного иона определяется числом одновременно открытых каналов, проницаемых для данного иона.

Сенсор напряжения представлен белковой молекулой внутри мембраны, способной реагировать на величину электрического потенциала, возникающего в мембране в результате внешних воздействий и изменения обмена веществ.

В состоянии покоя клетки инактивационные ворота открыты, а активационные ворота натриевых каналов закрыты. Поэтому ионы Na^+ не могут поступать в клетку (рис. 1, А). При действии раздражителя изменяется заряд мембраны, активационные ворота открываются, ионы натрия поступают в клетку и происходит деполяризация (рис. 1, Б). С прекращением действия раздражителя закрываются инактивационные каналы и поступление Na^+ в клетку заканчивается (рис. 1, В).

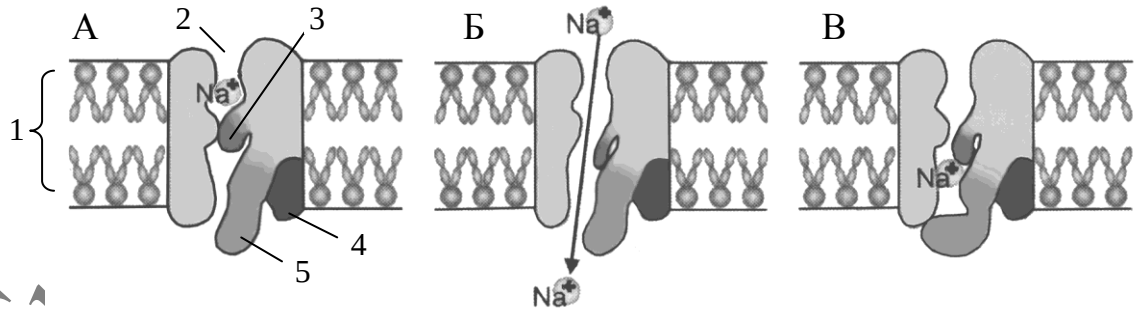

Рис. 1. Селективный натриевый канал (схема):
А – в состоянии покоя; *Б* – при действии раздражителя (деполяризация); *В* – при прекращении раздражения (окончание деполяризации); *1* – двойной слой фосфолипидов мембраны; *2* – селективный фильтр; *3* – активационные ворота; *4* – сенсор напряжения; *5* – инактивационные ворота

Через открытые каналы ионы могут проходить через клеточную мембрану пассивным и активным способом. На пассивный транспорт веществ клетка своей энергии не затрачивает. Пассивный транспорт веществ

осуществляется по концентрационному и электрическому градиентам путем фильтрации, диффузии и осмоса. Активный транспорт ионов через мембрану клетки идет по ионным каналам, требует затраты энергии клеткой и осуществляется с помощью так называемых *ионных насосов*. Через один ионный канал может проходить от 10 млн до 100 млн ионов в секунду.

Ионные насосы. Перенос ионов против градиентов их концентраций, т.е. из раствора с меньшей концентрацией в раствор с большей концентрацией этих ионов, называется активным ионным транспортом. В мембране клетки имеется *натрий-калиевый насос*, который способен против градиента концентрации откачивать ионы натрия из цитоплазмы во внеклеточную среду в обмен на ионы калия. Натрий-калиевый насос работает, потребляя энергию АТФ. Молекулярный механизм насоса функционирует лишь в случае присоединения к нему снаружи клетки ионов калия, а изнутри клетки – ионов натрия. В мембране клетки имеются насосы и для других ионов, например, для ионов кальция, хлора. Во внутренних мембранах митохондрий имеются протонные каналы, через которые осуществляется перенос ионов водорода.

Таким образом, в живой клетке есть две системы движения ионов через мембрану. Одна из них – пассивный ионный транспорт – осуществляется по градиенту концентрации ионов и не требует затраты энергии клеткой. Благодаря ему возникает потенциал покоя и потенциал действия. Он может привести в конечном итоге к выравниванию концентрации ионов натрия и калия по обе стороны клеточной мембраны. Однако в живой клетке этого не происходит вследствие наличия второй системы движения ионов – активного ионного транспорта.

Активный транспорт – это результат работы натрий-калиевого насоса, благодаря которому поддерживается постоянство разности концентраций ионов между цитоплазмой и внеклеточной жидкостью в покое, а также восстанавливается исходная разность ионных концентраций, нарушающаяся при каждом возбуждении нейрона. Активный ионный транспорт возможен лишь при условии затраты клеткой энергии АТФ, пополняемой в результате процессов обмена веществ.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Вопросы для самоконтроля

1. Какое открытие считается датой основания физиологии жи-вотных?
2. Как объясняли суть первого опыта Гальвани сам Л. Гальвани и А. Вольта?
3. Что обнаружили Э. Дюбуа-Реймон и К. Маттеуччи?
4. Дайте характеристику раздражителям.
5. Что называют возбудимостью и рефрактерностью?

6. Чем образованы ионные каналы цитоплазматической мембраны и какими свойствами они обладают?
7. Как устроен селективный ионный натриевый канал?
8. В каком положении находятся «ворота» натриевого канала в состоянии покоя, при деполяризации и после ее окончания?
9. Охарактеризуйте натрий-калиевый насос.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Лекция 2. Мембранные потенциалы

План лекции:

1. Понятие о мембранном потенциале, равновесном ионном потенциале и потенциале покоя.
2. Механизм возникновения потенциала действия. Следовые потенциалы.
3. Закономерности реагирования возбудимых тканей на действие раздражителей.

Основные термины на туркменском языке

1. Безмякотное (немиелинизированое) нервное волокно; нервное волокно, непокрытое оболочкой из миелина – nerw süýümleri; tölenmedik mielinli barda
2. Гиперполяризация (увеличение электрического потенциала) – elektrik potensial ulaltma
3. Инверсия – inwersiýa
4. Критический потенциал – gaty howply potensial
5. Лабильность – durnuksyzlyk
6. Локальный ответ – lokal jogap
7. Местный потенциал – ýerli potensial
8. Мышечные клетки – myşsa kletki
9. Мякотное (миелинизированное) нервное волокно; нервное волокно с оболочкой из миелина – nerw süýümleri la mielinli barda
10. Натрий-калиевый насос – natriý-kalili nasos
11. Нервное волокно – nerw süýümleri
12. Нервно-мышечный – nerw-myşsa
13. Органические кислоты – organiki kislotalar
14. Осмотическая сила – konsentrasion güýç
15. Отталкивание – iteklenme
16. Отталкивание электрических зарядов – elektrik zarýadlarynyň
17. Ответная реакция – jogap reaksiýasy
18. Пессимальный (наихудший) – (erbet)
19. Поляризация – polýarizasiýa
20. Полярность – polýarlyk
21. Порог – öň ýany; öňüsyra
22. Пороговый потенциал – öň ýany potensial
23. Поперечнополосатый – keseligine ýol-ýol
24. Препарат – preparat; serişde
25. Пространство – giňişlik
26. Равновесие – deňagramlylyk

БрГУ имени А. С. Пушкина

27. Реверсия – rewersiýa
28. Реполяризация (восстановление поляризации) – (polýarizasiýa dikeltme)
29. Ритм – sazlaşyk; ritm
30. Следовые потенциалы (потенциалы, продолжающиеся вслед) – (potensial dowam etmek bilen)
31. Следовой деполяризационный потенциал (уменьшение электрического потенциала, продолжающееся вслед за потенциалом действия) – (elektrik potensial azaltma dowam etmek bilen mes potensial hereket)
32. Следовой гиперполяризационный потенциал (увеличение электрического потенциала, продолжающееся вслед за потенциалом действия) – (elektrik potensial ulaltma dowam etmek bilen mes potensial hereket)
33. Усвоение ритма – ritm özleşdirme
34. Фаза субнормальности (фаза снижения возбудимости) – faza syzyjylyk aşaklamagy
35. Функциональный – funksional
36. Функциональная подвижность – funksional hereketlilik
37. Экзальтация – çendenaşa begenç duýgusy
38. Электрическое поле – elektrik meýdany

1. Понятие о мембранном потенциале, равновесном ионном потенциале и потенциале покоя

Любая живая клетка покрыта полупроницаемой мембраной, через которую осуществляется пассивное движение и активный избирательный транспорт положительно и отрицательно заряженных ионов. Благодаря этому переносу между наружной и внутренней поверхностью мембраны имеется разность электрических зарядов (потенциалов) – мембранный потенциал. Существует три отличающихся друг от друга проявления мембранного потенциала – *мембранный потенциал покоя, местный потенциал, или локальный ответ, и потенциал действия.*

Если на клетку не действуют внешние раздражители, то мембранный потенциал долго сохраняется постоянным. Мембранный потенциал такой покоящейся клетки называется мембранным потенциалом покоя. Для наружной поверхности мембраны клетки потенциал покоя всегда положителен, а для внутренней поверхности клеточной мембраны всегда отрицателен. Принято измерять потенциал покоя на внутренней поверхности мембраны, т.к. ионный состав цитоплазмы клетки более стабилен, чем межклеточной жидкости. Величина потенциала покоя относительно постоянна для каждого типа клеток. Для поперечнополосатых мышечных клеток она составляет от –50 до –90 мВ, а для нервных клеток от –50 до –80 мВ.

Причинами возникновения потенциала покоя являются *разная концентрация катионов и анионов* снаружи и внутри клетки, а также *избира-*

БрГУ имени А.С. Пушкина

тельная проницаемость для них клеточной мембраны. Это доказывается уравнением постоянного поля, или уравнением Голдмана, Ходжкина, Катца (уравнение ГХК). Оно названо так, поскольку одним из допущений является равномерное распределение градиента напряжения (т.е. «поля») на всем протяжении мембраны клетки. Из уравнения постоянного поля следует, что мембранный потенциал зависит от проводимости (или проницаемости) мембраны для важнейших ионов (калия, натрия, хлора), а также от их равновесных потенциалов.

Цитоплазма покоящейся нервной и мышечной клетки содержит примерно в 30–50 раз больше катионов калия, в 5–15 раз меньше катионов натрия и в 10–50 раз меньше анионов хлора, чем внеклеточная жидкость. В состоянии покоя практически все натриевые каналы мембраны клетки закрыты, а большинство калиевых каналов открыто. Всякий раз, когда ионы калия наталкиваются на открытый канал, они проходят через мембрану. Поскольку внутри клетки ионов калия гораздо больше, то осмотическая сила выталкивает их из клетки. Вышедшие катионы калия увеличивают положительный заряд на наружной поверхности клеточной мембраны. В результате выхода ионов калия из клетки должна была бы вскоре уравняться их концентрация внутри и вне клетки. Однако этому препятствует электрическая сила отталкивания положительных ионов калия от положительно заряженной наружной поверхности мембраны.

Чем больше становится величина положительного заряда на наружной поверхности мембраны, тем труднее ионам калия проходить из цитоплазмы через мембрану. Ионы калия будут выходить из клетки до тех пор, пока сила электрического отталкивания не станет равной силе осмотического давления K^+. При таком уровне потенциала на мембране вход и выход ионов калия из клетки находятся в равновесии, поэтому электрический заряд на мембране в этот момент называется *калиевым равновесным потенциалом*. Для нейронов он равен от –80 до –90 мВ.

Поскольку в покоящейся клетке почти все натриевые каналы мембраны закрыты, то ионы Na^+ поступают в клетку по концентрационному градиенту в незначительном количестве. Они лишь в очень малой степени возмещают потерю положительного заряда внутренней средой клетки, вызванную выходом ионов калия, но не могут эту потерю существенно компенсировать. Поэтому проникновение в клетку (утечка) ионов натрия приводит лишь к незначительному снижению мембранного потенциала, вследствие чего мембранный потенциал покоя имеет несколько меньшую величину по сравнению с калиевым равновесным потенциалом.

Таким образом, выходящие из клетки катионы калия совместно с избытком катионов натрия во внеклеточной жидкости создают положительный потенциал на наружной поверхности мембраны покоящейся клетки.

БрГУ имени А.С. Пушкина

В состоянии покоя плазматическая мембрана клетки хорошо проницаема для анионов хлора. Анионы хлора, которых больше во внеклеточной жидкости, диффундируют внутрь клетки и несут с собой отрицательный заряд. Полного уравнивания концентраций ионов хлора снаружи и внутри клетки не происходит, т.к. этому препятствует сила электрического взаимного отталкивания одноименных зарядов. Создается *хлорный равновесный потенциал*, при котором вход ионов хлора в клетку и их выход из нее находятся в равновесии.

Мембрана клетки практически непроницаема для крупных анионов органических кислот. Поэтому они остаются в цитоплазме и совместно с поступающими анионами хлора обеспечивают отрицательный потенциал на внутренней поверхности мембраны покоящейся нервной клетки.

Важнейшее значение мембранного потенциала покоя состоит в том, что он создает электрическое поле, которое воздействует на макромолекулы мембраны и придает их заряженным группам определенное положение в пространстве. Особенно важно то, что это электрическое поле обусловливает закрытое состояние активационных ворот натриевых каналов и открытое состояние их инактивационных ворот. Этим обеспечивается состояние покоя клетки и готовности ее к возбуждению. Даже относительно небольшое уменьшение мембранного потенциала покоя открывает активационные «ворота» натриевых каналов, что выводит клетку из состояния покоя и дает начало возбуждению.

2. Механизм возникновения потенциала действия. Следовые потенциалы

При действии на клетку различных раздражителей мембранный потенциал покоя начинает уменьшаться, т.е. происходит *деполяризация мембраны* клетки. С увеличением силы раздражения деполяризация мембраны нарастает. Однако если сила раздражения не достигла определенной (пороговой) величины, то прекращение раздражения приводит к быстрому восстановлению потенциала покоя. В нервных и мышечных клетках при слабом (подпороговом) раздражении, не вызывающем ответной реакции, уменьшение потенциала покоя ограничено небольшим участком мембраны в том месте, где наносится раздражение. Такое небольшое уменьшение потенциала мембраны получило название *местного потенциала*, или *локального ответа*. Локальными ответами возбудимых клеток также являются возбуждающий постсинаптический потенциал, рецепторные потенциалы и тормозной постсинаптический потенциал.

При достижении достаточно большой (пороговой) силы раздражения возникает быстрое кратковременное изменение величины и полярности заряда мембраны клетки, которое получило название *потенциала действия*,

БрГУ имени А.С. Пушкина

или *волны возбуждения* (рис. 2), или *нервного импульса* (для нервных клеток). Потенциал действия возникает при деполяризации внутренней поверхности мембраны нервной и поперечно-полосатой мышечной клетки, как правило, примерно до –50 мВ.

Причиной возникновения местного потенциала, а затем и потенциала действия является раскрытие активационных ворот натриевых каналов и поступление ионов Na^+ внутрь клетки. При нарастании силы раздражения до пороговой величины увеличение количества открытых каналов идет медленно и происходит формирование местного потенциала.

Когда заряд на внутренней поверхности мембраны клетки достигнет примерно –50 мВ, лавинообразно возрастает раскрытие натриевых каналов мембраны. Этот заряд на мембране клетки, при котором происходит раскрытие практически всех натриевых каналов, получил название *критического потенциала* (КП). Состояние мембраны в момент лавинообразного раскрытия натриевых каналов называют *критическим уровнем деполяризации мембраны* (КУД). Разность между величинами критического потенциала и потенциала покоя называется *пороговым потенциалом*. Пороговый потенциал показывает, на какую величину надо уменьшить мембранный потенциал покоя, чтобы возник потенциал действия. При ухудшении функционального состояния клетки пороговый потенциал возрастает.

Через открытые каналы ионы натрия поступают из внеклеточной жидкости, где концентрация их больше, внутрь клетки, где их меньше, и несут с собой положительный заряд. Это приводит не только к быстрой деполяризации, т.е. к уменьшению до нуля отрицательного заряда на внутренней поверхности мембраны клетки, но и к возникновению там положительного заряда. На наружной поверхности мембраны вследствие ухода внутрь клетки ионов Na^+ начинают преобладать ионы хлора, и возникает отрицательный заряд. Быстрые изменения величины и полярности заряда мембраны получили название пика потенциала действия, или просто потенциала действия (рис. 2). Фаза потенциала действия, во время которой внутренняя поверхность мембраны клетки имеет положительный заряд, а наружная поверхность – отрицательный, называется *овершут (инверсия)*.

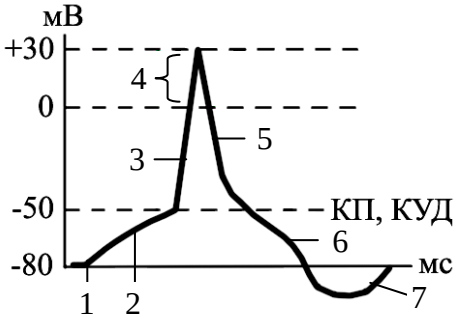

Рис. 2. Развитие волны возбуждения:

1 – уровень потенциала покоя; *2* – местный потенциал; *3* – пик потенциала действия; 4 – овершут; *5* – реполяризация; *6* – следовой деполяризационный потенциал; *7* – следовой гиперполяризационный потенциал

БрГУ имени А.С. Пушкина

Однако поступление ионов натрия в клетку быстро прекращается, т.к. продолжающаяся и увеличившаяся деполяризация мембраны приводит к закрытию инактивационных ворот. Таким образом, поступление ионов Na^+ в клетку длится тот короткий промежуток времени, пока открыты активационные и не закрылись инактивационные ворота. Если бы в натриевых каналах при деполяризации активационные и инактивационные ворота срабатывали одновременно, то ионы натрия не смогли бы поступить в клетку. Однако инактивационные ворота закрываются только в фазу инверсии, когда заряд на внутренней поверхности мембраны становится положительным. Поэтому натриевые каналы кратковременно находятся в открытом состоянии.

Закрытие (инактивация) натриевых каналов – это очень важный механизм, который способствует прекращению пика потенциала действия и развитию временной невозбудимости клетки, или *рефрактерности*. Инактивация натриевых каналов устраняется после *реполяризации* мембраны.

После закрытия натриевых каналов резко увеличивается выход ионов калия из клетки через калиевые каналы. Катионы калия устремляются по градиенту концентрации из клетки с большой скоростью, т.к. на них, кроме выталкивающей осмотической силы, в течение короткого промежутка времени действует притягивающая сила отрицательного электрического заряда на наружной поверхности мембраны. В результате выхода из клетки положительных ионов калия отрицательный заряд на наружной поверхности мембраны уменьшается до нуля (реверсия). Затем наружная поверхность мембраны вновь приобретает положительный заряд, а внутренняя поверхность мембраны – отрицательный заряд, т.е. происходит процесс реполяризации, или восстановления первоначальной полярности и величины мембранного потенциала.

Продолжительность потенциала действия в нерве составляет примерно 1 мс, в поперечнополосатой мышечной клетке – 10 мс. По своим свойствам потенциал действия существенно отличается от местного потенциала (табл. 1).

Следовые потенциалы. Восстановление мембранного потенциала покоя после осуществления пика потенциала действия происходит не сразу, а после следовых процессов, выражающихся в характерных изменениях мембранного потенциала. Эти изменения, следующие за пиком потенциала действия, называют следовыми потенциалами. Различают два вида следовых потенциалов – следовой деполяризационный и следовой гиперполяризационный потенциал (рис. 2). Величина следовых потенциалов обычно не превышает нескольких милливольт, а длительность их у различных нервных волокон составляет от нескольких миллисекунд до нескольких сотен миллисекунд.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Следовой деполяризационный потенциал наблюдается в тот период, когда реполяризация, обусловленная выходом ионов K^+ из клетки, начинает происходить медленнее. Это вызвано тем, что по мере выхода катионов калия из клетки, ослабевает осмотическая сила выталкивания и усиливается электрическая сила отталкивания катионов от положительно заряженной наружной поверхности мембраны. Во время следового деполяризационного потенциала мембрана клетки имеет меньшую величину заряда, чем в покое, т.е. она слегка деполяризована.

Таблица 1

Сравнительная характеристика местного потенциала и потенциала действия

Свойство	Местный потенциал	Потенциал действия
Распространение	Распространяется на 1–2 мкм с затуханием (декрементом)	Распространяется без затухания на большие расстояния по всей длине нервного волокна
Зависимость величины от силы стимула	Возрастает с увеличением силы стимула, т.е. подчиняется закону «силы»	Не зависит от силы стимула (подчиняется закону «все или ничего»)
Явление суммации	Суммируется, т.е. возрастает при повторных частых подпороговых раздражениях	Не суммируется
Амплитуда	10–40 мВ	100–130 мВ
Возбудимость ткани при возникновении потенциала	Увеличивается	Уменьшается вплоть до полной невозбудимости (рефрактерности)

В тот период, когда величина деполяризационного потенциала находится между величиной потенциала покоя и величиной критического потенциала, клетка обладает повышенной возбудимостью. В это время она может ответить потенциалом действия и ответной реакцией даже на более слабые раздражители, на которые в обычных условиях она не отвечает.

БрГУ имени А. С. Пушкина

В безмякотных (немиелинизированных) нервных волокнах вслед за пиком потенциала действия развивается *следовой гиперполяризационный потенциал*. Он обусловлен более длительным сохранением повышенной проницаемости мембраны для ионов калия. Вследствие этого катионов калия выходит из клетки больше и наружная поверхность мембраны приобретает на какое-то время более положительный заряд, а внутренняя поверхность мембраны – более отрицательный заряд, чем в покое. Наблюдается период гиперполяризации мембраны, во время которого клетка менее возбудима, чем в покое.

В мякотных (миелинизированных) нервных волокнах следовые потенциалы имеют более сложный характер. Следовой деполяризационный потенциал может переходить в следовой гиперполяризационный потенциал и лишь после этого происходит полное восстановление потенциала покоя. Следовые потенциалы в значительно большей мере, чем пики потенциалов действия, чувствительны к изменениям ионного состава среды, кислородному снабжению клетки и т.д. Характерной особенностью следовых потенциалов является их способность изменяться в процессе ритмического раздражения.

На осуществление одного потенциала действия вместе со следовыми потенциалами расходуется очень мало ионов. Чем толще нервное волокно, тем больше запас ионов и тем больше импульсов оно может генерировать без участия натрий-калиевого насоса. Разницы концентрации ионов калия и натрия внутри и снаружи нервного волокна может хватить на 500 000 импульсов. Но для длительной активности нейронов необходимо восстанавливать градиенты ионных концентраций, что обеспечивается работой натрий-калиевого насоса мембраны клетки.

3. Закономерности реагирования возбудимых тканей на действие раздражителей

Законы раздражения. Раздражение возбудимых тканей постоянным электрическим током имеет свои особенности. Немецкий ученый Э. Пфлюгер в 1859 г. обнаружил, что при раздражении нерва или мышцы постоянным электрическим током возбуждение возникает в момент замыкания цепи тока только под отрицательным электродом – катодом, а в момент размыкания – только под положительным электродом – анодом. Эти факты объединяют под названием *полярный закон раздражения*.

В начале прохождения постоянного электрического тока через возбудимую ткань под катодом возбудимость временно повышается (*катэлектротон*), а под анодом – временно понижается (*анэлектротон*). При продолжающемся действии относительно сильного постоянного тока в ткани вслед за повышением возбудимости развивается ее снижение – ка-

БрГУ имени А.С. Пушкина

тодическая депрессия. Под анодом наблюдается противоположная картина: в участке ткани вслед за временным снижением возбудимости развивается ее повышение – анодная экзальтация.

Явления катэлектротона и анэлектротона объясняются влиянием постоянного электрического тока на величину мембранного потенциала клетки и на свойства селективных натриевых и калиевых ионных каналов. В области приложения катода положительный потенциал на наружной поверхности мембраны снижается, т.е. происходит частичная деполяризация. Уменьшается разность между критическим потенциалом и мембранным потенциалом, следовательно, возбудимость клетки повышается. Под анодом, наоборот, положительный заряд на наружной поверхности мембраны возрастает, происходит гиперполяризация и возбудимость клетки снижается.

В 1848 г. Э. Дюбуа-Реймон обнаружил, что если через нерв или другую возбудимую ткань проходит постоянный электрический ток пороговой силы и сила его на протяжении значительного отрезка времени нарастает очень медленно, то такой ток при своем прохождении не вызывает возбуждения ткани. Возбуждение возникает только в том случае, если сила электрического раздражения быстро нарастает или убывает, что получило название *закона градиента*, или *крутизны раздражения*. Его суть: величина порога раздражения зависит не только от абсолютной величины (силы) раздражителя, но и от крутизны нарастания (градиента) раздражения во времени.

При уменьшении крутизны нарастания постоянного тока его пороговая сила возрастает. Увеличение порога раздражения при малой крутизне нарастания силы раздражения получило название *аккомодация*. При очень медленном нарастании тока он может не вызвать возбуждения даже при достижении достаточно больших величин. Аккомодация обусловлена инактивацией натриевой и повышением калиевой проводимости, развивающиеся во время очень медленно нарастающей деполяризации мембраны.

Для развития возбуждения необходимо определенное минимальное время раздражения постоянным электрическим током. На основании изучения соотношения между силой и длительностью раздражения, которое необходимо для возникновения возбуждения в различных нервах и мышцах, Л. Гоорвег, Г. Вейс и Л. Лапик установили графическую зависимость, имеющую вид равносторонней гиперболы (рис. 3). Представленная на рисунке 3 кривая получила название кривая «силы – длительности», или «силы – времени».

Закон, отражающий зависимость пороговой силы раздражения от его длительности, или *закон гиперболы*: для развития возбуждения каждой силе постоянного электрического тока должно быть необходимо определенное минимальное время его действия. Чем больше сила раздражения, тем

БрГУ имени А.С. Пушкина

меньше время ее воздействия потребуется для того, чтобы возникло возбуждение. Если продолжительность действия раздражителя меньше определенной критической величины, то он оказывается подпороговым и не способным вызвать ответную реакцию.

Минимальная сила постоянного тока, вызывающая при практически неограниченном времени действии возбуждение и ответную реакцию, получила название *реобаза*. Наименьшее время действия постоянного электрического тока силой в одну реобазу, достаточной для возникновения ответной реакции, называется *полезным временем*. Функциональное состояние ткани непостоянно и величина порога раздражения меняется.

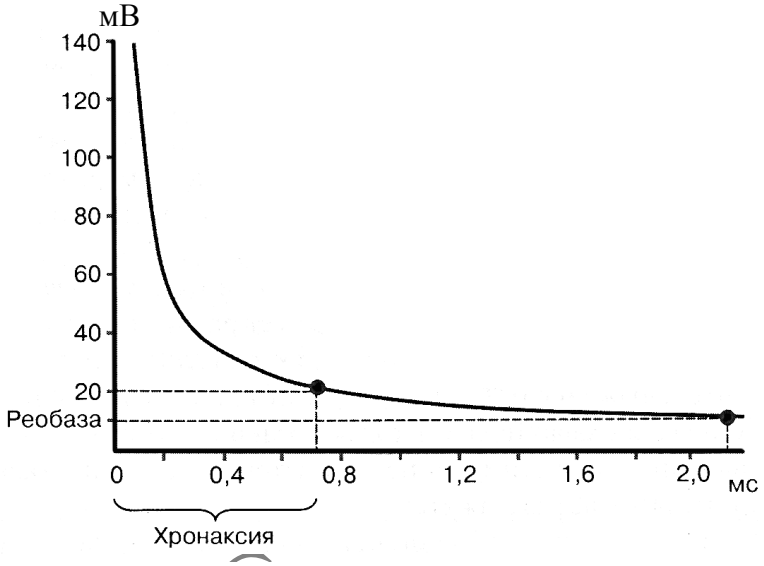

Рис. 3. Кривая «силы – длительности»: по оси абсцисс – длительность раздражения; по оси ординат – сила раздражения

При малейшем изменении величины реобазы значительно меняется полезное время. Поэтому Л. Лапик предложил измерять не полезное время, а условную величину – хронаксию. *Хронаксия* – это наименьшее время, в течение которого ток, равный удвоенной реобазе, вызывает возбуждение и ответную реакцию ткани.

Кривые «силы – длительности», а также значения хронаксии различны у разных нервов, мышц и тканей. Например, хронаксия локтевого нерва человека составляет 0,36 мс, общего сгибателя пальцев – 0,22 мс, а общего разгибателя пальцев – 0,58 мс.

В XIX веке было обнаружено, что мышца сердца отвечает одинаковыми сокращениями в ответ как на одиночное пороговое, так и на одиночное субмаксимальное и даже максимальное раздражение. В дальнейшем было обнаружено, что не только сердце, но и одиночное изолированное мышечное или нервное волокно отвечают максимальной реакцией на пороговое раздражение постоянным электрическим током, а дальнейшее увеличение силы стимуляции на ответную реакцию не влияет. Это получило название правила, или *закона, «все или ничего»*.

Однако сокращение целой мышцы или ответная реакция нервного ствола, состоящих из многих волокон, зависит от силы раздражения. При

БГПУ имени

пороговой силе раздражения в ответную реакцию вовлекается небольшое число наиболее возбудимых волокон. С увеличением силы стимуляции число волокон, охваченных возбуждением, возрастает и увеличивается ответная реакция, что не согласуется с понятием «все» закона «все или ничего». При ритмических раздражениях подпороговые возбуждения могут суммироваться и достигать пороговой величины. Это не соответствует представлению «ничего» закона «все или ничего». Таким образом, закон «все или ничего» справедлив только при определенных условиях раздражения одиночными стимулами изолированных нервных или мышечных волокон.

Функциональная лабильность. В нормальных условиях жизнедеятельности организма в рецепторах, нервных центрах и других возбудимых образованиях возникает не одиночная волна возбуждения, а целая серия нервных импульсов, следующих друг за другом с определенным интервалом. Такое ритмическое возбуждение было впервые исследовано русским физиологом Н.Е. Введенским. Он обнаружил, что если наносить на седалищный нерв нервно-мышечного препарата лягушки раздражения одинаковой силы, но возрастающей частоты, то ответная реакция (сокращения икроножной мышцы препарата) вначале также последовательно нарастает. Однако, достигнув своей максимальной величины, ответная реакция, несмотря на дальнейший рост частоты раздражений, перестает увеличиваться, а затем уменьшается и совсем исчезает. Н.Е. Введенский установил, что предельный ритм, воспроизводимый нервом, нервно-мышечным синапсом, мышцей, неодинаков и зависит от скорости протекания возбуждения в этих возбудимых образованиях.

Максимальная скорость протекания возбуждения была названа Н.Е. Введенским *функциональной подвижностью*, или *лабильностью* (от лат. *labilis* – скользящий, неустойчивый). Он предложил в качестве меры лабильности считать максимальное число потенциалов действия, совпадающее с числом наносимых раздражений (ритмом раздражения), которое возбудимая ткань способна генерировать в 1 с. Н.Е. Введенский обнаружил, что наибольшей лабильностью в нервно-мышечном препарате лягушки обладает седалищный нерв, меньшей – икроножная мышца и наименьшей – место контакта между нервными окончаниями и мышечными клетками (нервно-мышечные синапсы).

При стимуляции седалищного нерва нервно-мышечного препарата с различной частотой и силой раздражения Н.Е. Введенский наблюдал различные ответные сокращения икроножной мышцы, среди которых он выделял оптимальные (*оптимум*) и очень слабые – пессимальные (*пессимум*). Оптимальные реакции наблюдались при частоте раздражения нерва препарата 80–100 имп/с и характеризовались наибольшей амплитудой со-

БрГУ имени А.С. Пушкина

кращения мышцы. При увеличении частоты раздражения сверх 120 имп/с начиналось уменьшение амплитуды сокращений. Амплитуда была тем меньше, чем выше частота раздражения. Такую частоту Н.Е. Введенский назвал пессимальной.

К настоящему времени выяснено, что максимальный ритм импульсации в нервных и мышечных волокнах, т.е. их лабильность, зависит от скорости процессов ионной проводимости мембраны, лежащих в основе абсолютной и относительной невозбудимости (рефрактерности). Лабильность различных тканей неодинакова: нерва равна 500–1000, мышцы – около 200, нервно-мышечного синапса – примерно 100 импульсов в секунду. Утомление или длительное бездействие органа приводит к снижению лабильности его тканей.

Постепенное увеличение до определенных пределов частоты ритмического раздражения повышает лабильность ткани, и она начинает отвечать более высокой частотой возбуждения по сравнению с первоначальной частотой. Это явление было открыто русским ученым А.А. Ухтомским и получило название *усвоение ритма*. Повышением лабильности объясняется втягивание в работу (врабатываемость), усвоение все большего ритма, который в результате укорочения рефрактерной фазы способен значительно возрасти.

Парабиоз и его стадии. При действии раздражителей на участок нерва лабильность в этом участке начинает снижаться. Это явление открыл русский ученый Н.Е. Введенский в 1901 г. и назвал его парабиозом (от греч. *para* – около, *bios* – жизнь). Парабиоз – это такое состояние участка нерва, при котором он жив, но временно потерял способность к проведению возбуждения от тестирующего раздражителя. Изучая влияние различных химических и физических раздражителей на нерв нервно-мышечного препарата лягушки, Н.Е. Введенский установил закономерности изменения функционального состояния нерва в раздражаемом (повреждаемом) участке, выделив три последовательно развивающиеся стадии парабиоза.

1-я стадия – уравнительная. В эту стадию начинает снижаться лабильность раздражаемого (повреждаемого) участка нерва. В ответ на тестирующий слабый раздражитель величина сокращения мышцы не изменялась, а в ответ на тестирующий сильный стимул амплитуда сокращения мышцы резко уменьшалась и становилась такой же, как при ответе на слабый раздражитель.

2-я стадия – парадоксальная. В ответ на тестирующий слабый раздражитель величина сокращения мышцы остается прежней, а в ответ на сильный стимул сокращения становятся меньше, чем в ответ на слабый раздражитель.

БрГУ имени А. С. Пушкина

3-я стадия – тормозная. В эту стадию раздражаемый участок нерва полностью перестает проводить нервные импульсы к мышце. Она не отвечает сокращением ни на слабый ни на сильный тестирующие раздражители.

Если повреждающий фактор вовремя не убрать, то наступает биологическая смерть участка нерва. Если же этот фактор убрать вовремя, то проводимость участка нерва восстанавливается в обратном порядке.

Парабиоз лежит в основе действия обезболивающих веществ, в частности, местных анестетиков, которые понижают лабильность и нарушают механизм проведения импульсов по нервным волокнам.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие причины возникновения потенциала покоя?
2. Укажите распределение катионов и анионов по обе стороны мембраны клетки, находящейся в состоянии покоя.
3. Что такое калиевый равновесный потенциал? Когда он возникает?
4. Раскройте механизм образования потенциала действия.
5. Что такое пороговый потенциал и что он показывает?
6. Каковы причины возникновения следовых потенциалов и как они влияют на возбудимость клетки?
7. Как объясняются явления катэлектротона и анэлектротона?
8. Охарактеризуйте реобазу, хронаксию, аккомодацию.
9. Что называют функциональной лабильностью?
10. Что происходит с нервом на разных стадиях парабиоза?

БрГУ имени А. С. Пушкина

Лекция 3. Функциональная организация центральной нервной системы

План лекции:

1. Функции нервной системы. Нейрон – структурно-функциональная единица нервной системы. Нейроглия.
2. Нервные волокна. Проведение возбуждения по нервным волокнам.
3. Классификация и строение синапсов.

Основные термины на туркменском языке

1. Автономная нервная система – özbaşdak nerw sistemasy
2. Аксон (длинный отросток) – akson (uzyn ösüntgi)
3. Аксонный холмик – akson baýyrjyk
4. Афферентный – afferent
4. Боль – agyry
5. Виток – aýlaw; burum
6. Возбужденный – howsalaly; oýatma
7. Возбуждающий – döredýän; oýadýan; açýan
8. Возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП) – döredýän soň synapse potensial (DSSP)
9. Восходящий – ýokary galýan; beýgelýän
10. Вставочный нейрон – goşmaça neýron; otordulan neýron
11. Генерировать – öndürmek; emele getirmek
12. Гидравлическая подушка – gidrawlik ýassyk
13. Градиент – gradiýent
14. Двусторонний – taraply; ýanly; taraplaýyn; ýanlaýyn
15. Декремент (затухание) – (sönmeklik; öçmeklik)
16. Дендрит, короткий отросток – dendrit, gysga ösüntgi (şahaly agaç görnüşli nerw kletkasynyň çykyndysy)
17. Дивергенция (разветвление) – divergense (şahalama)
18. Дифференциация – differensiasiýa; differensiasiýalaşdyrma
19. Диффузный – diffuz; diffuziýa
20. Дублирование – dublirleme; çalşyrma; ýerini tutma
21. Задержка – saklanma; durma; togtama
22. Звёздчатый (звездообразный) – ýylnyldýan (ýyldyz görnüşli; ýyldyz şekilli)
23. Изолированный – aýrybaşga; özbaşdak; aýratyn
24. Индивидуальность – indiwiduallyk; aýrybaşgalyk; şahsyýet; hususyýet
25. Интеграция – integrasiýa
26. Ионотропный рецептор (активируется под воздействием медиатора) – ionotrophy reseptor (aktiwleşdirmek täsirinde mediator)
27. Кабельный – kabel liniýasy
28. Комбинирование – kombinirleme; utgaşdyrma; birleşdirme; urnaşdyrma
29. Конвергенция (схождение) – konvergensiýa (çatryk)

БрГУ имени А.С. Пушкина

30. Концевая пластинка – ahyrky plastinka
31. Координировать – koordinirlemek; sazlaşdyrmak; ylalaşdyrmak
32. Кровоснабжение – gan bilen üpjün ediş
33. Кровь – gan
34. Круговой электрический ток – aýlawly elektrik togy
35. Локальная сеть – lokal tor
36. Медиатор – mediator
37. Местный электрический ток – ýerli elektrik togy
38. Местонахождение – bolýan ýeri; durýan ýeri
39. Метаботропный рецептор (активируется под воздействием вторичного посредника) – metabotrophy reseptor (aktiwleşdirmek täsirinde gaýtadan dellaly)
40. Миелиновая оболочка (оболочка из миелина) – mielinli barda
41. Микросеть – mikroskopik tor
42. Миниатюрный – miniatýura
43. Многоклеточный организм – köp öýjükli organizm
44. Молчащий нейрон – dymma neýron
45. Мультиполярный – multipolýar
46. Нейроглия – nerwoglia
47. Нейронная цепочка – hatar neýron
48. Нервная сеть – nerw çyzmyk
49. Нервная сигнализация – nerw signalizasiýasy
50. Нервное сплетение – nerw birleşýän ýer
51. Нервно-мышечный – nerw-myşsa
52. Неутомляемый (не имеет утомляемости) – ýadamazlylyk
53. Нисходящий – peselýän; aşak düşýän
54. Нуклеотид – nukleotid
55. Осмотический градиент – osmotik gradiýenti
56. Отдаленная связь – uzakdaky baglanyşyk
57. Передатчик – ýaýradyjy
58. Перерезка – kesme; kesip bölme
59. Перескакивать – çapyp ozmak; ozup geçmek
60. Перехват – saklama; tutma
61. Посредник – dellal; araçy
62. Постсинаптическая мембрана – soň synapse membrana
63. Постсинаптический (после синапса; концевой отдел синапса) – (soň synapse; ahyrky bölüm synapse)
64. Потенциалзависимый – potensialgaraşly
65. Пресинаптическая мембрана – synapse başy membrana
66. Пресинаптический (начало синапса, начальный отдел синапса) – (synapse başy; başlangyç bölüm synapse)

БрГУ имени А.С. Пушкина

67. Приспособление – ulanyşa taýýarlama; ýagdaýa dogrulama
68. Пузырек – köpürjik
69. Распределенная система – paýlaşdyrlan sistema
70. Расход энергии, затрата энергии – energiýanyň sarp edilmesi
71. Реверберация (циркуляция) – rewerberaňiýa; ýaň (aýlanma)
72. Ретикулум (сеть) – çyzmyk; çylgym
73. Саркоплазматический – sarkoplazmatik
74. Сетчатый – torly; tor; tordan edilen
75. Синапс – synapse
76. Синаптическая задержка – synapysdaky saklanma
77. Синаптическая щель – synapse yşgalaň
78. Скачкообразный – birsydyrgynsyz; endigansyz; böküş görnüşli
79. Согласовать – sazlaşdyrmak; sazlamak; gabat getirmek; utgaşdyrmak
80. Сопротивление мембраны – garşylyk membrana
81. Специализация – hünär öwretme; kär öwretme; spesialnost berme
82. Спинномозговая жидкость – oňurga ýiliginiň suwuklyk
83. Столбняк – bürmek keseli
84. Структурная связь – struktura baglanyşyk
85. Сухожильный – süňir
86. Тормозной – tormozly
87. Тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП) – tormozyň soň synapsdaky potensialy (TSSP)
88. Травма – trawma; şikes
89. Трофический (питающий) – (iýmitlendirýän)
90. Трубчатая нервная система – turba görnüşli nerw sistemasy
91. Униполярный (однополярный) – (deňpolýar)
92. Усиление – güýjeme; güýçlendirme; berkitme; güýçlenme; berkeme
93. Утомляемость – ýadamaklyk; armaklyk; ýadaganlyk; araganlyk
94. Фильтрация – filtrleme; filtrden geçirme; süzme; süzgüçden geçirme
95. Централизация – merkezleşdirme; merkezleşdiriş; merkezleşmeklik
96. Цилиндрический – silindrik; silindr; silindr şekilli; turbak
97. Циркулировать – aýlanmak; dolanmak
98. Циркуляция – aýlanma

99. Целостность – dolulyk; bütewilik; tutuşlyk
100. Циклический – döwürleýin; gaýtalanýan
101. Электрический ток – elektrik togy
102. Электрическая цепь – elektrik zynjyry
103. Электровозбудимый – elektrosyzýan
104. Электромагнитное излучение – elektromagnetizm ýaýratma
105. Электротон – elektroton

БрГУ имени А. С. Пушкина

106.Электротонический – elektrotonik
107.Электрохимический – elektrohimiki
108.Эмбриональное развитие – düwünçegiň ösüşi

1. Функции нервной системы. Нейрон – структурно-функциональная единица нервной системы. Нейроглия

Функции нервной системы. В организме человека особую роль играет нервная система. Она выполняет следующие функции: 1) связывает между собой и объединяет различные части многоклеточного организма; 2) управляет деятельностью различных органов и систем; 3) регулирует физиологические процессы во всех частях организма; 2) координирует и согласовывает функции органов и систем в организме; 3) обеспечивает приспособление организма к условиям среды; 4) с деятельностью центральной нервной системы тесно связаны мышление, сознание, память, поведение и другие высшие психические функции человека.

Нервная система отсутствует у простейших одноклеточных организмов. У кишечнополостных появляется примитивный тип нервной системы – *диффузная,* или *сетчатая*. Она состоит из одинаковых нервных клеток, соединенных между собой отростками. Диффузная нервная система реагирует на раздражение как единое целое, а точные местные реакции отсутствуют.

В результате развития нервной системы у червей, членистоногих, моллюсков образуются нервные узлы, или ганглии, связанные между собой нервными волокнами. Такая система называется *ганглионарной,* или *узловой.*

Дальнейший процесс эволюции приводит к возникновению *трубчатой нервной системы,* которая имеется у позвоночных животных и у человека. У позвоночных животных и человека вся центральная нервная система состоит из трубки, расположенной со спинной стороны. Передний конец трубки расширен и из него образован головной мозг, а задняя, цилиндрическая часть, образует спинной мозг.

Основными направлениями эволюции нервной системы были централизация элементов, возникновение и развитие головного мозга, общее увеличение числа нейронов и их синаптических связей. Чем более эволюционно развитым является класс позвоночных животных, тем большие размеры приобретает головной мозг, тем более развит передний мозг; появляется и усложняется кора больших полушарий. Усложнение высших отделов мозга при увеличении сложности задач по переработке информации и по обеспечению управления поведением получило название *энцефализации.*

БрГУ имени А.С. Пушкина

Параллельно с совершенствованием структур нервной системы шла дифференциация и специализация нейронов. Появление в процессе эволюции миелиновой оболочки у нервных волокон позволило значительно повысить скорость нервной сигнализации.

Рефлекторный механизм, как основной способ деятельности нервной системы, тоже появился не сразу. У низших кишечнополостных один отросток нервной клетки воспринимает раздражение эпителия и возникшее возбуждение передается по другому отростку этого же нейрона на мышечную клетку. У высших кишечнополостных нейроны уже специализируются на чувствительные и двигательные. Раздражение воспринимается эпителиальными клетками и возникшее возбуждение передается по чувствительным и двигательным нейронам на мышечные клетки. У червей между чувствительными и двигательными нейронами в ганглиях расположены вставочные нейроны. У позвоночных животных увеличивается количество вставочных нейронов и возникают тормозные вставочные нейроны. Появляются рецепторы в мышцах, участвующие в осуществлении обратной связи, и поэтому рефлекторная дуга дополняется новыми элементами и превращается в рефлекторное кольцо.

Нервную систему человека условно подразделяют на центральную и периферическую. ЦНС образована спинным и головным мозгом. Головной мозг человека состоит из 6 отделов: продолговатого мозга, варолиева моста, мозжечка, среднего мозга, промежуточного мозга и больших полушарий. Мост и мозжечок часто объединяют под названием *задний мозг*, а промежуточный мозг и большие полушария – под названием *передний мозг.* Большие полушария часто называют *конечным мозгом*. Средний мозг совместно с варолиевым мостом и продолговатым мозгом образует *ствол головного мозга.* К стволу мозга иногда также относят промежуточный мозг и мозжечок.

На разрезе спинного и головного мозга можно заметить темные участки – *серое вещество мозга* и светлые участки – *белое вещество мозга*. Серое вещество мозга состоит в основном из тел нейронов, а белое вещество – из большого количества нервных волокон.

К периферической нервной системе относят многочисленные нервы, отходящие от спинного и головного мозга, нервные узлы и нервные сплетения, расположенные за пределами спинного и головного мозга.

Есть еще одна классификация нервной системы, согласно которой всю ее подразделяют на соматическую и вегетативную, или автономную. Соматическая нервная система иннервирует (снабжает нервами) главным образом стенки тела и конечности, скелетные мышцы, кожу, обеспечивает связь организма с внешней средой. Вегетативная нервная система иннервирует все внутренности, железы, гладкие мышцы, регулирует обмен

БрГУ имени А.С. Пушкина

веществ. Вегетативная нервная система подразделяется на две части: парасимпатическую и симпатическую.

Нейрон – структурно-функциональная единица нервной системы. Нервная система образована нервной тканью, состоящей из нервных клеток – нейронов и клеток нейроглии. Клетки нейроглии выполняют опорную функцию для нервных клеток, входят в состав их оболочек, участвуют в обмене веществ нейронов, выполняют секреторную и защитную функции.

Нейрон содержит многие компоненты, присущие всем клеткам живого организма. В нервной клетке выделяют три отдела: *тело,* или *сому, дендриты* и *аксон* (рис. 4). В теле наряду с другими органоидами клетки находятся ядро, рибосомы и происходит синтез необходимых для клетки веществ. Основное отличие ядра нейрона состоит в том, что после рождения человека оно всегда находится в *интерфазе,* в то время как ядра большинства других клеток организма могут находиться в разных фазах митоза. Интерфазное состояние ядра нейрона сохраняется в течение всей жизни человека, т.к. нервные клетки не делятся.

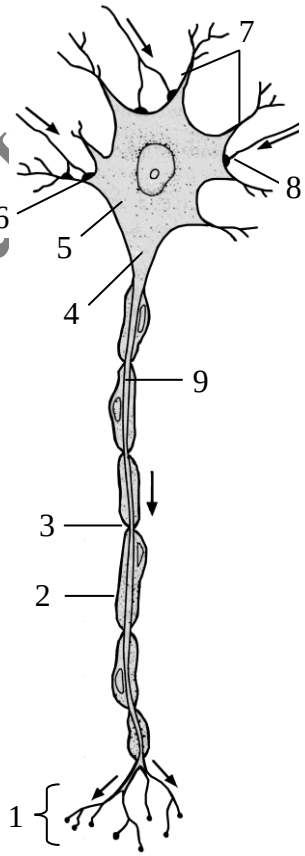

Рис. 4. Нейрон:
1 – нервные окончания; *2* – миелиновая оболочка; *3* – перехват Ранвье; *4* – аксонный холмик; *5* – сома; *6* – синапс на соме; *7* – дендриты; *8* – пресинаптическое окончание; *9* – аксон

Нейроны мозга в процессе индивидуального развития человека образуют многочисленные связи между собой. Каждая связь имеет определенное функциональное значение. Это создает специфическую для каждого человека *индивидуальность ЦНС.* Если бы нервные клетки делились в течение всей жизни человека, то образовавшиеся структурные связи между нейронами разрывались бы, постоянно нарушалась бы индивидуальность нервной системы и все время менялось бы поведение человека. Однако нейроны могут начать делиться при некоторых заболеваниях нервной системы.

Хотя ядра нейронов не делятся и тела их не восстанавливаются, однако отростки нервных клеток могут восстанавливаться после повреждений или заболеваний. Благодаря этому возобновляется чувствительность и подвижность органов после хирургических операций на них.

Несмотря на то, что в течение индивидуальной жизни масса нейронов погибает в результате каких-то нарушений или старения, мозг, тем не менее, сохраняет свои функции. Сохранение функций обеспечивается избыточностью нервных клеток в

БрГУ имени А.С. Пушкина

мозге, многократным дублированием функций, а также перераспределением функций между отдельными нейронами. Даже при обширных поражениях мозга в результате кровоизлияния или хирургического вмешательства люди могут сохранять интеллект и высокую работоспособность.

Классификация нейронов по их внешней структуре основана на форме клеток и количестве отходящих от них отростков. По форме различают нейроны *веретеновидные, звездчатые, пирамидные* и т.д. По количеству отходящих отростков нервные клетки подразделяют на *униполярные,* т.е. с одним отростком, *биполярные* с двумя отростками и *мультиполярные* со многими отростками, к которым относятся большинство нейронов ЦНС.

Нервные клетки в зависимости от направления передачи ими информации делятся на *чувствительные, вставочные* и *двигательные.* Чувствительными (афферентными) называют нейроны, которые имеют рецепторные окончания, преобразующие энергию внешнего воздействия в нервный импульс. К двигательным (эфферентным) относятся нейроны, аксоны которых идут к исполнительным органам – к мышцам или железам. Больше всего в мозге вставочных (ассоциативных) нейронов, которые осуществляют связь между чувствительными и двигательными нейронами, а также между различными отделами спинного и головного мозга.

Нейроны, вызывающие возбуждение в иннервируемых клетках, называют *возбуждающими,* а приводящие к торможению – *тормозными.*

В зависимости от активности выделяют нейроны *фоново-активные* и *молчащие*. Фоново-активные нейроны ритмично или аритмично постоянно генерируют редкие импульсы и посылают их по аксону к другим клеткам. Молчащие нейроны возбуждаются только в ответ на раздражение.

В основе химической классификации нервных клеток лежат вещества, которые синтезируются в теле нейрона и выделяются его нервными окончаниями, т.е. служат медиаторами в синапсах. Например, нейроны спинного мозга, управляющие работой скелетных мышц (мотонейроны), выделяют медиатор ацетилхолин и называются *холинергическими.* Некоторые нейроны продолговатого мозга и варолиева моста синтезируют норадреналин и их относят к *норадренергическим.* В продолговатом мозге имеются также *серотонинергические* нейроны, секретирующие серотонин, в мозжечке – *ГАМК-ергические*, которые выделяют гамма-аминомасляную кислоту (ГАМК). В среднем мозге находятся *дофаминергические* нейроны, выделяющие дофамин.

Отдельные структурные элементы нейрона (рис. 4) выполняют определенные функции. Так, синтез веществ осуществляется в теле нейрона, которое выполняет трофическую функцию по отношению к аксону и дендритам, а также клеткам-эффекторам. Вещества, синтезированные в соме,

БрГУ имени А.С. Пушкина

транспортируются по аксону и дендритам. Отросток, отделенный от тела нейрона, отмирает.

Импульсы, поступающие от других нервных клеток, воспринимаются, в основном, телом и дендритами нейрона. Поступающая по многим дендритам информация интегрируется и обрабатывается в соме нейрона. В некоторых случаях возбуждение может поступать на аксоны. Например, в аксо-аксональных синапсах импульсы по аксону одного нейрона поступают к окончанию аксона второй нервной клетки, вызывая пресинаптическое торможение.

Структурой, где обычно возникает (генерируется) нервный импульс, является аксонный холмик – место отхождения аксона от сомы нейрона.

В направлении другого нейрона или эффекторной клетки импульсы передаются по аксону, который образует нервные окончания, заканчивающиеся синапсами на других клетках.

Нервные сети. Нервная система человека может быть представлена в виде нервной сети, т.е. системы нейронных цепочек, передающих возбуждающие и тормозные сигналы. Нейронные сети построены из трех главных компонентов: входных волокон, вставочных нейронов и эфферентных нейронов. Самыми простыми и элементарными нейронными цепями являются *локальные сети,* или *микросети* (рис. 5). Нередко определенный тип микросети повторяется по всему слою нервной структуры, например коры больших полушарий, и выступает в качестве *модуля* для особого способа обработки информации.

Локальные сети имеются в разных отделах мозга. Они служат: 1) для усиления слабых сигналов; 2) уменьшения и фильтрации слишком интенсивной активности; 3) выделения контрастов; 4) поддержания ритмов или сохранения рабочего состояния нейронов путем регулировки их входов. Микросети могут оказывать на нейроны-мишени возбуждающее или тормозящее действие.

Локальные сети можно сравнить с интегральными микросхемами в электронике, т.е. стандартными элементами, которые выполняют наиболее часто повторяющиеся операции и могут быть включены в схемы самых разнообразных электронных приборов.

Одну из разновидностей локальных сетей составляют, как правило, нейроны с короткими аксонами (рис. 5, А). Поэтому задачи и сферы влияния таких нейронов весьма ограничены. Вторую разновидность локальной сети образуют нейроны, достаточно удаленные друг от друга, но принадлежащие к одной нервной области. Основными функциями этих сетей является распространение активности за пределы отдельного модуля или же обеспечение антагонистических взаимодействий между соседними модулями в пределах данной нервной области.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Более сложными являются *сети с отдаленными связями*, соединяющие две или несколько областей нервной системы с локальными сетями. Сети с отдаленными связями могут быть как специфическими (рис. 5, Б), так и диффузными (рис. 5, В). Специфическое последовательное соединение нескольких областей выполняет функцию передачи информации с периферии в центральную нервную систему (например, проводниковые отделы анализаторов) или с центральных отделов на периферию (например, моторная система). В таких случаях обычно сети с отдаленными связями называют восходящими и нисходящими путями, или системами. Нервные структуры, входящие в восходящие пути, объединяются по принципу восходящей иерархии, а образующие нисходящие пути – по принципу нисходящей иерархии.

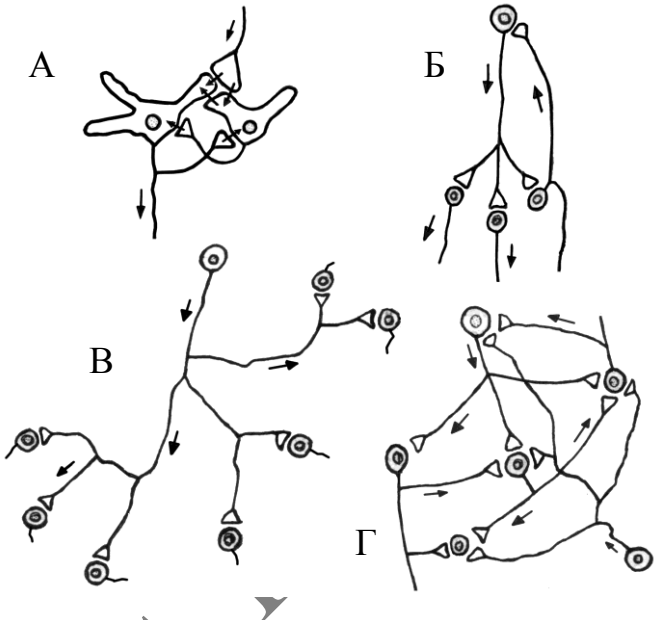

Рис. 5. Различные типы нейронных сетей:
А – локальная сеть; *Б* – специфические сети с отдаленными связями; *В* – диффузные сети с отдаленными связями; *Г* – распределенные системы

Самый высокий уровень организации – это система соединений между целым рядом областей, управляющих каким-то поведением, в котором участвует весь организм. Такие сети носят название *распределенных систем* (рис. 5, Г). Они могут находиться в разных отделах мозга и могут быть связаны гормональными воздействиями или длинными нервными путями. Распределенные системы участвуют в осуществлении высших функций двигательных и сенсорных систем, а также многих других центральных систем, обеспечивающих сложные поведенческие акты, абстрактное мышление, речь и другие психофизиологические процессы.

Кора больших полушарий расположена таким образом, что нейроны всех ее слоев доступны для любых входных сигналов. Совместно с локальными сетями, образованными ответвлениями отростков нейронов и вставочными нейронами, кора обладает огромными возможностями для интеграции, хранения и комбинирования информации. В каждом участке, или поле коры, многократно повторяются однотипные модули (локальные сети), благодаря которым данное поле способно осуществлять специфические операции с участием определенных входных и выходных связей (зри-

БрГУ имени

тельное поле, слуховое поле). При переходе к соседнему полю коры все эти три элемента, т.е. локальные сети, входы и выходы, слегка изменяются. Изменяются и функциональные свойства. Таким образом, каждое из полей коры является участком, приспособленным для выполнения определенных функций в той распределенной системе, в состав которой оно входит.

Во всех изученных нервных сетях обнаружены дивергенция и конвергенция путей. *Дивергенцией* называют способность нейрона устанавливать многочисленные синаптические связи со многими другими нервными клетками (рис. 6, А). Так, например аксон чувствительного нейрона входит в задние рога спинного мозга в составе задних корешков и в спинном мозге разветвляется на множество веточек (коллатералей), образующих синапсы на многих вставочных нейронах и мотонейронах. Благодаря процессу дивергенции одна и та же нервная клетка может участвовать в различных нервных реакциях и контролировать большое число других нейронов. Такое расширение сферы действия и распространение сигнала в нервных сетях называется *иррадиацией.* Иррадиировать может как возбуждение так и торможение.

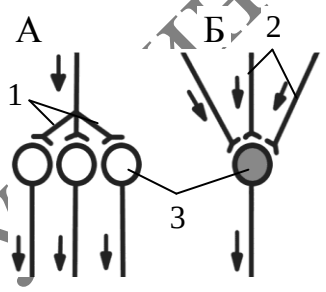

Рис. 6. Схемы дивергенции (*А*) и конвергенции (*Б*): *1* – разветвления одного аксона; *2* – аксоны разных нейронов; *3* – тела нейронов

Схождение многих нервных путей к одному и тому же нейрону носит название *конвергенции* (рис. 6, Б). Например, на каждом мотонейроне спинного мозга образуют синапсы тысячи отростков чувствительных, а также возбуждающих и тормозных вставочных нейронов из разных отделов ЦНС. Вследствие конвергенции многих нервных путей к одному нейрону этот нейрон осуществляет *интеграцию* одновременно поступающих по разным путям возбуждающих и тормозных сигналов. Если в результате алгебраического сложения ВПСП и ТПСП, возникающих на мембране нейрона, возбуждение будет преобладать, то нейрон возбудится и пошлет нервный импульс ко второй клетке. Если будет преобладать достаточной величины ТПСП, то нейрон затормозится.

В замкнутых нейронных цепях возбуждение может долго циркулировать, что получило название *реверберация* (от лат. *reverbero* – отбрасывать, отражать). Реверберация возбуждения происходит и между различными структурами ЦНС. Предполагают, что этот процесс является одним из нейрофизиологических механизмов кратковременной памяти.

Нейроглия и ее назначение. Нейроглию подразделяют на макроглию и микроглию. Клетки макроглии – астроциты, олигодендроциты и эпендимоциты выполняют в нервной системе важные функции.

БрГУ имени А. С. Пушкина

Олигодендроциты образуют мякотные (миелиновые) оболочки вокруг нервных волокон (рис. 7). Олигодендроциты также окружают со всех сторон нейроны и обеспечивают для них питание и выделение.

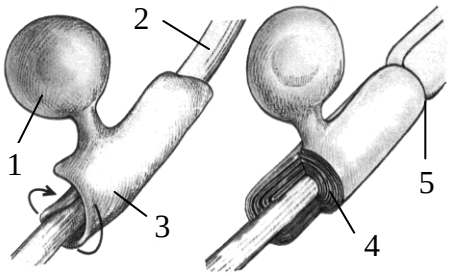

Рис. 7. Образование миелиновой оболочки:
1 – олигодендроцит; *2* – аксон; *3* – наматывание слоев миелина; *4* – слои миелиновой оболочки; *5* – перехват Ранвье

Астроциты осуществляют опорную функцию, заполняя пространство между нейронами, а также замещая погибшие нервные клетки. На нейроне обычно оканчиваются аксоны многих других нервных клеток, и все они изолированы друг от друга астроцитами. Астроциты очень часто заканчиваются своими отростками на кровеносных сосудах, образуя так называемые сосудистые ножки (рис. 8) и участвуя в образовании гематоэнцефалического барьера. Астроциты также способны уничтожать микробы и вредные вещества.

Эпендимоциты – это эпителиальные клетки, выстилающие полости желудочков мозга. Один отросток эпендимоцита доходит до кровеносного сосуда. Полагают, что эпендимоциты являются посредниками между кровеносным сосудом и полостью мозговых желудочков, заполненных спинномозговой жидкостью.

Источником клеток *микроглии* служат мозговая оболочка, стенка кровеносных сосудов и сосудистая оболочка желудочков мозга. Клетки микроглии способны передвигаться. Они осуществляют захват и последующую переработку попавших в организм микробов, инородных веществ, а также отмерших элементов мозга. Скопления клеток микроглии часто наблюдаются около участков поврежденного мозгового вещества.

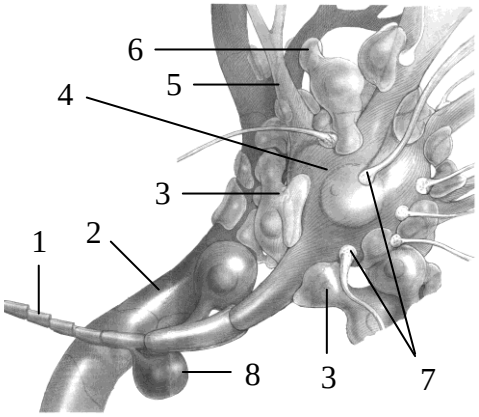

Рис. 8. Связь нейрона, нейроглии и капилляра:
1 – аксон; *2* – кровеносный капилляр *3* – астроцит; *4* – тело нейрона; *5* – дендрит; *6* – сосудистая ножка астроцита; *7* – синапсы; *8* – олигодендроцит

Большую роль клетки нейроглии играют в осуществлении барьера между кровью и мозгом, так называемого *гематоэнцефалического барьера*. Не все вещества, попадающие в кровь, могут проникнуть в мозг. Они задерживаются гематоэнцефалическим барьером, который предохраняет мозг от поступления из крови различных вредных для него веществ, а также многих бактерий. В выполнении барьерных функций наряду с другими

БрГУ имени А.С. Пушкина

структурными образованиями участвуют астроциты. Сосудистые ножки астроцитов со всех сторон окружают кровеносный капилляр, плотно соединяясь между собой.

Если по каким-то причинам гематоэнцефалический барьер нарушается, то микробы или ненужные вещества могут проникнуть в мозг и в первую очередь в цереброспинальную жидкость. *Цереброспинальная,* или *спинномозговая жидкость*, или *ликвор* – это внутренняя среда мозга, поддерживающая его солевой состав, участвующая в питании мозговых клеток и удалении из них продуктов распада. Она также поддерживает внутричерепное давление, является гидравлической подушкой мозга, предохраняющей нервные клетки от повреждений при ходьбе, беге, прыжках и других движениях.

Цереброспинальная жидкость заполняет желудочки головного мозга, центральный канал спинного мозга, пространства между оболочками, как головного, так и спинного мозга. Она постоянно циркулирует. Нарушение ее циркуляции ведет к расстройствам деятельности ЦНС. Количество цереброспинальной жидкости у взрослого человека равно 120–150 мл. Главным местом ее образования являются сосудистые сплетения желудочков мозга. Спинномозговая жидкость обновляется 3–7 раз в сутки. В ней отсутствуют ферменты и иммунные тела, содержится небольшое количество лимфоцитов. В ней меньше, чем в крови, белков и примерно такое же, как в крови, содержание минеральных солей.

Многие вещества, находящиеся в крови или искусственно вводимые в кровь, совсем не попадают в спинномозговую жидкость и соответственно в клетки мозга. Гематоэнцефалический барьер практически непроницаем для многих биологически активных веществ крови: адреналина, ацетилхолина, серотонина, гамма-аминомасляной кислоты, инсулина, тироксина и др. Также он мало проницаем для многих антибиотиков, например пенициллина, тетрациклина, стрептомицина. Поэтому некоторые лекарства, например многие антибиотики, для лечения нейронов спинного или головного мозга приходится вводить непосредственно в цереброспинальную жидкость, прокалывая оболочки спинного мозга. Вместе с тем, такие вещества как алкоголь, хлороформ, морфий, столбнячный токсин легко проникают через гематоэнцефалический барьер в цереброспинальную жидкость и быстро действуют на нейроны мозга.

Проницаемость гематоэнцефалического барьера регулируется центральной нервной системой. Благодаря этому мозг может в определенной мере сам регулировать собственное функциональное состояние. Кроме того, в отдельных областях головного мозга гематоэнцефалический барьер слабо выражен. В этих областях капилляры не полностью окружены астроцитами и нейроны могут непосредственно контактировать с капилляра-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ми. Гематоэнцефалический барьер слабо выражен в гипоталамусе, эпифизе, нейрогипофизе, на границе продолговатого и спинного мозга. Высокая проницаемость барьера в этих областях мозга позволяет ЦНС получить информацию о составе крови и спинномозговой жидкости, а также обеспечить попадание в кровь секретируемых в ЦНС нейрогормонов.

2. Нервные волокна. Проведение возбуждения по нервным волокнам

Проведение возбуждения по немиелинизированным нервным волокнам. Распространение потенциалов действия по ткани, особенно нервного импульса по нервам, является самым быстрым и точно адресованным способом передачи информации в организме. Скорость передачи нервного импульса в быстропроводящих волокнах двигательных нервов (тип волокна Aα) достигает 120 м/с. Другие способы передачи информации гораздо медлительнее: гуморальный не превышает 0,5 м/с (скорость тока крови в аорте), аксонный транспорт веществ от тела нейрона к окончаниям аксона не превышает 40 см в сутки.

Проведение возбуждения по нервным волокнам в отличие от распространения электротона происходит без снижения амплитуды потенциала действия и без снижения скорости, т.е. *бездекрементно*.

В основу современных теорий кабельного проведения возбуждения положена гипотеза Германа о существовании круговых токов (токов Германа), текущих от невозбужденных участков на наружной стороне мембраны к возбужденному участку при распространении импульса по аксону.

Распространение потенциалов действия, или проведение возбуждения, осуществляется по мембране нервных и мышечных клеток. Обязательным условием проведения нервного импульса является наличие на всем протяжении или в ограниченных, но повторяющихся участках волокна электровозбудимых (потенциалзависимых) ионных каналов, ответственных за формирование потенциала действия. Проведение нервных импульсов по безмякотным и мякотным нервным волокнам имеет свои особенности.

При нанесении раздражения на безмякотное (немиелинизированное) нервное волокно, не содержащее в своей оболочке электроизолирующего вещества миелина, в раздражаемом участке изменяется ионная проницаемость мембраны (рис. 9). Раскрываются активационные ворота натриевых каналов и ионы натрия поступают внутрь нервного волокна. Развивается *потенциал действия* и мембрана возбужденного участка заряжается снаружи отрицательно, а внутри положительно.

Входящий внутрь волокна положительный ток, создаваемый катионами натрия, должен выходить через мембрану наружу, чтобы замкнуть

БрГУ имени А.С. Пушкина

электрическую цепь. Соседние невозбужденные участки мембраны нервного волокна имеют на наружной поверхности положительный заряд, а на внутренней – отрицательный. Между возбужденным и невозбужденными участками мембраны возникают *местные (круговые) электрические токи*, которые, проходя через невозбужденные участки мембраны, раздражают их (рис. 9). В результате в них изменяется ионная проницаемость мембраны, эти участки возбуждаются и в них возникает потенциал действия. Процесс повторяется и таким образом возбуждение проводится в обе стороны по нервному волокну от первоначального места нанесения раздражения. Следовательно, потенциал действия распространяется по нервному волокну с помощью потенциалзависимых натриевых каналов, которые открываются и закрываются по мере движения нервного импульса.

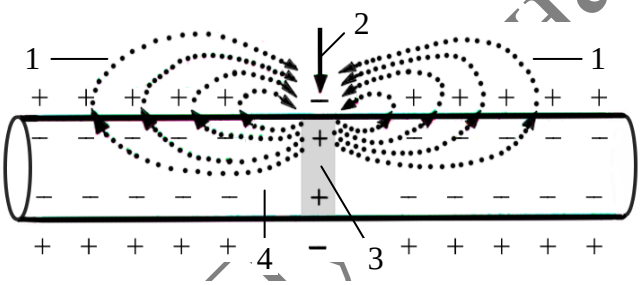

Рис. 9. Проведение нервного импульса по безмякотному нервному волокну:
1 – местные электрические токи; *2* – источник раздражения; *3* – возбужденный участок нервного волокна; *4* – цитоплазма нервного волокна

Местные токи выходят из волокна наружу в области наименьшего сопротивления мембраны. Расстояние, на которое распространяется каждый «виток» местных токов по волокну, тем больше, чем ниже сопротивление цитоплазмы и выше сопротивление мембраны. В тонких безмякотных нервных волокнах это расстояние, т.е. протяженность возбужденного участка, тем больше, чем толще волокно, но не превышает 1 мм.

Чем дальше от точки раздражения, тем слабее местные токи. Поэтому на расстоянии больше 1 мм они не могут проходить через мембрану и вызывать образование новых потенциалов действия. Если источник раздражения убрать, то в первоначальном месте нанесения раздражения благодаря действию натрий-калиевого насоса восстановится мембранный потенциал покоя.

В безмякотных нервных волокнах местные токи проходят беспрерывно, последовательно практически через каждый соседний участок мембраны волокна, т.к. длина их «витка» не превышает 1 мм. Поэтому скорость распространения нервного импульса невелика (0,5–3 м/с) и его передача требует большего расхода энергии, чем при распространении импульсов по мякотным нервным волокнам.

Проведение возбуждения по миелинизированным нервным волокнам. В мякотных (миелинизированных) нервных волокнах, покрытых

БрГУ имени А. А. Кулешова

электроизолирующей миелиновой оболочкой, местные круговые токи могут проходить через мембрану только в перехватах Ранвье – участках волокна, лишенных миелина. Мембрана *перехватов Ранвье* специализирована для возникновения потенциалов действия. Здесь плотность натриевых каналов в 100 раз выше, чем в безмякотных нервных волокнах, и достигает 12 000 на 1 мкм^2. Поэтому в мякотных нервных волокнах распространение нервного импульса осуществляется *скачкообразно (сальтаторно)*: возбуждение как бы перескакивает от одного перехвата Ранвье к другому (рис. 10). Расстояние между соседними перехватами во много раз больше (1000–2000 мкм), чем длина самого перехвата Ранвье (1 мкм). Поэтому на передачу импульсов по мякотным нервным волокнам расходуется меньше энергии, чем в безмякотных, а скорость распространения импульсов гораздо выше.

Величина потенциала действия, возникшего в одном перехвате Ранвье, в 5–10 раз больше той пороговой величины, которая необходима для возбуждения соседнего перехвата. Поэтому потенциал действия, возникший в одном перехвате, способен вызвать возбуждение не только в находящемся рядом, но и в соседних 2–3 перехватах. Это создает гарантию проведения импульсов по нервному волокну, даже если 1–2 ближайших перехвата Ранвье повреждены.

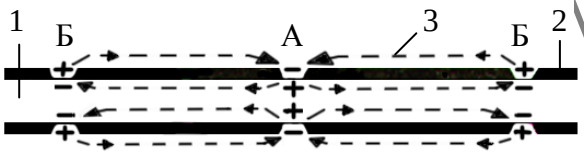

Рис. 10. Проведение нервного импульса по мякотному нервному волокну:

1 – цитоплазма волокна; *2* – миелиновая оболочка; *3* – местные электрические токи между возбужденным (*А*) и соседними невозбужденными (*Б*) перехватами Ранвье

Проведение возбуждения по нервным волокнам характеризуется следующими закономерностями.

1. Двустороннее проведение возбуждения по нервному волокну. Если на любом участке нерва нанести раздражение, то возникший нервный импульс будет распространяться по нерву в обе стороны от участка, подвергшегося раздражению.

2. В каждом нервном волокне возбуждение проводится изолированно. Это обусловлено тем, что местные круговые токи, выходящие в межклеточную жидкость из возбужденного волокна, почти не проникают в соседние невозбужденные нервные волокна из-за большого электрического сопротивления их оболочек. Изолированное проведение импульсов по нервным волокнам обеспечивает точную адресную передачу информации.

3. Малая утомляемость нервного волокна. Расход энергии в нервном волокне на единицу массы при проведении нервных импульсов примерно в миллион раз меньше, чем в работающей мышце. При проведении одного

Б. А. С. Пушкина

импульса по нервному волокну используются лишь около одной миллионной части запасов ионов натрия и калия. Поэтому для восстановления градиентов ионных концентраций необходимо очень малое количество АТФ. При нормальном снабжении кислородом и питательными веществами нерв практически неутомляем и может проводить возбуждение в течение многих часов.

4. Необходимость анатомической и физиологической целостности нервного волокна для проведения возбуждения. Перерезка нервного волокна, травма его поверхностной мембраны нарушает проводимость. Проведение импульсов также прекращается при сохранении анатомической целостности нерва, но нарушении его физиологических свойств. Температурные и электрические воздействия на нервное волокно, блокада натриевых каналов мембраны, действие анестезирующих средств, механическое сдавливание нерва, прекращение кровоснабжения нарушают проведение возбуждения. После прекращения действия неблагоприятных факторов, нарушающих физиологическую целостность нерва, проведение нервных импульсов по нервным волокнам, как правило, восстанавливается.

Классификация нервных волокон. Скорость распространения импульсов зависит от диаметра нервных волокон, наличия и толщины миелиновой оболочки. Согласно классификации по Эрлангеру и Гассеру нервы у человека состоят из трех основных типов волокон: А, В и С. *Тип А* включает наиболее толстые хорошо миелинизированные афферентные и эфферентные нервные волокна и делится на 4 группы в зависимости от диаметра волокна и скорости проведения возбуждения. Волокна группы Aα имеют диаметр 13–22 мкм и скорость проведения импульсов 70–120 м/с; группы Aβ – диаметр 8–13 мкм и скорость 40–70 м/с; группы Aγ – диаметр 4–8 мкм, скорость 15–40 м/с; группы Aδ – диаметр 1–4 мкм и скорость проведения возбуждения 5–15 м/с.

Тип В включает в себя слабомиелинизированные волокна автономной нервной системы, имеющие диаметр 1–3 мкм и скорость проведения возбуждения 3–14 м/с. В *тип С* объединены безмякотные волокна автономной нервной системы диаметром 0,5–1 мкм и со скоростью проведения импульсов 0,5–2 м/с.

Согласно классификации Ллойда – Ханта нервные волокна разделяются на 4 группы. В I группу объединяются первичные афферентные волокна от мышечных веретен и сухожильных органов, имеющие средний диаметр 13 мкм и скорость проведения импульсов 70–120 м/с. Во II группу включены волокна от кожных механорецепторов со средним диаметром 9 мкм и скоростью передачи возбуждения 25–70 м/с. К III группе отнесены нервные волокна от мышечных сенсоров глубокого давления, имеющие

БрГУ имени А.С. Пушкина

диаметр 3 мкм и скорость проведения импульсов 10–25 м/с. В IV группу объединены немиелинизированные афференты боли разного диаметра со скоростью передачи возбуждения 1 м/с.

3. Классификация и строение синапсов

По нервному волокну одной нервной клетки импульсы могут распространяться в обе стороны от того места, где на это волокно действует раздражитель. Однако передача импульсов с нейрона на нейрон или с нейрона на клетки рабочего органа может осуществляться только в одном направлении. Односторонность передачи возбуждения обеспечивается особыми образованиями, которые английский физиолог Ч. Шеррингтон назвал синапсами.

Синапс – это место контакта между двумя нейронами, или между нейроном и клеткой рабочего органа, специально предназначенное для передачи нервных импульсов. Синапсы классифицируют: 1) по месторасположению; 2) по оказываемому действию; 3) по способу передачи сигналов.

По месторасположению синапсы бывают: а) *аксосоматические*, т.е. образованные аксоном одного нейрона на теле, или соме, другого нейрона; б) *аксодендритические*, т.е. образованные аксоном одного нейрона на дендрите другого нейрона; в) *аксоаксональные*, образованные аксоном одного нейрона на аксоне другого нейрона; г) *дендродендритные*, образованные дендритом одного нейрона на дендрите другого нейрона; д) *дендро-соматические*, образованные дендритом одного нейрона на соме второго. Синапсы между окончаниями аксона и иннервируемыми мышечными клетками получили название *нервно-мышечных* синапсов, или *концевых пластинок*.

По оказываемому действию синапсы бывают возбуждающие и тормозные. По способу передачи сигналов различают электрические синапсы, в которых сигналы передаются электрическим путем, и химические синапсы.

Синапсы с электрическим механизмом передачи получили название *эфапсы*. Они чаще встречаются у животных с более примитивной нервной системой, например, моллюсков. Эфапсы имеются и у человека в области древнего мозга в гиппокампе. Их число уменьшается в процессе эмбрионального развития. Не исключено, что через эфапсы осуществляется воздействие на мозг электромагнитных излучений. Как правило, электрические синапсы образуются между функционально однородными клетками и служат для синхронизации их деятельности. Электрические синапсы имеются между поперечными трубочками Т-системы сарколеммы мышечного волокна и концевыми цистернами саркоплазматического ретикулума и играют большую роль в обеспечении мышечного сокращения.

БрГУ имени А.С. Пушкина

В *электрических синапсах* ширина синаптической щели значительно меньше, чем в химических синапсах и составляет всего 2–4 нм. Через синаптическую щель перекинуты белковые мостики, которые представляют собой своеобразные каналы, пронизывающие пре- и постсинаптическую мембраны синапса. По этим каналам могут переходить из нейрона в нейрон ионы и даже небольшие молекулы, благодаря чему электрическое сопротивление в области такого синапса оказывается очень низким. Это позволяет пресинаптическому току (нервному импульсу) распространяться на постсинаптическую клетку примерно так же, как происходит проведение нервного импульса по нервному волокну. Таким образом, в электрическом синапсе генератор постсинаптического тока находится в пресинаптической мембране, где возникает потенциал действия. Из нее он пассивно электротоническим способом распространяется на мембрану постсинаптического нейрона.

Электрические синапсы между нейронами с одинаковой функцией проводят импульсы в обе стороны почти без синаптической задержки. Синапсы между разнофункциональными нейронами (сенсорные и моторные) обладают односторонним проведением. Эфапсы мало чувствительны к фармакологическим препаратам. Передача импульса в них не блокируется при удалении ионов кальция. Эфапсы практически не утомляемы, как и нервное волокно и устойчивы к изменениям внешней и внутренней среды.

В химических синапсах передатчиками сигнала, или медиаторами, являются особые биологически активные химические вещества. Очень редко встречаются смешанные электрохимические синапсы. Почти все синапсы в организме человека являются химическими. На теле и отростках одного нейрона может быть несколько тысяч синапсов.

Во всех синапсах имеются такие составные компоненты, как пресинаптический отдел, постсинаптический отдел и разделяющая их синаптическая щель (рис. 11, *А*).

Пресинаптический отдел химического синапса образован расширенным окончанием нервного волокна, которое перед синапсом лишено миелиновой оболочки. В пресинаптическом отделе синтезируется медиатор, который накапливается в *синаптических пузырьках*. Медиатор может образовываться и в теле нейрона, поступая затем аксонным транспортом в нервное окончание. Со стороны синаптической щели пресинаптический отдел покрыт *пресинаптической мембраной*. В ней имеются электровозбудимые кальциевые каналы, которые открываются под воздействием приходящего нервного импульса, в результате чего ионы кальция поступают в пресинаптический отдел из внеклеточной жидкости.

Поступление ионов кальция, вызванное нервным импульсом, приводит к перемещению синаптических пузырьков с медиатором к пресинап-

БрГУ имени А.С. Пушкина

тической мембране и практически одновременному выделению медиатора из 100–200 пузырьков в *синаптическую щель*. Каждый из пузырьков содержит одну порцию, или квант, медиатора. Квант состоит из нескольких тысяч молекул медиатора, которые выходят в синаптическую щель за 1–2 мс. Для выхода в щель каждого кванта медиатора нужны 4 иона Ca^{2+}. Чем выше концентрация ионов Ca^{2+} в окончании аксона, тем выше скорость выделения медиатора в синаптическую щель.

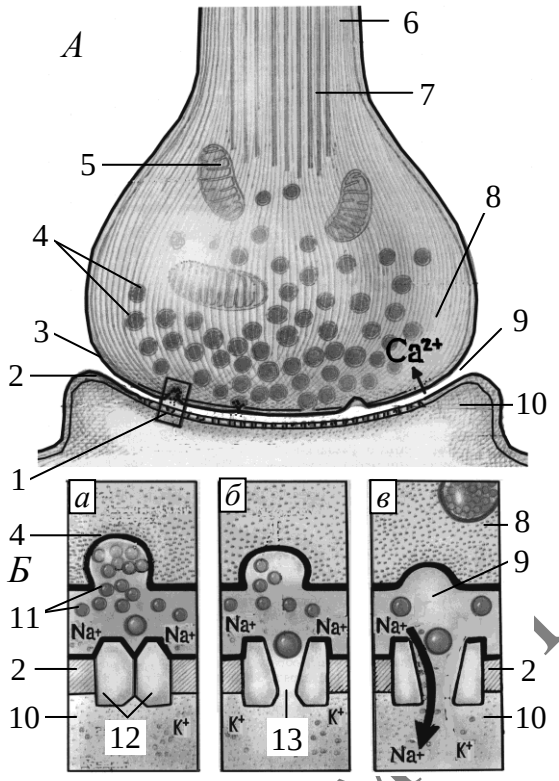

Рис. 11. Схема строения аксодендритного синапса (*А*) и выделения в нем медиатора (*Б*):
1 – участок с синаптическим пузырьком и постсинаптическим рецептором, он же под большим увеличением (*Б*); *2* – постсинаптическая мембрана; *3* – пресинаптическая мембрана; *4* – пузырьки медиатора; *5* – митохондрия; *6* – аксон; *7* – микротрубочки; *8* – пресинаптический отдел; *9* – синаптическая щель; *10* – постсинаптический отдел; *11* – молекулы медиатора; *12* – постсинаптический рецептор; *13* – натриевый канал

Размеры синаптической щели очень малы, примерно 20–50 нм, и молекулы медиатора путем диффузии быстро, менее чем за 1 мс, достигают *постсинаптической мембраны*. Эта мембрана покрывает со стороны синаптической щели постсинаптический отдел и имеет специфические утолщения – *постсинаптические рецепторы*, обладающие повышенной чувствительностью к медиатору (рис. 11, *Б*). Молекулы медиатора воздействуют на мембрану постсинаптических рецепторов и вызывают в ней открытие каналов, проницаемых для ионов натрия и калия (процесс показан на рис. 11, *Б*).

Различают ионотропные и метаботропные рецепторы. Ионотропные рецепторы, расположенные в постсинаптической мембране, прямо активируются медиатором. При непрямой синаптической передаче рецепторы, относящиеся к классу метаботропных, реагируют на медиатор через адресацию последнего к вторичным внутриклеточным посредникам (G-белкам,

БрГУ им. А.А.

циклическим нуклеотидам, кальмодулину и др.). Только после этого активируются ионные каналы.

Ионов Na^+ поступает в клетку значительно больше, чем выходит из нее ионов калия. Это обусловлено тем, что движение Na^+ в клетку обеспечивается электрическим и концентрационным градиентами, а выход K^+ из клетки только концентрационным градиентом, причем против электрического градиента. В результате происходит частичная деполяризация постсинаптической мембраны, которая получила название *возбуждающего постсинаптического потенциала* (ВПСП).

ВПСП имеет разную величину для разных синапсов, но чаще всего он равен 10–20 мВ. ВПСП соседних синапсов на теле одного нейрона суммируются между собой. Так же суммируются ВПСП, быстро возникающие друг за другом в одном синапсе. Когда в результате такой суммации общая деполяризация постсинаптической мембраны достигнет примерно 60 мВ, в постсинаптическом отделе возникает потенциал действия (нервный импульс), который распространяется по второй клетке электрическим путем. Не вступившая во взаимодействие с постсинаптическим рецептором часть медиатора разрушается специальным ферментом или поступает обратно через пресинаптическую мембрану в пресинаптический отдел.

Таким образом, через химический синапс возбуждение передается химическим путем с помощью медиатора только в одном направлении – от пресинаптического отдела к постсинаптическому. Скорость передачи возбуждения через синапс примерно в 200 раз меньше, чем через такой же по протяженности участок нервного волокна. Это получило название *синаптической задержки*. Синаптическая задержка составляет около 0,2–0,5 мс, причем основная часть этого времени тратится на процесс выделения медиатора в синаптическую щель. Чем больше синапсов имеется на протяжении нервного пути, тем меньше общая скорость распространения по нем возбуждения.

В состоянии относительного покоя, даже когда в пресинаптический отдел не поступают нервные импульсы, тем не менее, происходит самопроизвольный выброс одиночных квантов медиатора в синаптическую щель. Это вызывает кратковременную слабую деполяризацию постсинаптической мембраны, которая получила название *миниатюрного возбуждающего постсинаптического потенциала* (МВПСП). Одиночный квант медиатора приводит к открытию примерно на 1 мс одного ионного канала в постсинаптическом рецепторе. При этом возникает МВПСП величиной 0,1–0,2 мВ.

Синапсы, в которых поступивший нервный импульс вызывает возбуждение второй клетки, называются возбуждающими (рис. 12, А). Меди-

БрГУ имени А.С. Пушкина

аторами в возбуждающих синапсах чаще всего являются такие химические вещества как ацетилхолин, норадреналин и др.

Синапсы, в которых поступивший нервный импульс вызывает торможение второй клетки, называют тормозными (рис. 12, Б). В них выделяются тормозные медиаторы – ГАМК, глицин и др. Тормозной медиатор, взаимодействуя с постсинаптическим рецептором, открывает в нем избирательные каналы для ионов калия и хлора. При этом натриевые каналы постсинаптической мембраны остаются закрытыми.

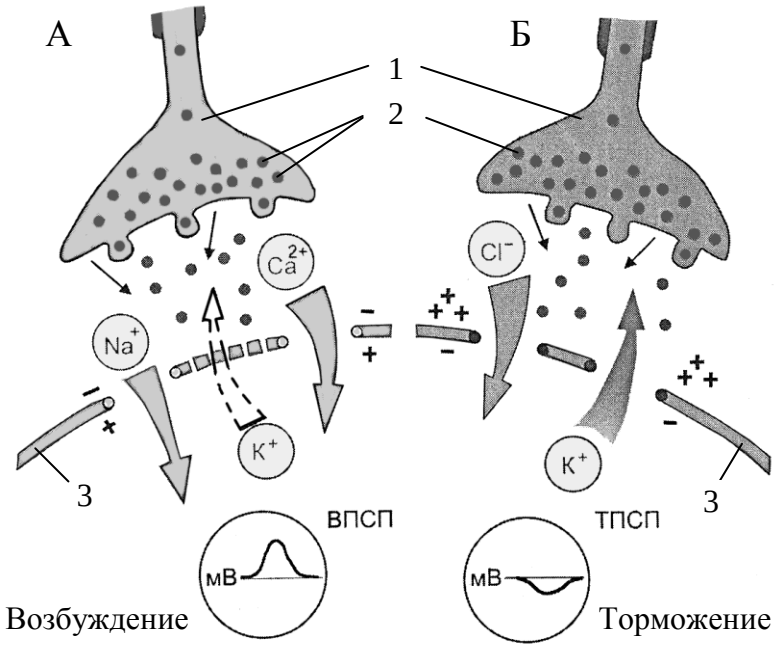

Рис. 12. Механизм действия медиатора в возбуждающем (*А*) и тормозном (*Б*) синапсах: *1* – пресинаптические нервные окончания; *2* – синаптические пузырьки с медиатором; *3* – мембрана постсинаптического рецептора

В результате анионы хлора поступают из внеклеточной среды, где их больше, в цитоплазму постсинаптической клетки, где их меньше, и несут с собой отрицательный заряд. Катионы калия выходят из постсинаптического отдела по осмотическому градиенту и несут с собой положительный заряд. Происходит не уменьшение, а увеличение заряда на мембране (гиперполяризация), что приводит к торможению клетки, на которой находится тормозной синапс. Величина, на которую увеличивается заряд постсинаптической мембраны в результате действия тормозного медиатора, называется *тормозным постсинаптическим потенциалом* (ТПСП).

В зависимости от того, какой по химической природе медиатор выделяется в синаптическую щель, синапсы подразделяют на холинергические (медиатор – ацетилхолин), норадренергические (медиатор – норадреналин), ГАМК-ергические (медиатор – ГАМК), серотонинергические (медиатор – серотонин) и т.д.

Вопросы для самоконтроля

БрГУ имени А.А. Кулешова

1. Назовите функции нервной системы.
2. Приведите классификацию нейронов.
3. Какие функции выполняют отдельные структурные элементы нейрона?
4. Охарактеризуйте разновидности нервных сетей.
5. Что называют дивергенцией, иррадиацией, конвергенцией?
6. Какие функции выполняют клетки макроглии?
7. Что такое гематоэнцефалический барьер и какова его роль?
8. Охарактеризуйте механизм передачи нервных импульсов по немиелинизированному нервному волокну.
9. Почему по миелинизированному нервному волокну возбуждение проводится сальтаторно?
10. Приведите классификацию нервных волокон.
11. Укажите закономерности проведения возбуждения по нервным волокнам.
12. Какие бывают синапсы по месторасположению?
13. Как происходит передача нервного импульса в химических синапсах?
14. Какие рецепторы относятся к ионотропным и метаботропным?
15. Как возникает тормозной постсинаптический потенциал?

БрГУ имени А. С. Пушкина

Лекция 4. Нервные центры. Рефлекторная и координационная

деятельность нервной системы

План лекции:

1. Свойства нервных центров.
2. Торможение в нервной системе.
3. Рефлекторная и координационная деятельность нервной системы.

Основные термины на туркменском языке

1. Анализатор – analizator
2. Антагонистический – antagonistik
3. Афферентный (чувствительный) нейрон – afferent (duýgur) neýron
4. Возвратный – gaýdym; gaýdyşyn; gaýdyş; gaýdylýan
5. Восходящий – ýokary galýan; beýgelýän
6. Вставка – goýma; salma; girizme; oturtma; dolduryş
7. Вставочный (ассоциативный) нейрон – goşmaça neýron; neýron oturtma; otordulan neýron
8. Ганглий – (nerw kletkalarynyň toplumy, nerw düwüni) gangliý
9. Гормональный – gormonal
10. Диффузный – diffuz; diffuziýa
11. Задние корешки спинного мозга – oňurga ýiligi artky koreşoklary
12. Задние рога спинного мозга – oňurga ýiligi artky şahlary
13. Зрительные бугры, таламус – görüş tüňňi, thalamus
14. Интегральный – integral
15. Интеграция – integrasiýa
16. Контраст – kontrast; gapma-garşylyk; terslik
17. Кора больших полушарий (кора головного мозга) – beýniniň gabygy
18. Латеральный (боковой) – lateral (gapdal)
19. Микросхема – mikroshema
20. Модуль – modul
21. Мотонейрон (двигательный нейрон) – motoneýron (hereketlendiriji neýron)
22. Мышечное волокно – myşsa süýüm
23. Нейронные сети – neýron çyzmyklary
24. Нисходящий – peselýän; aşak düşýän
25. Облегчение – ýeňletme; ýüküni azaltma
26. Окклюзия (закупорка) – okklýziya (dykylma; bitme)
27. Ответвление – şaha; baldak; gol; pudak
28. Отдаленные связи – uzakdaky baglanyşyk
29. Охранительный – gorag; goraýyş
30. Передние рога спинного мозга – oňurga ýiligi öň şahlary
31. Перенапряжение – aşa agram salma; aşa salma
32. Пессимальный (самый плохой, наихудший) – pessimal (erbet; ýaman;

БрГУ имени А.С. Пушкина

ýaramaz)
33. Поведение – edim-gylym; alyp barma; tertip; gylyk; boluş; alyp baryş
34. Подпороговый (ниже порога) – aşaky öň ýanynda
35. Постсинаптическое торможение – soň synapse peseltme
36. Пресинаптическое торможение – synapse başy peseltme
37. Проводниковый – geçiriji
38. Промежуточный мозг – aralyk beyni
39. Пространственная суммация – giňişlik goşma
40. Психофизиология – psihofiziologiýa
41. Распределение – paýlaşdyrma; bölme; bölüşdirme; paýlanma; paýlaşdyrylma; bölünme; bölüşdirilme; bölüniş
42. Распределенная система – paýlaşdyrlan sistema
43. Саморегуляция – öz-özüni regulirlemegk
44. Сеть – çyzmyk; çylgym
45. Сопряженное (реципрокное) торможение – baglanyşykly peseltme
46. Спинной мозг – oňurga ýiligi
47. Суммация (сложение) – goşma
48. Схождение – çatryk
49. Фильтрация – filtrleme; filtrden geçirme; süzme; süzgüçden geçirme
50. Эфферентный (двигательный) нейрон – efferent (hereketlendiriji) neýron

1. Свойства нервных центров

Нервные центры обладают определенными свойствами, которые обусловлены особенностями распространения возбуждения в ЦНС, свойствами химических синапсов и мембран нервных клеток.

Суммация возбуждения в нервных центрах. Различают временну́ю (последовательную) и пространственную суммацию. *Временна́я суммация* происходит в том случае, когда в нервное окончание быстро поступают друг за другом слабые импульсы. Медиатор, выделяющийся в синаптическую щель от одного слабого импульса, способен вызвать в постсинаптических рецепторах только ВПСП, не достигающий величины потенциала действия. Однако если быстро вслед поступает следующий импульс, то в синаптическую щель снова выделяется медиатор. К ВПСП от предыдущего импульса добавляется ВПСП от поступившего импульса и общий суммированный потенциал на постсинаптической мембране увеличивается. После частого поступления нескольких слабых импульсов суммация (сложение) нескольких ВПСП приводит к достижению величины потенциала действия и постсинаптическая нервная клетка генерирует нервный импульс. Поскольку временна́я суммация возникает в результате последовательного поступления друг за другом в синапс нервных импульсов, то ее называют также последовательной суммацией. Она играет важную физио-

БрГУ имени А.С. Пушкина

логическую роль, потому что многие процессы в организме имеют ритмический характер и, следовательно, могут суммироваться, давая начало надпороговому возбуждению в нервных центрах.

Пространственная суммация возникает в том случае, если к одному нейрону одновременно поступят слабые импульсы по нескольким нервным волокнам. Поступление слабого импульса по одному нервному волокну вызывает в постсинаптической мембране нейрона лишь небольшой ВПСП. Одновременное же поступление слабых импульсов в несколько синапсов на одном нейроне приводит к суммации ВПСП в мембране этого нейрона и возникновению потенциала действия.

Окклюзия. Окклюзия довольно часто обнаруживается при возбуждении группы мотонейронов. При окклюзии ответ на одновременную стимуляцию нескольких нервных путей к мотонейронам меньше, чем сумма ответов, наблюдающихся при раздельной стимуляции этих путей. Причина окклюзии состоит в том, что часть эфферентных путей (на рис. 13 ответвления аксонов 1 и 2) вследствие конвергенции подходит к одним и тем же мотонейронам (*б*). При раздельной стимуляции входов 1 и 2 мотонейрон *б* будет возбуждаться дважды: сначала совместно с нейроном *а* и затем совместно с нейроном *в*. При одновременной стимуляции входов 1 и 2 нейрон *б* будет возбуждаться только один раз. В этом случае рефлекторный ответ будет меньше алгебраической суммы ответов при раздельной стимуляции.

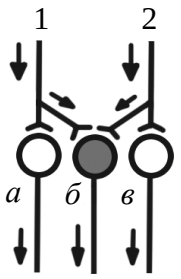

Рис. 13. Схема окклюзии

Таким образом, окклюзия – это явление, противоположное пространственной суммации. При увеличении интенсивности стимуляции входов к группе нейронов пространственная суммация может перейти в окклюзию.

Последействие – это продолжение на какое-то время возбуждения нервного центра после прекращения поступления к нему импульсов по нервным путям. Последействие обусловливается длительной следовой деполяризацией, свойственной нейронам ЦНС, а также циркуляцией возбуждения по замкнутым нейронным цепям.

Одностороннее проведение возбуждения. Это обусловлено односторонним проведением нервных импульсов в синапсе. В нервный центр возбуждение поступает по афферентным путям, а выходит по эфферентным. В самом же нервном центре может быть много путей между входами и выходами, за счет обратных связей может быть циркуляция возбуждения по кругу.

Задержка проведения возбуждения. В нервных центрах расположено огромное количество синапсов. В каждом синапсе возбуждение передается медленнее на 0,2–0,5 мс. Чем больше синапсов имеется в нейронной це-

БрГУ имени А.С. Пушкина

почке и участвует в проведении возбуждения, тем более длительной получается задержка.

Фоновая активность нервных центров. Даже в отсутствие поступления возбуждения в ЦНС по афферентным путям, нейроны нервных центров редко, с малой частотой, но постоянно посылают импульсы к рабочим органам, поддерживая их в готовности к работе. Фоновая активность вызывается: спонтанной активностью нейронов ЦНС, влиянием на возбудимость нейронов поступающих с кровью биологически активных веществ, афферентными импульсами от рецепторов, суммацией МВПСП, возникающих вследствие спонтанного выделения квантов медиатора в синапсах нейронов ЦНС, циркуляцией возбуждения в нервных центрах.

Трансформация ритма возбуждения, т.е. число импульсов, посылаемых нейронами нервного центра на периферию, может быть меньше или больше числа импульсов, поступающих в нервный центр. Причиной уменьшения частоты импульсов, посылаемых нервным центром, может быть снижение возбудимости его нейронов в результате пре- и постсинаптического торможения, а также избыточное поступление афферентных импульсов. Увеличение частоты импульсов, исходящих из нервного центра, вызывается распространением возбуждения в ЦНС и последействием.

Врабатываемость. Нервные центры способны повышать или снижать свою активность, настраиваясь на общий ритм. В период врабатываемости одновременно с активизацией основных нервных процессов в коре больших полушарий происходит повышение функциональной подвижности в различных тканях и органах, а также в самих нервных клетках.

Тонус нервных центров. Даже в отсутствие внешних воздействий нервный центр сохраняет и самостоятельно поддерживает у себя определенный уровень возбуждения и готовность к увеличению активности.

Высокая чувствительность нервных центров к изменению внутренней среды. Особенно чувствительны нейроны ЦНС к недостатку кислорода и глюкозы. Снижение содержания глюкозы в 2 раза ниже нормы может привести к судорогам. Остановка сердца и прекращение кровотока уже через 6–8 минут приводит к гибели нейронов головного мозга и в первую очередь клеток коры больших полушарий.

Распространение возбуждения в ЦНС легко блокируется фармакологическими препаратами, на чем основано применение анестезирующих средств в медицинской практике. В нормальных физиологических условиях распространение возбуждения в ЦНС ограничивается специальными тормозными механизмами.

Пластичность нервных центров, т.е. их способность к перестройке своих функциональных свойств. Выделяют следующие основные проявления пластичности. Улучшение проведения возбуждения в синапсах после

БрГУ имени А.С. Пушкина

кратковременного раздражения афферентных путей получило название *синаптического облегчения*. Синаптическое облегчение создает предпосылки для улучшения процессов переработки информации в нервных центрах, что имеет большое значение для выработки условных рефлексов.

Результатом проявления пластичности ЦНС также является *компенсация нарушенных функций* после повреждения какого-либо нервного центра. Компенсация нарушенных функций лучше проявляется в молодом возрасте.

Однако длительное поступление импульсов по одним и тем же путям вызывает утомление нервного центра – *синаптическую депрессию*. Синаптическая депрессия при длительной активации нервного центра выражается в снижении постсинаптических потенциалов, уменьшением выделения медиатора из-за преобладания его расходования над его синтезом и, как следствие, прекращением передачи нервных импульсов. Повышенная утомляемость нервных центров обусловлена высокой утомляемостью синапсов и ухудшением обменных процессов в нейронах после нагрузки.

Образование временных связей между группами клеток в нервных центрах обеспечивает формирование условных рефлексов.

2. Торможение в нервной системе

Торможением называют нервный процесс, вызываемый возбуждением и проявляющийся в подавлении другого возбуждения, в результате чего уменьшается или совсем отсутствует ответная реакция на раздражение. Явление торможения в нервных центрах было впервые открыто И.М. Сеченовым в опытах на лягушке и описано им в книге «Рефлексы головного мозга». И.М. Сеченов опускал лапку лягушки в кислоту и одновременно раздражал зрительные бугры промежуточного мозга, накладывая на них кристаллик поваренной соли (рис. 14). Он наблюдал резкую задержку и даже полное отсутствие спинномозгового рефлекса отдергивания лапки из кислоты. После снятия кристаллика соли и промывания мозга физиологическим раствором время рефлекса, т.е. скорость вынимания лапки из кислоты, постепенно восстанавливалось.

Этот опыт вошел в историю физиологии под названием *сеченовское торможение*. Он доказывает, что торможение – это активный процесс, осуществляющийся в нервной системе наряду с торможением. В случае сеченовского торможения возбуждение от зрительных бугров, раздражаемых кристалликом соли, поступает к вставочным тормозным нейронам спинного мозга. Вставочные тормозные нейроны возбуждаются и вызывают торможение мотонейронов, от которых перестают поступать импульсы к мышцам лапки лягушки.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Ф. Гольц обнаружил, что торможение может возникнуть при встрече двух сильных раздражений. Так, у лягушки рефлекс отдергивания одной лапки из кислоты может быть заторможен более сильным раздражителем – одновременным механическим сдавливанием пинцетом другой лапки лягушки. В этом случае более сильное возбуждение от сдавливаемой лапки угнетает слабое от раздражения кислотой.

Тормозные процессы – необходимый компонент в координации нервной деятельности. Во-первых, процесс торможения ограничивает распространение возбуждения на соседние нервные центры; во-вторых, процесс торможения выключает деятельность не нужных в данный момент центров и органов; в-третьих, развитие торможения в нервных центрах предохраняет их от чрезмерного перенапряжения при работе, т.е. играет охранительную роль.

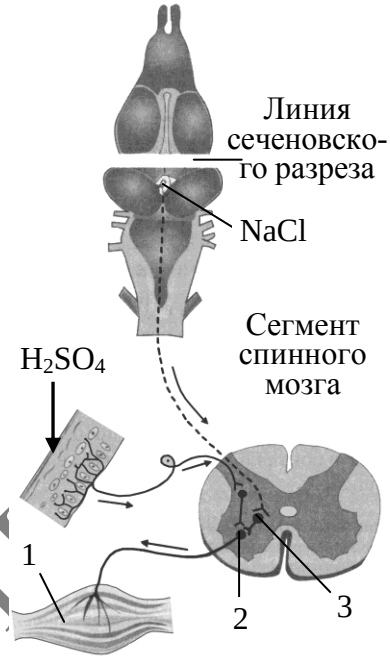

Рис. 14. Механизм сеченовского торможения: *1* – мышца; *2* – мотонейрон; *3* – тормозной нейрон

В нервных сетях обнаружено несколько видов торможения. Их классифицируют по характеру, механизму и месту возникновения. По характеру возникновения различают *первичное* и *вторичное торможение*. Первичное торможение нейрона возникает под влиянием раздражения сразу без предварительного возбуждения этого нейрона и осуществляется с участием тормозных синапсов. Вторичное торможение осуществляется без участия специальных тормозных структур и возникает вследствие перехода возбуждения в торможение. По механизму возникновения торможение может быть *гиперполяризационным* и *деполяризационным*, а по месту возникновения – *постсинаптическим* и *пресинаптическим*.

Постсинаптическое торможение. Постсинаптическое торможение имеет широкое распространение в ЦНС. Оно возникает в постсинаптической мембране нейрона в результате действия тормозного медиатора и связано с наличием в нейронных цепях специальных тормозных нейронов. Различают прямое и возвратное постсинаптическое торможение.

Прямое постсинаптическое торможение характерно для мотонейронов (рис. 15). При этом виде торможения нервные импульсы из высших отделов ЦНС поступают к вставочным тормозным нейронам и вызывают у них деполяризацию мембраны и обычный процесс возбуждения. Возбудившись, вставочный тормозной нейрон посылает по аксону нервный импульс к мотонейрону. Особенностью тормозного нейрона является

БрГУ имени А.С. Пушкина

то, что окончания его аксона выделяют не возбуждающий, а тормозной медиатор, например, гамма-аминомасляную кислоту, глицин и др. Под влиянием тормозного медиатора происходит кратковременная гиперполяризация постсинаптической мембраны мотонейрона и возникает ТПСП. В результате мотонейрон тормозится, импульсы от него не поступают к мышечным волокнам и они не сокращаются.

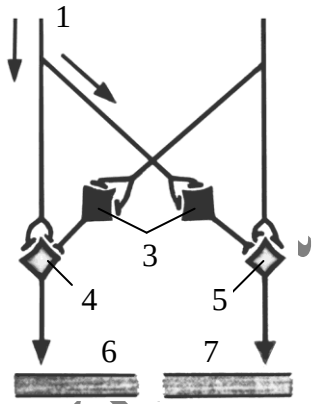

Рис. 15. Схема реципрокного торможения: *1* – вход к мотонейрону (*4*) мышцы-сгибателя (*6*); *2* – вход к мотонейрону (*5*) мышцы-разгибателя (*7*); *3* – вставочные тормозные нейроны

Таким образом, вставочные тормозные нейроны не возбуждают, а тормозят те клетки, на которых оканчиваются их аксоны. Вставочные тормозные нейроны обусловливают осуществление *сопряженного*, или *реципрокного, торможения* (рис. 15). Реципрокным торможением является торможение мотонейронов мышц-антагонистов, например, мышц-сгибателей и мышц-разгибате-лей. При активации нервных путей, возбуждающих мотонейроны мышц-сгибателей, мотонейроны мышц-разгибателей тормозятся импульсами тормозных вставочных нейронов, и наоборот.

Возвратное постсинаптическое торможение (рис. 16) – это торможение нейронов собственными импульсами, поступающими по возвратным коллатералям (боковым ответвлениям аксона) к специальным тормозным клеткам, аксоны которых образуют тормозные синапсы на этих же нейронах. Такими специальными тормозными нейронами являются *клетки Реншоу* (рис. 16) в спинном мозге, *клетки Пуркинье* мозжечка, *корзинчатые клетки* (рис. 17) в промежуточном мозге и мозжечке.

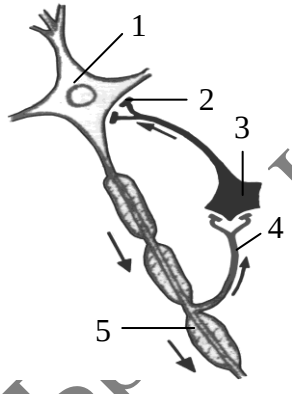

Рис. 16. Схема возвратного постсинаптического торможения: *1* – мотонейрон; *2* – тормозной синапс; *3* – клетка Реншоу; *4* – коллатераль аксона; *5* – аксон мотонейрона, идущий к мышце

Клетки Реншоу участвуют в регуляции уровня активности одиночных мотонейронов. При возбуждении мотонейрона спинного мозга импульсы поступают по его аксону к мышечным волокнам и одновременно по коллатерали аксона к тормозной клетке Реншоу. Аксон клетки Реншоу «возвращается» к этому же мотонейрону и, выделяя тормозной медиатор, вызывает его торможение. Чем больше возбуждающих импульсов посылает мотонейрон на периферию, в том числе и к тормозной клетке Реншоу, тем сильнее возвратное торможение. Такая за-

имени А.С.П

мкнутая система действует как механизм саморегуляции мотонейрона, ограничивая степень его возбуждения и предохраняя от чрезмерного ритма, что важно для нормальной работы двигательного аппарата. Эту же роль играет возвратное торможение и в других нервных сетях.

Клетки Пуркинье, расположенные в коре мозжечка, своими тормозящими влияниями на клетки подкорковых ядер и ствола мозга участвуют в регуляции тонуса мышц.

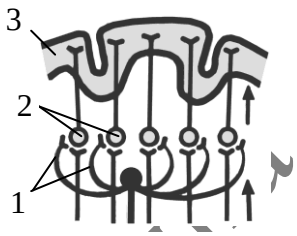

Рис. 17. Корзинчатая клетка:
1 – аксоны корзинчатой клетки; *2* – нейроны таламуса; *3* – кора

Корзинчатые клетки промежуточного мозга и мозжечка вызывают синхронное торможение большого количества связанных с ними нейронов (рис. 17), регулируя поступление импульсов через эти нейроны в другие отделы ЦНС, в том числе и в кору больших полушарий.

Еще одной формой возвратного торможения является *латеральное торможение* (рис. 18). Латеральное торможение осуществляется тормозными вставочными нейронами, которые соединены таким образом, что они влияют не только на возбужденную клетку, но и на соседние клетки с такими же функциями, в которых возбуждение отсутствует или является более слабым. В результате в этих соседних клетках развивается очень глубокое торможение. Торможение такого типа называется латеральным, потому что образующаяся зона торможения находится сбоку, т.е. латерально, по отношению к возбужденному нейрону. Возбужденный нейрон оказывается со всех сторон окруженным зоной торможения. Латеральное торможение обеспечивает *контраст*, т.е. выделение существенных сигналов из фона. Оно играет особенно важную роль в сенсорных системах, где может иметь форму постсинаптического или пресинаптического торможения.

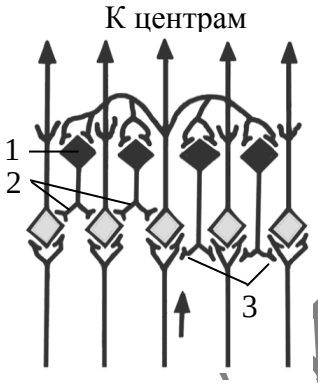

Рис. 18. Латеральное торможение:
1 – тормозной нейрон; *2* – постсинаптическое торможение; *3* – пресинаптическое торможение

Пресинаптическое и пессимальное торможение. Торможение может развиваться не только в постсинаптической мембране, но и в пресинаптическом отделе путем угнетения процесса высвобождения медиатора возбуждающими нервными окончаниями. В этом случае свойства постсинаптической мембраны не изменяются. Пресинаптическое торможение обнаружено в различных отделах ЦНС, но наиболее часто оно встречается в мозговом стволе и особенно в спинном мозге.

имени А.С. Пу

Пресинаптическое торможение возникает в пресинаптической области перед синаптическим контактом, т.е. там, где аксон возбуждающего нейрона не имеет миелиновой оболочки перед переходом его в нервное окончание. С этим лишенным миелина участком контактирует аксон тормозного вставочного нейрона и образует *тормозной аксоаксональный синапс* (рис. 19). Импульсы, поступающие по аксону тормозного нейрона в аксоаксональный синапс, вызывают выделение тормозного медиатора (вероятнее всего гамма-аминомасляной кислоты), который вызывает сильную деполяризацию окончания аксона возбуждающего нейрона. Деполяризованный участок аксона теряет способность проводить нервные импульсы к синапсу и, следовательно, ко второй нервной клетке.

Пресинаптическое торможение особенно эффективно при обработке информации, поступающей к нейрону по различным пресинаптическим путям. В этом случае возбуждение, поступающее по одному из синаптических входов, может быть избирательно уменьшено или даже полностью прекращено при отсутствии влияния на другие входы к нейрону. Сам постсинаптический нейрон остается незаторможенным и способен реагировать на импульсы, поступающие к нему по другим входам. Пресинаптическое торможение обусловливает ограничение притока афферентных импульсов к нервным центрам.

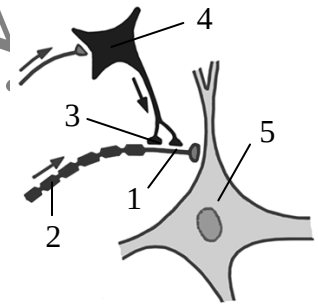

Рис. 19 – Пресинаптическое торможение:
1 – афферентное волокно; *2* – миелиновая оболочка; *3* – тормозной синапс; *4* – тормозной нейрон; *5* – второй (постсинаптический) нейрон

Торможение деятельности нейрона может осуществляться и без участия особых тормозных структур. В этом случае торможение развивается в возбуждающих синапсах вторично в результате сильной деполяризации мембраны под влиянием слишком частого поступления нервных импульсов в пресинаптический отдел. Такой тип торможения был изучен русским физиологом Н.Е. Введенским и назван *пессимальным*.

В основе развития пессимального торможения лежит стойкая деполяризация, которая может возникнуть как в постсинаптической, так и в пресинаптической мембране синапса под влиянием очень частого поступления сильных импульсов. К пессимальному торможению особенно склонны вставочные нейроны спинного мозга, нейроны ретикулярной формации и некоторые другие нервные клетки, в которых при частом ритмическом раздражении наступает сильная и стойкая деполяризация синаптических мембран.

БрГУ имени А.С. Пушкина

3. Рефлекторная и координационная деятельность нервной системы

Основной формой деятельности нервной системы является осуществление рефлексов. *Рефлексы* – это реакции организма, которые возникают в ответ на раздражение рецепторов и осуществляются при обязательном участии нервной системы. Благодаря рефлекторным реакциям происходит постоянное взаимодействие организма с окружающей средой, объединение и регуляция деятельности всех его органов и тканей.

Путь, по которому проходит нервный импульс при осуществлении рефлекса, называют *рефлекторной дугой*. В самые простые рефлекторные дуги входят только по два нейрона, в более сложные – по три, а в большинстве рефлекторных дуг насчитывается еще больше нейронов. Примером двухнейронной рефлекторной дуги является дуга сухожильного коленного рефлекса, который проявляется в разгибании в коленном суставе при легком постукивании по сухожилию ниже коленной чашечки (рис. 20, А).

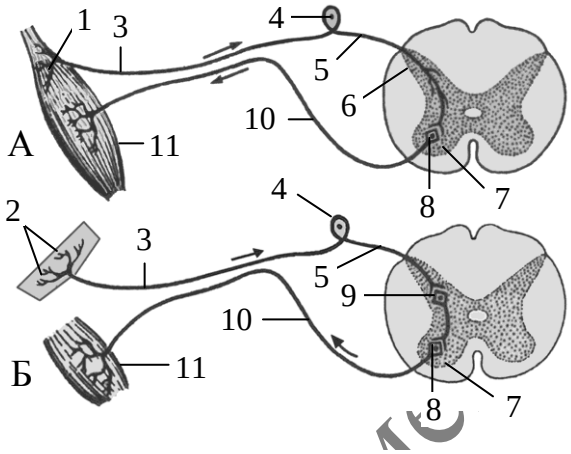

Рис. 20. Схема двухнейронной (*А*) и трехнейронной (*Б*) рефлекторной дуги:
1 – рецепторы в мышце и сухожилии; *2* – рецепторы в коже; *3* – дендрит афферентного нейрона; *4* – тело афферентного нейрона; *5* – аксон; *6* – задний рог и передний рог (*7*) спинного мозга; *8* – тело эфферентного нейрона; *9* – вставочный нейрон; *10* – аксон эфферентного нейрона; *11* – эффектор (мышца)

В состав трехнейронной рефлекторной дуги (рис. 20, Б) входят: 1) рецептор; 2) афферентный нейрон; 3) вставочный нейрон; 4) эфферентный нейрон; 5) рабочий орган (клетки мышцы или железы). Связь между нейронами в рефлекторной дуге, между эфферентным нейроном и клетками рабочего органа осуществляется с помощью синапсов.

Рецепторами называют окончания дендритов афферентных нейронов, а также специализированные образования (например, палочки и колбочки сетчатки глаза), которые воспринимают раздражение и в ответ на него генерируют нервные импульсы. Нервные импульсы от рецептора поступают по афферентному нервному пути, состоящему из дендрита, тела и аксона афферентного нейрона, в нервный центр.

Нервным центром согласно представлениям И.П. Павлова называют совокупность образований на различных уровнях ЦНС, необходимых для осуществления рефлекса или регуляции той или иной функции целостного организма. Большинство нервных центров находится в ЦНС, но они также есть и в нервных узлах пери-

А.С. Пушкина

ферической нервной системы. В один нервный центр могут функционально объединяться нейроны, тела которых лежат в разных отделах нервной системы, т.е. понятие это не анатомическое, а функциональное.

В нервном центре расположен вставочный нейрон, на тело или дендриты которого передается возбуждение с аксона афферентного нейрона. По аксону вставочного нейрона импульс поступает к эфферентному нейрону, тело которого тоже находится в нервном центре. В большинстве рефлекторных дуг между аксоном афферентного нейрона и телом эфферентного нейрона включается не один, а целая цепь вставочных нейронов. Такие рефлекторные дуги называют *полинейронными,* или *полисинаптическими.*

По аксону эфферентного нейрона нервные импульсы поступают к клеткам рабочего органа (мышцы, железы). В результате наблюдается рефлекторная реакция (движение, выделение секрета) на раздражение рецепторов. Время от начала раздражения рецепторов до начала ответной реакции называют *временем реакции*, или *латентным временем рефлекса*. Больше всего время рефлекса зависит от скорости проведения возбуждения через нервные центры. Ухудшение функционального состояния нервного центра приводит к увеличению времени рефлекса.

Выполнение ответной реакции еще не является окончанием рефлекторного акта. В осуществляющем ответную реакцию рабочем органе раздражаются рецепторы, импульсы от которых поступают по афферентным нервным волокнам (вторичным афферентам) в ЦНС и информируют нервные центры о протекании рефлекторной реакции и состоянии рабочего органа (рис. 21). Такую информацию называют *обратной связью*. Различают положительные и отрицательные обратные связи. Положительные обратные связи вызывают продолжение и усиление ответной рефлекторной реакции, а отрицательные обратные связи – ее ослабление и прекращение.

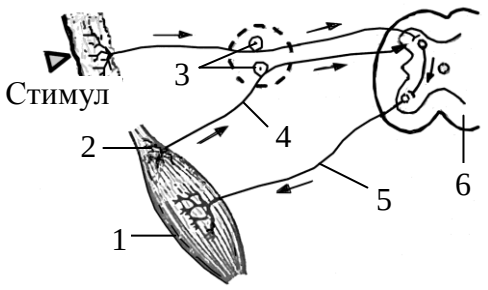

Рис. 21. Схема рефлекторного кольца:
1 – рабочий орган (мышца); *2* – рецепторы рабочего органа; *3* – тела афферентных нейронов в спинномозговом узле; *4* – нейрон обратной связи; *5* – аксон эфферентного нейрона; *6* – нервный центр (спинной мозг)

Таким образом, возбуждение при рефлекторной реакции сначала передается по рефлекторной дуге от первоначально раздражаемого рецептора к рабочему органу. Затем оно снова поступает в ЦНС уже от рецепторов рабочего органа, которые возбудились в результате его ответной рефлекторной реакции. Такая взаимосвязь между нервными центрами и иннервируемыми органами, которая наблю-

БрГУ имени А.С. Пушкина

дается при осуществлении рефлекса, называется *рефлекторным кольцом* (рис. 21). Благодаря обратным связям, осуществляющимся по рефлекторному кольцу, ЦНС получает информацию о результатах рефлекторных реакций, вносит поправки в их осуществление, обеспечивает координированную деятельность организма.

Классификация рефлексов. Существует несколько классификаций рефлексов: по биологическому значению, расположению рецепторов, центральным нервным структурам их обеспечения, характеру ответной реакции, приспособительному значению и др.

По биологическому значению рефлексы делят на пищевые, оборонительные, половые, статокинетические и локомоторные, ориентировочные, рефлексы поддержания постоянства внутренней среды и некоторые другие.

В зависимости от расположения рецепторов различают экстероцептивные (рецепторы расположены на поверхности тела), интероцептивные (рецепторы расположены во внутренних органах и сосудах) и проприоцептивные рефлексы (рецепторы расположены в мышцах, сухожилиях и суставах).

В зависимости от того, какие отделы мозга необходимы для осуществления рефлекса выделяют спинномозговые, бульбарные (с участием продолговатого мозга), мезенцефальные (участвует средний мозг), диэнцефальные (с участием промежуточного мозга) и кортикальные (участвует кора больших полушарий) рефлекторные реакции.

При участии в рефлекторных реакциях нейронов, расположенных в высших структурах головного мозга, обязательно принимают участие и нейроны, располагающиеся в низших структурах ЦНС, что свидетельствует о многоуровневой организации рефлекса.

По характеру ответной реакции (по органу-исполнителю) различают рефлексы моторные (двигательные), или соматические. В данном случае органом-исполнителем является мышца. Если эффектором выступает железа или гладкомышечные клетки внутренних органов, то рефлекс называется вегетативным. В случае расширения или сужения кровеносного сосуда рефлекс является вегетативным сосудодвигательным.

По механизму возникновения и приспособительному значению для организма рефлексы делятся на безусловные и условные.

Рефлексы различаются также по сложности структуры рефлекторной дуги. Различают моно- и полисинаптические рефлекторные дуги.

Координационная деятельность нервной системы. Основными принципами координационной деятельности нервной системы являются доминанта, иррадиация и индукция возбуждения и торможения, сопряженное (реципрокное) торможение, общий конечный путь, обратная афферентация.

Одним из общих принципов координационной деятельности нервной системы является открытый А.А. Ухтомским принцип доминанты.

Доминанта – это временно господствующий (доминантный) очаг возбуждения в ЦНС, определяющий характер реакции организма в ответ на воздействия из внешней и внутренней среды. Доминанта характеризуется рядом особенностей: 1) повышенной возбудимостью; 2) способностью притягивать к себе возбуждение, поступающее в другие нервные центры, в результате чего доминантный очаг возбуждения усиливается, а другие нервные центры затормаживаются; 3) инертностью, т.е. способностью сохранять возбуждение какое-то время после прекращения действия раздражителя.

В естественных условиях жизнедеятельности организма образуются и сменяют одна другую разные доминанты, что обусловливает поведение человека в конкретной ситуации, его эмоциональное состояние. Формирование условных рефлексов и их торможение также связаны с возникновением доминантного очага возбуждения. Принцип доминанты является физиологической основой внимания и предметного мышления.

Возникшее возбуждение активно распространяется в ЦНС, что получило название *иррадиации*. Чем сильнее и длительнее раздражение, тем больше иррадиация. Иррадиация возможна благодаря дивергенции нервных путей, наличию множества разветвлений отростков вставочных нейронов. Большая роль в процессах распространения возбуждения в головном мозге принадлежит ретикулярной формации. Ограничивают иррадиацию возбуждения тормозные нейроны и тормозные синапсы.

Индукция (от лат. *inductio* – наведение, побуждение) возбуждения и торможения проявляется в том, что торможение группы нейронов вызывает (индуцирует) возбуждение. Такую индукцию называют положительной. При отрицательной индукции первоначально возникшее возбуждение вызывает торможение. Положительная и отрицательная индукции могут быть одновременными и последовательными. В случае одновременной индукции возбуждение или торможение в одном участке нервной системы инициирует противоположное состояние (торможение или возбуждение) в окружающих участках. При последовательной индукции возбуждение сменяется торможением или, наоборот, в одном и том же участке нервной системы.

Реципрокное (сопряженное, сочетанное) торможение – это взаимное торможение, при котором возбуждение одних нейронов вызывает торможение других нервных клеток через вставочные тормозные нейроны. Таким способом осуществляется согласованная работа функционально антагонистических мышц-сгибателей и мышц-разгибателей. Поступающие импульсы вызывают возбуждение мотонейрона, иннервирующего мышцу-

ни А.С. Пушкина

сгибатель, а через тормозной вставочный нейрон одновременно тормозят мотонейрон, иннервирующий мышцу-разгибатель (и наоборот). Реципрокное торможение позволяет осуществлять сгибание и разгибание в суставах автоматически, без дополнительного контроля.

Принцип *общего конечного пути* впервые был обоснован в начале 20-го века английским физиологом Ч. Шеррингтоном. Морфологической основой общих конечных путей является конвергенция нервных волокон. Благодаря общим конечным путям одна и та же ответная рефлекторная реакция определенной группы мотонейронов может быть получена при раздражении различных нервных структур. Например, мотонейроны, иннервирующие мышцы глотки, участвуют в рефлексах глотания, кашля, сосания, дыхания, образуя общий конечный путь для различных рефлекторных дуг.

Рефлексы, дуги которых имеют общий конечный путь, подразделяются на *союзные* и *антагонистические*. Встречаясь на общих конечных путях, союзные рефлексы взаимно усиливают друг друга, а антагонистические – тормозят друг друга, как бы конкурируя за захват общего конечного пути. Преобладание на конечных путях той или иной, в том числе и поведенческой, рефлекторной реакции обусловлено ее значением для жизнедеятельности организма в данный момент.

Обратная афферентация (от лат. *afferentis* – приносящий) – это информация, поступающая от исполнительного органа в центральную нервную систему. В ЦНС происходит анализ того, что должно быть и что произошло в ответ на действие раздражителя. На основании этого анализа от центра посылаются корректирующие импульсы к органу-исполнителю и к рецепторам. В результате функциональная активность органа-исполнителя увеличивается или уменьшается. Термин «обратная афферентация» (обратная связь) был впервые введен в физиологию советским ученым П.К. Анохиным в 1935 г. как уточнение термина «сенсорная коррекция», предложенного Н.А. Бернштейном.

В различных функциональных системах обратная афференация обеспечивает сравнение в ЦНС модели ожидаемого результата целенаправленной деятельности организма с реально достигнутым. Обратная афферентация может обеспечиваться нервными и гуморальными механизмами.

Вопросы для самоконтроля

1. Охарактеризуйте суммацию возбуждения в нервных центрах.
2. В чем заключается пластичность нервных центров и ее значение?
3. Опишите опыт «сеченовского торможения» и раскройте его механизм.
4. Охарактеризуйте виды постсинаптического торможения.

А.С. Пушкина

5. Как осуществляется пресинаптическое и пессимальное торможение?
6. В чем отличие рефлекторного кольца от рефлекторной дуги?
7. Приведите классификацию рефлексов.
8. Что такое доминанта, иррадиация и индукция?
9. В чем заключается принцип общего конечного пути?
10. Какое значение для организма имеет обратная афферентация?

БрГУ имени А.С. Пушкина

Лекция 5. Функции спинного, заднего, среднего мозга и мозжечка

План лекции:

1. Функциональная организация спинного мозга.
2. Функции заднего и среднего мозга.
3. Мозжечок и его функции.

Основные термины на туркменском языке

1. Анестезия – anesteziýa
2. Артериальное давление – arterial basyş
3. Безусловный рефлекс – hökmany refleks
4. Белое вещество спинного мозга – oňurga ýiliginiň ak maddasy
5. Блоковый нерв – blok nerwi
6. Боковой канатик – gapdal tanap
7. Варолиев мост – köprü
8. Вестибулярный – westibulýar
9. Висцеро-моторный – wiskerohereket
10. Выпрямительный – dogrulaýiy
11. Гипоталамус – gypotalamus
12. Глазодвигательный нерв – göz hereket ettiriji nervler
13. Глотание – ýuwutma
14. Гравитация – grawitasiýa
15. Двуглавая мышца плеча – iki kelleli egin myşsa
16. Дефекация – täret etme
17. Дыхательный центр – demalyş merkezi
18. Жевание – gäwüşeme; çeýneme
19. Желудок – aşgazan
20. Интегративная (объединительная) функция – (birleşdirýän) funksiýa
21. Интрафузальные мышечные волокна (мышечные волокна – выполняют функции рецепторов растяжения) – intrafusal myşsa süýümleri (myşsa süýümleri – ýerine ýetirmek funksiýalary reseptor süýnme)
22. Кашель – üsgülewük
23. Коллатераль (боковое ответвление) – kollateral (gapdal gol)
24. Коленный рефлекс – dyz refleks
25. Координированность – koordinirlenenlik; sazlaşyklylyk
26. Красные ядра – gyzyl maňyzleri
27. Лимбическая система – limbik sistemasy
28. Лифтный рефлекс – liftrefleks
29. Меланин – melanin
30. Мигание – gyrpma
31. Мозжечок – beynijik

БрГУ имени А.С. Пушкина

32. Моносинаптический – monosynapse
33. Монотонная работа – birmeňzeş işleme
34. Мотивационный – delillendiriji; esaslandyryjy; esas bolup bilýän
35. Мочевыделение – peşew çykarma
36. Мышечное веретено (оба окончания группы мышечных волокон заостренные) – myşsa aýlanýan (ikisi tamamlama topar myşsa süýümi ýiteldilen)
37. Настораживание – üşertdirm; seresap bolmak
38. Неупорядоченный – tertibi ýokluk; tertibe salynmadyk; düzgüne salynmadyk
39. Ориентировочный рефлекс – ugur görkezýän refleks
40. Перераспределение – täzeden paýlama; ýaňadandan bölme; başgaça bölme
41. Перистальтика – peristaltika
42. Пирамидный путь – piramida ýoly
43. Пищеварительный тракт – iýmit siňdirýän ortlaryň jemi
44. Поджелудочная железа – aşgazanasty mäz
45. Подкорковый – gabyk aşagyndaky; gabyk astyndaky
46. Подкорковые ядра – podkorka maňyzleri; gabyk astyndaky mazyzlar
47. Поза тела – duruş beden; bedenin ozüni tutusy
48. Половой рефлекс – jyns refleks
49. Полукружные каналы (канал расположен полукругом) – ýarym aýlaw akarlar (kanal ýerleşdir ýarym aýlaw)
50. Проводниковая функция – geçiriji funksiýa
51. Продолговатый мозг – sürü beyni
52. Проприорецептор – proprioreseptor
53. Прямая кишка – ýogyn içege
54. Прямохождение – göni ýörme
55. Разгибательная мускулатура (мускулатура для разгибания – epleme muskulatura (epin üçin muskullar)
56. Размашистый – giň gerimli
57. Рвота – gusma; gaýtarma
58. Сегментарный – segmentar; segmentlerden ybarat bolan
59. Сегмент спинного мозга – oňurga ýiliginiň segmenti
60. Сердечно-сосудистая система – ýürek-damar sistemasy
61. Скелетные мышцы – skelet myşsalary
62. Слезоотделение, слезотечение – gözýaş akma, gözýaş bölünmesi
63. Слуховой – eşidiş
64. Слюноотделение – tüýkülik emele gelme
65. Содружественные (совместно дружественные) – arkalaşyk (bile dost)
66. Сосание – sorma; emme
67. Сосудодвигательный центр – damarhereket merkezi

БрГУ имени А. С. Пушкина

68. Спинальный шок – oňurga-ýilik şogy
69. Спинномозговой корешок – oňurga-ýilik kökjagaz
70. Спинномозговой (спинальный) рефлекс – oňurga ýiliginiň refleks
71. Средний мозг – ortaky beýni
72. Статический – hereketsiz
73. Статокинетический – statikinetik
74. Сторожевой рефлекс – garawul refleks
75. Сухожилие – damar; siňir
76. Сухожильный рефлекс – siňir refleks
77. Терморегуляция – termoregulýasiýa
78. Трехглавая мышца плеча – uc kelleli egin myşsa
79. Условнорефлекторный – şertli reflektorly
80. Условный рефлекс – şertli refleks
81. Установочный – oturdylýan; geýdirilýän
82. Целенаправленный – maksatly; belli maksada gönükdirilen
83. Черное вещество (субстанция) – gara madda (substansiýa)
84. Чихание – asgyrma
85. Шейный позный рефлекс – boýun duruş refleks
86. Шейный тонический рефлекс – boýun tonik refleks
87. Экстрапирамидный путь – ekstrapiramida ýoly
88. Экстрафузальные мышечные волокна (рабочие волокна – обеспечивают сокращение мышц) – extrafusal myşsa süýümleri (işçiler süýümleri, üpjün etmek gysgaltma myşsalary)
89. Электроэнцефалограмма (запись биотоков мозга) – (biologik tok bilen beýnini ýazmak)
90. Эндолимфа – endolimfa

БрГУ имени А.С. Пушкина

1. Функциональная организация спинного мозга

Спинной мозг у человека является низшим отделом ЦНС, имеющим сегментарную организацию. Сегментарность заключается в том, что: 1) сегменты спинного мозга иннервируют участки тела, расположенные на том же уровне (шейные – шею, грудные – грудь и т.д.); 2) нейроны спинного мозга напрямую связаны с рабочими органами в отличие от нейронов надсегментарных центров, например коры больших полушарий, которые управляют деятельностью мышц через сегментарные центры, в том числе и через спинной мозг. Спинной мозг у человека имеет значительно меньшую самостоятельность по сравнению со спинным мозгом животных. У человека его вес по отношению к головному мозгу составляет всего 2 % (у кошек – 25 %, у кролика – 45 %).

Спинной мозг выполняет интегративную, проводниковую и рефлекторную функции. Интегративная функция заключается в объединении (ин-

теграции) поступающей информации от рецепторов. Она у спинного мозга проявляется в небольшой степени. Интегративная функция более значительна у вышележащих отделов ЦНС и наиболее выражена у коры больших полушарий.

Проводниковая функция у спинного мозга выражена очень хорошо и осуществляется благодаря проводящим путям, расположенным в белом веществе. Различают *восходящие* и *нисходящие проводящие пути*. По восходящим путям импульсы поступают от нижележащих сегментов спинного мозга к вышележащим сегментам и к головному мозгу, а по нисходящим путям – в обратном направлении.

Основные восходящие проводящие пути спинного мозга (рис. 22) идут в составе задних и боковых канатиков белого вещества. Их называют *чувствительными путями*, т.к. они проводят импульсы от температурных, болевых, тактильных рецепторов, от рецепторов кожи, от проприорецепторов мышц, сухожилий и связок, от рецепторов, сигнализирующих о положении тела, пассивных движениях тела и вибрации. Наиболее важными восходящими путями являются расположенные в задних канатиках спинного мозга *тонкий пучок* (пучок Голля) и *клиновидный пучок* (пучок Бурдаха), ведущие в продолговатый мозг. В боковых канатиках расположены *спинномозжечковые пути*, ведущие в мозжечок и *спиноталамический путь,* ведущий в ядра таламуса.

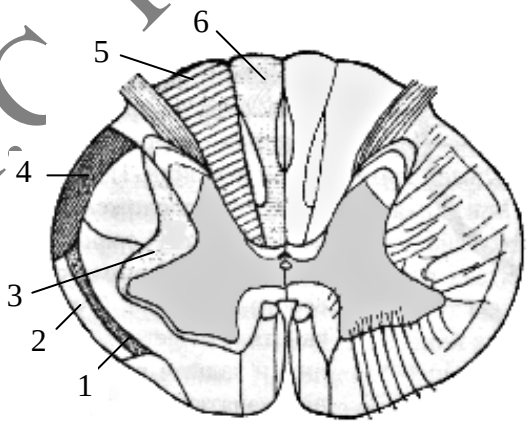

Рис. 22. Схема расположения основных восходящих путей спинного мозга:
1 – спиноталамический путь; *2, 4* – спиномозжечковые пути; *3* – дорсолатеральный путь; *5* – клиновидный пучок (Бурдаха); *6* – тонкий пучок (Голля)

Основные нисходящие проводящие пути спинного мозга идут в составе передних и боковых канатиков. Они получили название *двигательных путей,* т.к. проводят к мышцам импульсы, которые обеспечивают произвольные движения, тонус скелетных мышц, поддержание позы и равновесия тела. Наиболее важными нисходящими путями являются *пирамидные* и *экстрапирамидные пути* (рис. 23). По пирамидным путям поступают импульсы от двигательной зоны коры больших полушарий к мотонейронам спинного мозга. В состав пирамидных путей подключаются также волокна вегетативной нервной системы, несущие эфферентные импульсы к внутренним органам.

БрГУ имени А.С. Пушкина

От пирамидных путей отходят ответвления к подкорковым ядрам, ядрам ствола мозга и к ретикулярной формации. От этих ядер и ретикулярной формации отходят экстрапирамидные пути. Они передают влияния, регулирующие мышечный тонус при выполнении произвольных движений. Важнейшими из экстрапирамидных путей являются *руброспинальный тракт* и *вестибулоспинальные тракты* (рис. 23).

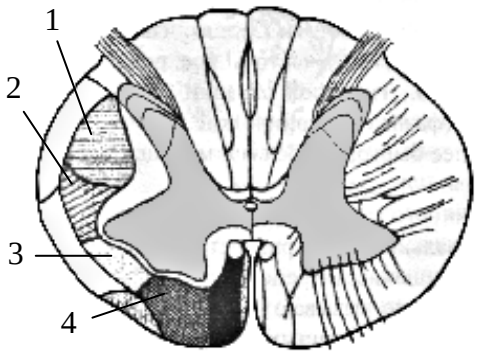

Рис. 23. Схема расположения основных нисходящих путей спинного мозга:
1 – пирамидный путь; *2* – руброспинальный путь; *3, 4* – вестибулоспинальные пути

Рефлекторная функция спинного мозга осуществляется благодаря передаче нервных импульсов с афферентных путей на эфферентные, в результате чего происходит ответная реакция на раздражение. Связь спинного мозга с рецепторами и рабочими органами осуществляется посредством нервных волокон, входящих в спинной мозг и выходящих из него в составе спинномозговых корешков. Распределение функций этих волокон подчиняется *закону Белла-Мажанди,* а именно: все чувствительные (афферентные) волокна входят в спинной мозг через задние корешки, а все двигательные и вегетативные (эфферентные) волокна выходят через передние корешки. В задних корешках волокон примерно в пять раз больше, чем в передних. По задним корешкам в спинной мозг поступают импульсы от рецепторов скелетных мышц, сухожилий, кожи, сосудов, внутренних органов. Передние корешки содержат волокна к скелетным мышцам и вегетативным ганглиям. В вегетативных ганглиях происходит синаптическая передача импульсов на нейроны, аксоны которых иннервируют внутренние органы.

Спинной мозг выполняет много рефлекторных функций. В нем находятся центры, осуществляющие движения всех скелетных мышц за исключением мышц, расположенных на голове. Также в спинном мозге расположены центры всех рефлексов мочеполовой системы и прямой кишки, терморегуляторных рефлексов, центры, регулирующие обмен веществ, сокращение диафрагмы, центры большинства сосудистых рефлексов. Кроме того, спинной мозг постоянно посылает нервные импульсы к мышцам, поддерживая их небольшое напряжение и готовность к работе – мышечный тонус.

Степень проявления рефлексов зависит от наличия связи структур спинного мозга со структурами головного мозга. После спинализации, т.е. отделения спинного мозга от головного у животных посредством перерез-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ки или вследствие травмы у человека, исчезают многие сложные формы активности, создаваемые спинным мозгом. Такое состояние получило название *спинальный шок*. Продолжительность спинального шока у лягушек длится несколько минут, у собак – несколько дней, у человека – от нескольких недель до 4–5 месяцев. Когда шок проходит, рефлексы восстанавливаются.

Рефлексы, протекающие с участием спинного мозга, подразделяются на *двигательные*, осуществляющиеся с помощью альфа-мотонейронов передних рогов, и *вегетативные*, осуществляемые эфферентными клетками боковых рогов и бокового промежуточного вещества.

Альфа-мотонейроны – это крупные клетки, от которых отходят толстые быстропроводящие нервные волокна. Они осуществляют передачу к скелетным мышцам импульсов, выработанных в спинном мозге. Аксон каждого мотонейрона, вступая в мышцу, многократно делится, и может охватывать своими окончаниями до нескольких сотен экстрафузальных мышечных волокон, образуя с ними двигательную, или нейромоторную единицу.

Импульсы, поступающие от альфа-мотонейронов, вызывают сокращение скелетных мышц. Потенциалы действия в альфа-мотонейроне возникают с частотой, не превышающей 200–300 имп/с, и со следовой гиперполяризацией длительностью от 50 до 150 мс. В зависимости от частоты воспроизведения импульсов и длительности следовой гиперполяризации альфа-мотонейроны разделяют на *фазические* (фазные) и *тонические*. Фазическими мотонейронами иннервируются более быстрые, «белые» мышцы, тоническими – более медленные «красные».

Второй тип мотонейронов спинного мозга – *гамма-мотонейроны* посылают тонкие волокна к интрафузальным (внутриверетенным) мышечным волокнам, которые являются мышечными рецепторами. Импульсы, поступающие от гамма-мотонейронов, не вызывают сокращение скелетных мышц, а изменяют чувствительность мышечных рецепторов.

В спинном мозге замыкается огромное количество рефлекторных дуг, с помощью которых регулируются функции организма. Типичные *спинномозговые (спинальные) рефлексы*, т.е. рефлексы, присущие самому спинному мозгу, можно изучить в чистом виде только после отделения спинного мозга от головного у животного (спинальное животное) или у человека, у которого в результате травмы произошел разрыв спинного мозга на границе с продолговатым мозгом. Первым следствием нарушения целостности спинного мозга является спинальный шок. Он проявляется в резком падении возбудимости и в угнетении рефлекторных функций всех рефлекторных центров, расположенных ниже места перерезки или разрыва.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Спустя несколько недель, а то и месяцев у человека спинальный шок медленно проходит и постепенно восстанавливается рефлекторная деятельность скелетных мышц, величина кровяного давления, рефлексы мочеиспускания, дефекации и ряд половых рефлексов. Это свидетельствует о том, что центры этих рефлексов располагаются в спинном мозге.

Первыми после отделения головного мозга от спинного и снятия шока появляются сгибательные и разгибательные рефлексы. Вслед за ними обнаруживаются *сухожильные рефлексы* (рис. 24), дуги которых являются *моносинаптическими,* т.е. имеющими только один синапс. Моносинаптическая дуга состоит из чувствительного нейрона, дендриты которого идут от рецепторов растяжения – мышечных веретён, и эфферентного нейрона, оканчивающегося на мышечных волокнах. В спинном мозге меньше моносинаптических дуг и больше полисинаптических.

Сухожильные рефлексы легко вызываются с помощью короткого удара по сухожилию и имеют важное диагностическое значение в неврологической практике. Ответная рефлекторная реакция на удар по сухожилию проявляется в виде резкого сокращения мышцы. Особенно выражены сухожильные рефлексы в мышцах разгибателях ноги (рис. 24, А), таких как четырехглавая мышца бедра (коленный рефлекс) или трехглавая мышца голени (ахиллов рефлекс). Сухожильные рефлексы можно вызвать и в мышцах-сгибателях. На руке они четко проявляются на двуглавой и трехглавой мышцах (рис. 24, Б).

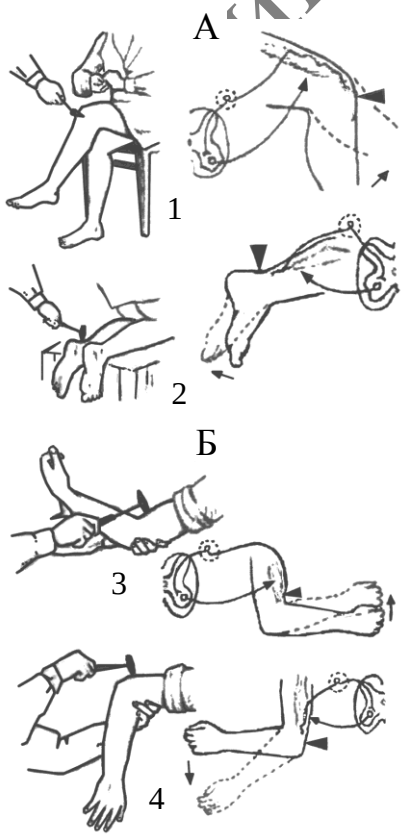

Рис. 24. Наблюдение сухожильных рефлексов человека (слева) и схемы их рефлекторных дуг (справа):
А – нижние конечности; *Б* – верхние конечности; *1* – коленный рефлекс; *2* – ахиллов рефлекс; *3* – рефлекс двуглавой мышцы; *4* – рефлекс трехглавой мышцы

Важное значение для поддержания мышечного тонуса, выпрямленной позы и стояния человека имеют *рефлексы растяжения*. Под влиянием силы тяжести раздражаются рецепторы растяжения (мышечные веретёна) в мышце. Так, при стоянии четырехглавая мышца бедра подвергается растяжению из-за тенденции колена сгибаться под влиянием гравитации. От мышечных веретён четырехглавой мышцы поступают длительное время асинхронные импульсы к альфа-мотонейронам спинного мозга. В ответ альфа-мотонейроны

БрГУ имени А.С. Пушкина

посылают тоже асинхронные импульсы к экстрафузальным волокнам четырехглавой мышцы. В результате этого мышца отвечает плавным длительным сокращением, автоматически противодействующим силе тяжести. Рефлексы растяжения иногда относят к группе *тонических* или *позных рефлексов*, т.к. их объединяет длительное поддержание рефлекторного сокращения разгибательных и реже сгибательных мышц без заметного их утомления. Тонические рефлексы направлены на поддержание определенной позы. В их осуществлении кроме механизмов спинного мозга участвуют двигательные центры головного мозга.

На уровне спинного мозга замыкаются *шейные позные рефлексы*, изученные голландским физиологом Р. Магнусом в опытах на кошках. Среди них различают рефлексы, возникающие при наклоне головы вниз и вперед, и рефлексы, наблюдаемые при поворотах головы. При наклоне головы вниз и вперед у животного увеличивается тонус мышц-сгибателей передних конечностей и тонус мышц разгибателей задних конечностей, вследствие чего передние конечности сгибаются, а задние разгибаются. При наклоне головы вверх и назад возникают противоположные реакции. Эти рефлексы возникают с рецепторов, расположенных в мышцах шеи.

С этих же рецепторов возникают рефлексы, наблюдаемые при поворотах головы вправо или влево. У животного на стороне, куда повернута голова, повышается тонус мышц-разгибателей обеих конечностей и одновременно повышается тонус мышц-сгибателей на противоположной стороне тела. При повороте головы смещается центр тяжести в сторону поворота и на этой же стороне повышается тонус мышц-разгибателей обеих конечностей, в результате чего сохраняется поза тела.

Ритмические рефлексы, или *рефлексы мышц-антагонистов,* лежат в основе правильных попеременных движений при ходьбе, беге, чесании и т.д. Эти рефлексы характеризуются тем, что при возбуждении мотонейронов мышц-сгибателей одновременно происходит торможение мотонейронов мышц-разгибателей. При этом в конечности другой стороны наблюдаются обратные явления. Центры рефлекса ходьбы лежат в поясничных сегментах спинного мозга.

К двигательным рефлексам спинного мозга относят также *висцеромоторные рефлексы.* Они возникают при определенных раздражениях внутренних органов и характеризуются появлением двигательных реакций мышц грудной и брюшной стенки, мышц-разгибателей спины (например, при икоте).

Двигательные рефлексы спинного мозга называют также соматическими, т.к. они проявляются в деятельности скелетных мышц. Кроме их осуществления, спинной мозг играет важную роль в рефлекторной регуля-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ции внутренних органов, являясь центром многих *вегетативных рефлексов*. Вегетативные рефлексы спинного мозга разделяют на симпатические и парасимпатические. В боковых рогах сегментов грудного отдела и верхних сегментов поясничного отдела спинного мозга расположены *центры симпатического отдела*, а в боковом промежуточном веществе крестцового отдела – *центры парасимпатического отдела* вегетативной нервной системы. Эти центры участвуют в регуляции пищеварения, дыхания, кровообращения, мочеиспускания, дефекации, осуществляют некоторые половые рефлексы.

2. Функции заднего и среднего мозга

Задний мозг у человека состоит из продолговатого мозга и варолиева моста. Он является филогенетически древним отделом ЦНС и сохраняет черты сегментарного строения. Иногда к заднему мозгу относят также мозжечок.

Продолговатый мозг и мост. Продолговатый мозг и варолиев мост выполняют проводниковую, рефлекторную и интегративную функции. В них поступают афферентные нервные волокна от вестибулярных и слуховых рецепторов, от кожи и мышц головы, от внутренних органов. *Проводниковая функция* продолговатого мозга и варолиева моста заключается в передаче импульсов из спинного мозга в вышележащие отделы ЦНС и в проведении импульсов, идущих из головного в спинной мозг. В продолговатом мозге заканчивается *кортико-бульбарный* нисходящий путь, по которому импульсы от коры больших полушарий поступают к ядрам черепно-мозговых нервов. От продолговатого мозга к спинному отходят нисходящие *ретикуло-спинальные* пути и *вестибуло-спинальный* пучок.

Через продолговатый мозг проходят восходящие пути от рецепторов слуховой и вестибулярной чувствительности. В продолговатом мозге афферентные нервные волокна, несущие информацию от рецепторов кожи и мышечных рецепторов, образуют синапсы на вторых нейронах, аксоны которых составляют путь в таламус.

Продолговатый мозг и мост выполняют сложные рефлекторные функции, в том числе и жизненно важные для организма. На дне IV-го желудочка в ретикулярной формации продолговатого мозга находятся жизненно важные *дыхательный центр*, регулирующий дыхание, и *сосудодвигательный центр*, регулирующий работу сердца и просвет кровеносных сосудов. В продолговатом мозге и мосту находится ряд рефлекторных центров, связанных с процессами пищеварения, а именно: центры жевания, сосания, слюноотделения, глотания, выделения пищеварительных соков желудком, поджелудочной железой и др. Здесь же находятся цен-

БрГУ имени А. С. Пушкина

тры некоторых *защитных рефлексов*: чихания, кашля, рвоты, мигания, слезоотделения.

Целая группа рефлексов продолговатого мозга и моста направлена на *поддержание позы тела*. В зависимости от рецепторов, при возбуждении которых осуществляется поддержание позы, эти рефлексы подразделяют на *шейные тонические рефлексы* и *вестибулярные* (лабиринтные). Шейные тонические рефлексы запускаются при возбуждении проприорецепторов мышц шеи вследствие изменения положения головы относительно туловища.

Вестибулярные рефлексы неразрывно связаны с шейными тоническими рефлексами и дополняют их, т.к. не зависят от положения головы относительно туловища. Вестибулярные рефлексы подразделяются на *статические* и *статокинетические*. Статические рефлексы вызываются главным образом возбуждением рецепторов, расположенных в мешочке и маточке вестибулярного аппарата, и обеспечивают поддержание позы и равновесия тела при разнообразных неподвижных его положениях в пространстве. Среди статических рефлексов различают две группы: 1) *позно-тонические* рефлексы, или рефлексы положения, благодаря которым сохраняется определенная поза; 2) *установочные*, или выпрямительные рефлексы, которые обеспечивают переход из неестественной позы в обычное положение.

Статокинетические рефлексы обеспечивают поддержание позы тела при изменении скорости движения. Эти рефлексы вызываются при возбуждении рецепторов, расположенных в полукружных каналах вестибулярного аппарата. Возбуждение же рецепторов возникает при движении эндолимфы в каком-либо из трех полукружных каналов в результате ускорения или торможения тела человека. К статокинетическим вестибулярным рефлексам относятся также *лифтные рефлексы*, которые проявляются в увеличении тонуса мышц сгибателей и уменьшении тонуса мышц разгибателей при ускорении вверх. При ускорении вниз наблюдается обратная картина: тонус мышц сгибателей уменьшается, а тонус мышц разгибателей повышается. В результате в начале подъема происходит сгибание конечностей и человек слегка приседает, а в начале спуска – их разгибание и человек слегка выпрямляется.

Средний мозг. Средний мозг выполняет рефлекторную, интегративную и проводниковую функции. Он участвует в осуществлении целого ряда важных безусловных рефлексов. Так, при участии бугров четверохолмия осуществляются *ориентировочные* зрительные и слуховые рефлексы на неожиданные раздражители. В ответ на внезапное раздражение происходит поворот головы и глаз в сторону раздражителя, а у животных – настораживания ушей. Этот рефлекс И.П. Павлов назвал рефлексом «Что

БрГУ имени А.С. Пушкина

такое?». Он необходим для подготовки организма к своевременной реакции на любое новое воздействие. Он сопровождается усилением тонуса мыщц-сгибателей (подготовка к двигательной реакции) и изменениями вегетативных функций (дыхание, сердцебиения).

Передние бугры четверохолмия являются первичными п*одкорковыми зрительными центрами,* а задние бугры – первичными *подкорковыми слуховыми центрами.* Ядра, расположенные в передних и задних буграх четверохолмия, участвуют в осуществлении *сторожевого рефлекса* (старт-рефлекса, старт-реакции) при внезапной подаче светового или звукового раздражителей. Этот рефлекс проявляется в перераспределении мышечного тонуса: происходит повышение тонуса мышц-сгибателей и уменьшение тонуса мышц-разгибателей, что мобилизует организм на быструю ответную реакцию. Старт-рефлексы обеспечивают мгновенную мобилизацию всего организма к активной деятельности при возникновении опасности. Часто такие реакции служат проявлением панического состояния человека.

На поперечном разрезе среднего мозга видно, что каждая ножка состоит из покрышки и основания, на границе которых находится *черное вещество*, или *черная субстанция* (рис. 25). Черная субстанция представляет собой скопление тел нейронов, содержащих пигмент меланин, придающий нейронам характерный темный цвет.

Черная субстанция среднего мозга участвует в регуляции тонуса мышц и различных тонких движений (например, мелких движений пальцев рук), координации жевания и глотания. Черная субстанция функционально связана с подкорковыми ядрами больших полушарий – полосатым телом и бледным шаром. Нейроны черной субстанции имеют дофаминергическую природу, т.к. синтезируют медиатор *дофамин*. Аксоны этих нейронов идут к полосатому телу и образуют синапсы на его нервных клетках, также содержащих в значительных количествах дофамин. Повреждение черной субстанции приводит к дегенерации дофаминергических нервных путей к полосатому телу, что является одной из причин возникновения тяжелого заболевания нервной системы – *болезни Паркинсона.*

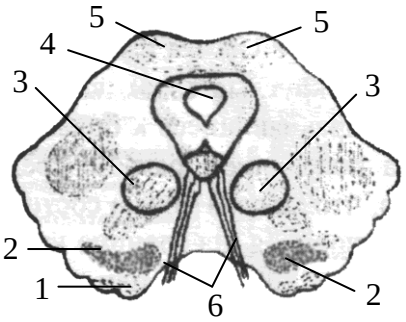

Рис. 25. Поперечный разрез среднего мозга (схема):
1 – ножки мозга; 2 – черная субстанция; 3 – красные ядра; 4 – водопровод мозга; 5 – бугры четверохолмия; 6 – глазодвигательный нерв

В покрышке среднего мозга располагаются ядра *глазодвигательного* и *блокового нервов* (соответственно III-й и IV-й пары черепномозговых нервов). Эти нервы управляют движениями глаз, аккомодацией глаза, зрачковым рефлексом.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Важным промежуточным центром проводящих путей ствола мозга являются *красные ядра* (рис. 25). Они связаны нервными путями с корой больших полушарий, ретикулярной формацией, мозжечком и спинным мозгом. От красных ядер берет начало нисходящий *руброспинальный путь*, идущий к мотонейронам спинного мозга. С его помощью осуществляется регуляция тонуса скелетных мышц, а именно: происходит повышение тонуса нейронов, иннервирующих мышцы-сгибатели, и уменьшение тонуса нейронов мышц-разгибателей. Это имеет большое значение при поддержании позы и осуществлении движений. Если у животного перерезать головной мозг на уровне задних бугров четверохолмия так, чтобы красные ядра оказались выше линии перерезки, то у такого животного перестают поступать импульсы от красных ядер к нейронам мышц-сгибателей и наступает резкое повышение тонуса разгибательной мускулатуры (рис. 26). Конечности у животного сильно выпрямляются, голова запрокинута назад, хвост приподнят, конечности трудно согнуть даже силой. Животное не может принять нормальную позу. Такое состояние мускулатуры тела называется децеребрационной ригидностью. Если поставить такое животное на лапы, то оно сохраняет стоячее положение, так как тонус разгибателей настолько высок, что сгибания в суставах не происходит.

Красные ядра оказывают тормозящее влияние на ядро Дейтерса продолговатого мозга, которое возбуждает мотонейроны мышц-разгибателей. После перерезки руброспинального пути снимается тормозное влияние со стороны красных ядер на ядро Дейтерса, вследствие чего наблюдается резкое преобладание тонуса разгибателей .

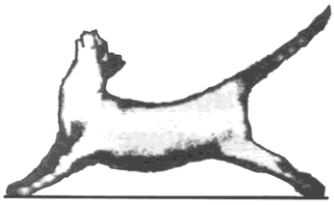

Рис. 26. Децеребрационная ригидность

Предполагается, что красные ядра являются не только источником, но и посредником в регуляции разгибательных рефлексов, передавая тормозные влияния от мозжечка и моторных областей коры. Удаление мозжечка или моторных областей коры приводит к усилению тонуса мышц-разгибателей.

3. Мозжечок и его функции

Мозжечок расположен позади и чуть выше продолговатого мозга и варолиева моста под большими полушариями. Это надсегментарная структура, появляющаяся на ранних этапах филогенеза хордовых животных. Степень развития мозжечка определяется сложностью среды обитания и передвижения организма. Наибольшего развития мозжечок достигает у человека в связи с прямохождением и усложнением движений при трудовой деятельности. В то же время мозжечок не является жизненно необходи-

БрГУ имени А.С. Пушкина

мым органом. У людей с врожденным отсутствием мозжечка не наблюдается каких-либо серьезных нарушений движений, препятствующих их жизнедеятельности.

Мозжечок человека состоит из непарной средней части – *червя* и расположенных по обе стороны от червя двух *полушарий*. Поверхность мозжечка покрыта серым веществом, толщиной 1–2,5 мм, образующим его кору. Под корой находится белое вещество, в котором группами располагается серое вещество, представляющее собой скопления тел нейронов – *ядра мозжечка*.

Мозжечок выполняет проводниковую, рефлекторную и интегративную функции. По афферентным *спинно-мозжечковым путям* в мозжечок поступают импульсы от рецепторов кожи, мышц и сухожилий. От вестибулярных ядер продолговатого мозга по *вестибуло-мозжечковым путям* в мозжечок поступает информация о положении тела. Кора больших полушарий также посылает афферентные пути в мозжечок, среди которых наиболее важными являются *кортико-мосто-мозжечковый* и *кортико-ретикуло-мозжечковый пути*.

Эфферентные пути от мозжечка идут к спинному и продолговатому мозгу, к ретикулярной формации, красным ядрам среднего мозга, к промежуточному мозгу, коре больших полушарий и к подкорковым ядрам.

Мозжечок оказывает рефлекторные влияния на различные двигательные и вегетативные функции. Главное его значение заключается в дополнении и коррекции деятельности остальных двигательных центров. Мозжечок участвует: 1) в регуляции позы и мышечного тонуса; 2) в коррекции медленных целенаправленных движений и координации их с рефлексами поддержания позы; 3) в координации быстрых целенаправленных движений, осуществляемых по команде из коры больших полушарий.

Зона коры червя мозжечка главным образом связана с регуляцией позы, равновесия и мышечного тонуса. Промежуточная околочервячная зона коры мозжечка принимает участие в координации медленных целенаправленных движений с рефлексами поддержания позы.

Боковые участки коры, расположенные на полушариях мозжечка, участвуют в осуществлении быстрых целенаправленных движений. К полушариям мозжечка от ассоциативных областей коры больших полушарий поступает информация о замысле движения по афферентному кортико-мосто-мозжечковому пути, насчитывающему около 20 млн. нервных волокон. В полушариях мозжечка и зубчатом ядре мозжечка информация о замысле движения преобразуется в *программу движения*, которая в таламусе промежуточного мозга объединяется с программой, поступающей от подкорковых ядер, и далее посылается в двигательные зоны коры больших полуша-

БрГУ имени А.С. Пушкина

рий. От коры больших полушарий по нисходящим путям передаются команды к мотонейронам спинного мозга и происходит осуществление движений.

Мозжечок вносит в выполнение движений необходимые поправки, обеспечивая точность, ловкость и координированность движений. При нарушении функций мозжечка возникают различные двигательные расстройства: атония, астения, астазия, атаксия, асинергия, дисметрия, адиадохокинез, дезэквилибрия (рис. 27).

Атония характеризуется резким ослаблением мышечного тонуса. Голова повисает на грудь. Атония обычно сопровождается *астенией* – слабостью и повышенной утомляемостью мышц.

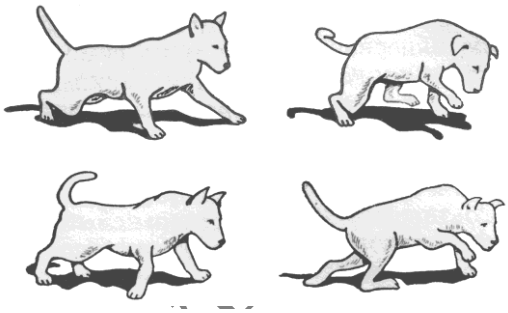

Рис. 27. Двигательные расстройства у собаки после удаления мозжечка

Астазия проявляется в утрате способности мышц к длительному тетаническому сокращению, вследствие чего конечности и голова непрерывно дрожат и качаются, т.е. наблюдается тремор. У людей астазия проявляется в невозможности поддерживать позу Ромберга: соблюдать равновесие при закрытых глазах и вытянутых вперед руках. *Атаксия* характеризуется нарушением координации движений, походки и др. При атаксии ноги широко расставлены, движения избыточны, из-за которых больного как пьяного бросает из стороны в сторону.

Асинергия проявляется в нарушении взаимодействия между двигательными центрами различных мышц. При этом происходит как бы распад программы движения и целостное движение состоит не из одновременных содружественных актов, а распадается на ряд простых движений выполняемых последовательно. Речь человека изменяется, разрывается на необычных слогах. Асинергия сочетается с *дисметрией*, или утратой соразмерности движения. При дисметрии наблюдается несоответствие между интенсивностью мышечного сокращения и задачей выполняемого движения, движения становятся размашистыми и неупорядоченными в пространстве.

Адиадохокинез характеризуется нарушением координации быстрых целенаправленных движений. При этом человек не способен выполнять быструю последовательность движений, например поочередное сгибание и разгибание пальцев. При нарушении функций мозжечка также наблюдается *дезэквилибрия*, т.е. потеря способности сохранять равновесие. При запрокидывании головы назад человек падает.

БрГУ имени А.С.

Дизартрия характерна только для человека. Она проявляется в расстройстве речевой моторики. Речь становится медленной, невыразительной, монотонной.

Следует отметить, что у млекопитающих, перенесших травму мозжечка, спустя какое-то время наступает довольно эффективная компенсация его функций, что, по-видимому, обеспечивается высокой пластичностью систем регуляции движений.

Мозжечок участвует не только в регуляции движений, но и осуществляет контроль над вегетативными функциями, оказывая облегчающее или угнетающее влияние на деятельность сердечно-сосудистой, дыхательной, пищеварительной систем, на терморегуляцию. Мозжечок согласовывает величину артериального давления и дыхания в соответствии с интенсивностью движений, а также оказывает влияние на перистальтику кишечника. Он оценивает состояние внутренних органов и деятельность мышц и приспосабливает их к интересам всего организма. Влияния мозжечка осуществляются, по-видимому, благодаря его связям с ретикулярной формацией и гипоталамусом. Деятельность мозжечка протекает в непосредственной связи с корой больших полушарий и под ее контролем.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие функции осуществляет спинной мозг? В чем суть закона Белла – Мажанди?
2. Какова роль альфа- и гамма-мотонейронов спинного мозга?
3. В чем значение сухожильных рефлексов, осуществляемых с участием спинного мозга?
4. Дайте характеристику двигательным рефлексам спинного мозга.
5. Какие рефлекторные вегетативные центры находятся в продолговатом мозге и мосту?
6. Охарактеризуйте рефлексы продолговатого мозга и моста, направленные на поддержание позы тела.
7. Перечислите основные функции бугров четверохолмия среднего мозга?
8. Какую роль выполняют черная субстанция и красные ядра?
9. Какое влияние оказывает мозжечок на двигательные и вегетативные функции?
10. Какие двигательные расстройства наблюдаются при нарушении функций мозжечка?

БрГУ имени А. С. Пушкина

Лекция 6. Функции ретикулярной формации, промежуточного мозга и лимбической системы

План лекции:

1. Ретикулярная формация ствола мозга.
2. Функции промежуточного мозга.
3. Лимбическая система.

Основные термины на туркменском языке

1. Агрессивно-оборонительный – agressiw-goranma
2. Аденогипофиз – adenogipofiz
3. Ассоциативный – assosiatiw
4. Бледное ядро – solgun ýadro
5. Бодрствование – uklaman çykma; uklaman geçirme
6. Болевое ощущение – agyry duýma; agyry duýgusy
7. Вазопрессин – wasopressin
8. Вентромедиальное ядро – wentromedian ýadro
9. Вживленный электрод (вставной электрод в живое тело) – implanted elektrod (janly bedene oturdylan elektrod)
10. Висцеральный, внутренностный (расположен внутри организма) – wiskeral (organizimiň içinde ýerleşen)
11. Внутренняя среда организма – bedeniň içki gurşawy
12. Восприятие – duýgurlyk; syzyjylyk
13. Вышележащий – ýokarda ýatmakan
14. Вязкость крови – gan şepbeşikligi
15. Гигантоклеточное ядро (содержимое ядра – гигантские клетки) – (maňyzleri içindäki zatlar – äpet kletkalary**)**
16. Гипертермия – gipertermiýa
17. Гипертонус – gipertonus
18. Гипоталамо-аденогипофизарная система – hypothalamo-adenogipofiz ulgamy
19. Гипоталамо-нейрогипофизарная система – hypothalamo-neýrogipofiz ulgamy
20. Гипотермия – gipotermiýa
21. Гипофиз – gipofiz
22. Гиппокамп – hippokampus
23. Гнев – gahar; gazap
24. Гомеостаз (относительное постоянство внутренней среды) – homeostasis (içerki gurşawyň otnositel üýtgemezligi)
25. Гормон – gormon
26. Гранула – däpe; düwür; owuntyk; ownujak bölek

БрГУ имени А.С. Пушкина

27. Гримаса лица – ýüz-gözüňi oýnatmaklyk
28. Десинхронизация (устранение синхронизации) – (sinhronlama ýok etme)
29. Доминирующий – esas bolýan; agdyklyk edýän; agalyk edýän
30. Дорсомедиальное ядро – dorsomedian ýadro
31. Иерархический – iýerarhik; iýerarhiýa; köpbasgançakly
32. Интегратор – integrator
33. Интероцептивный (воспринимающий внутреннее раздражение) – interoceptiwe (içerki gyjyndyrmany kabul etmek)
34. Железистый – mäzli
35. Замкнутый круг – goşunt guzyz tegelek
36. Зрение – görüş
37. Кайма – gaýma; gyra gaýmasy
38. Капиллярная сеть – kapillýar çyzmygy
39. Кишечник – içege
40. Кодирование – kodlama
41. Конечность – uçluk; ahyny
42. Конечный мозг – ahyrky beyni
43. Консолидация – konsolidirlenme; jebislenme
44. Кортикоталамический путь – beýniniň gabygy-thalamus ýoly
45. Край – gyra
46. Кровеносные сосуды – gan aýlanyş damarlary
47. Кровеносные капилляры – gan kapillýarlary
48. Кровоток (течение крови) – ganama (gan akyş)
49. Либерин – liberin
50. Лимбическая система – limbik ulgamy
51. Маскообразный (иметь вид маски) – maska görnüşli (maska şekilli bolmak)
52. Микроэлектрод – mikroelektrod
53. Мимический – mimiki
54. Миндалевидное тело – badam görnüşli endam
55. Многочисленные связи – köp sanly arabaglanyşyk
56. Морфиноподобный (подобный морфину) – (hili morfiý)
57. Мотивационная (побудительная) деятельность – delillendiriji (mejbur ediji) hereket
58. Моторный – hereketlendiriji, motor
59. Нейрогипофиз – neýrogipofiz
60. Нейрогормон – neýrogormon
61. Нейрогуморальный – neýrogormonalnyý
62. Нейрон-датчик – neýron-datçik
63. Нейросекреция – neýrosekresiýa
64. Нейрохирургическая операция – neýrohirurgiýa operasiýa

БрГУ имени А. С. Пушкина

65. Неспецифический – ýok spesifik
66. Немигающий – dykgatly
67. Нижележащий – aşakda ýatan
68. Обезьяна – maýmyn; bijin
69. Обонятельная луковица – duýuş düýp
70. Обонятельный – alyş; duýgy
71. Окислительный процесс – okislenme prosesi
72. Окситоцин – oksitosin
73. Осциллятор (вызывает колебание) – oscillator (yrgyldamalary çagyrmak)
74. Перекодирование (видоизменить кодирование) – (kodlama görnüşini üýtgetmek)
75. Пищедобывательная реакция (реакция добывания пищи) – nahar gazanma reaksiýa
76. Паравентрикулярное ядро – parawentrikular ýadro
77. Парагиппокампова извилина (мозга) – parahippokampus beýniniň egri-bugry gasynlary
78. Пирамидный – piramida görnüşli
79. Плач – aglama
80. Подкорковые узлы – podkorka çiginleri
81. Полипептид – polypeptide
82. Полосатое тело – zolakly jisim
83. Посттетаническая потенциация – posttetaniform potentsial
84. Поясная извилина (мозга) – bil beýniniň egri-bugry gasynlary
85. Пролактин – prolaktin
86. Психоэмоциональный – psihijoşgunly
87. Расширение зрачка – görejiň giňelmegi
88. Реакция вовлечения – çekme reaksiýa
89. Ретикулярная формация – çyzmyk formasiýa
90. Сексуальный – jyns; jynsy
91. Сенсомоторный – sensomotor
92. Сенсорный (чувствительный) – sensory (duýgur)
93. Сердцебиение – ýürek urmasy; ýürek tarsyldamasy
94. Скорлупа – gabyk
95. Слух – eşidiş; eşidiş ukyby
96. Смех – gülki
97. Сознание – huş
98. Соматический – beden
99. Соматотропный гормон (гормон роста) – somatotropin gormon (gormonyň boý alyşy)
100. Сон – uky
101. Статин (ингибитор) – statin (inhibitor)

БрГУ имени А. С. Пушкина

102.Страх – gorky
103.Ступенчатый – basgançakly
104.Сужение зрачка – görejiň daralmasy
105.Супраоптическое ядро – supraoptik ýadro
106.Теплокровный – ýylyganly
107.Теплоотдача – ýylylyk beriş
108.Теплопродукция – ýylylyk önümi
109.Терминаль (окончание аксона, длинного отростка) – terminal (ýüpüň aksona, uzyn ösüntgi)
110.Термодетектор – ýylylyk bilen detektor
111.Термочувствительный – ýylylyga duýgur
112.Толчкообразное движение (движение толчками) – (itergili hereket)
113.Урежение (делаться менее часто) – (aram aram bolmak)
114.Фармакологический – farmakologik; farmakologiýa degişli
115.Хвостатое ядро – guýrukly ýadro
116.Холоднокровный – sowukganly
117.Циркуляция (реверберация) – aýlanma; aýlanyş; dolanma; dolanyş (rewerberaňiýa; ýaň)
118.Цитоархитектонический (строение, взаимное расположение клеток) – cyto-architectune (gurluş, kletkalaryň özara ýerleşişi)
119.Червеобразный – gurçuga meňzeş; gurçukpisint
120.Шипик (маленький шип) – tikenjik (kiçijik tiken)
121.Экстероцептивный (воспринимающий внешнее раздражение) – eksteroseptiwe (daşky gyjyndyrmanykabul etmek)
122.Электронномикроскопический – elektronmikroskopik
123.Эмоциональное напряжение – duýgurlugyň güýjelmesi
124.Эндокринный – endokrin
125.Ярость (сильный гнев) – gazap (güýçlyk gazap)

1. Ретикулярная формация ствола мозга

Ретикулярная формация начинается в срединной части верхних шейных сегментов спинного мозга и продолжается в центральных отделах продолговатого мозга, моста, среднего и промежуточного мозга. Она представляет собой скопления нейронов (ядра) с многочисленными сильно ветвящимися отростками, идущими в разных направлениях и образующими густую сеть. Аксоны ветвятся больше, чем дендриты, и образуют ветви, идущие как в восходящем, так и в нисходящем направлении. В структурах ретикулярной формации обнаружены адренергические, дофаминергические, холинергические нейроны, между которыми образуется очень много синапсов. От всех поступающих в таламус, а затем в кору больших полушарий афферентных путей отходят многочисленные коллатерали к рети-

БрГУ имени А.С. Пушкина

кулярной формации, чем и обеспечивается ее восходящая активирующая деятельность. Ретикулярная формация также получает импульсы из мозжечка, подкорковых ядер, лимбической системы, которые обеспечивают эмоционально-адаптивные поведенческие реакции, мотивационные формы поведения.

В ретикулярной формации человека выделяют 48 ядер. Наиболее крупным является гигантоклеточное ядро, которое содержит гигантские нейроны, отсутствующие в других ядрах. Важным свойством нейронов ретикулярной формации является их высокая химическая чувствительность к различным гуморальным факторам (адреналину, CO_2) и фармакологическим веществам, особенно к анестезирующим препаратам и так называемым успокаивающим средствам.

В ретикулярной формации продолговатого мозга располагаются жизненно важные центры регуляции дыхания, сердечно-сосудистой системы, деятельности пищеварительного тракта, центры рефлекторных актов, связанных с вестибулярными и слуховыми нервами.

Установлено, что ретикулярная формация по восходящим нервным путям оказывает *возбуждающее влияние на кору больших полушарий*, а по нисходящим путям – возбуждающее или тормозящее действие на деятельность спинного мозга (рис. 28). Ретикулоспинальные влияния играют важную роль в координации простых и сложных движений, в реализации влияний психической сферы на осуществление сложной двигательной поведенческой деятельности человека.

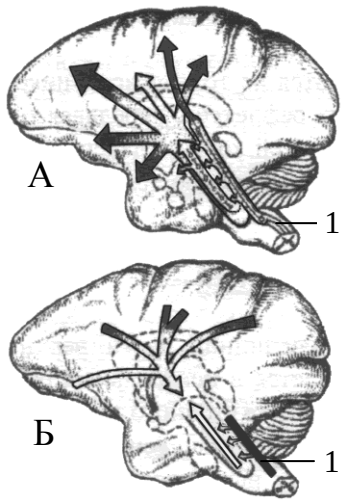

Рис. 28. Схема связи ретикулярной формации с корой больших полушарий:
А – схема восходящих путей к коре; *Б* – схема нисходящих путей коры к ретикулярной формации; *1* – специфические афферентные пути к коре, отдающие коллатерали к ретикулярной формации

Было обнаружено, что электрическое раздражение гигантоклеточного ядра ретикулярной формации вызывает неспецифическое торможение сгибательных и разгибательных рефлексов, осуществляемых мотонейронами спинного мозга. Влияние ретикулярной формации на мышечный тонус передается по двум ретикулоспинальным путям: быстропроводящему и медленнопроводящему. Импульсы, поступающие по этим путям, повышают активность гамма-мотонейронов спинного мозга, что в свою очередь возбуждает альфа-мотонейроны, и мышечный тонус увеличивается.

Ретикулярная формация может выступать не только в роли регулятора возбудимости мотонейронов спинного мозга, но и принимать уча-

БрГУ имени А.С. Пушкина

стие в процессах, связанных с поддержанием позы и организацией целенаправленных движений.

Активность самой ретикулярной формации поддерживается непрерывным поступлением импульсов, идущих от различных органов чувств и периферических рецепторов. Важная роль в поддержании ее активности принадлежит гуморальным факторам, по отношению к которым она обладает высокой чувствительностью.

Благодаря работам Х. Мегуна и Дж. Моруцци были открыты восходящие, активирующие влияния ретикулярной формации на кору больших полушарий (рис. 28, А). Обнаружено, что ретикулярная формация участвует в *регуляции сна и бодрствования.* Раздражение и возбуждение ее с помощью вживленных в мозг электродов вызывает пробуждение у спящих животных. Эта поведенческая реакция пробуждения сопровождается учащением ритма электроэнцефалограммы (ЭЭГ) в обширных областях коры больших полушарий. У бодрствующего животного подобное раздражение повышало уровень корковой активности, усиливало внимание к внешним сигналам и улучшало их восприятие. Десинхронизация ЭЭГ (рис. 29) является проявлением активирующего действия ретикулярной формации, регистрируемого в различных зонах коры больших полушарий и оказывающего генерализованное влияние. Разрушение восходящих путей от ретикулярной формации приводит к глубокому сну у бодрствовавших животных и уменьшению частоты колебаний электроэнцефалограммы.

Ретикулярная формация может оказывать и тормозное влияние на кору больших полушарий, которое изучено значительно хуже. Оно имеет место в случае длительной и монотонной работы. Например, в производственных условиях при работе на конвейере или в спорте при прохождении длинных и сверхдлинных дистанций.

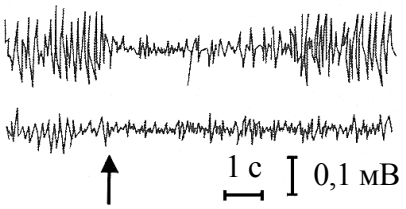

Рис. 29. Десинхронизация ЭЭГ при раздражении ретикулярной формации:
Стрелкой показано начало раздражения

В электрических проявлениях деятельности мозга активирующие влияния ретикулярной формации проявляются в виде возникновения частой асинхронной активности (десинхронизация), а тормозящие влияния – в виде медленных ритмичных колебаний (синхронизация).

Большинство нейронов ретикулярной формации являются *полисенсорными,* т.е. отвечают на различные раздражения: световые, звуковые, тактильные и т.д. Эти нейроны имеют обширные рецептивные поля, большой латентный период и слабую воспроизводимость реакции, что сильно отличает их от нейронов специфических ядер. В связи с этим нейроны ре-

БрГУ имени А.С. Пушкина

тикулярной формации относят к *неспецифическим.* Точно также восходящие пути ретикулярной формации называют неспецифическими, т.к. они направлены к обширным областям коры больших полушарий в отличие от специфических проекционных путей от органов чувств, идущих в конкретные зоны коры.

Ретикулярной формации принадлежит важная роль в механизмах формирования условнорефлекторных реакций организма. Она *повышает активность вегетативных нервных центров*, функционируя совместно с симпатическим отделом вегетативной нервной системы. Введение адреналина повышает тонус ретикулярной формации, в результате чего усиливается ее активирующее влияние на кору больших полушарий. Адреналин, выделяемый мозговым веществом надпочечников при эмоциях, действуя на ретикулярную формацию, увеличивает и удлиняет эффекты возбуждения симпатической нервной системы.

Благодаря наличию кольцевых связей в ретикулярной формации происходит *взаимодействие афферентных и эфферентных импульсов*, возможна их продолжительная циркуляция по кругу. Вследствие этого поддерживается определенный уровень возбуждения самой ретикулярной формации, а она в свою очередь поддерживает тонус и готовность к деятельности различных отделов центральной нервной системы. Активность ретикулярной формации находится под регулирующим влиянием коры больших полушарий (рис. 28, Б).

2. Функции промежуточного мозга

Промежуточный мозг расположен выше среднего мозга под мозолистым телом и сверху полностью покрыт большими полушариями. Промежуточный мозг и большие полушария часто объединяют под названием *передний мозг*. В промежуточном мозге различают парные зрительные бугры, или таламус, подбугорную область, или гипоталамус, забугорную область, или коленчатые тела, и надбугорную область. Внутри промежуточного мозга имеется полость – третий желудочек, имеющий вид вертикальной щели и сообщающийся сверху с боковыми желудочками больших полушарий, а снизу переходящий в водопровод мозга.

Надбугорная область относительно мала. В ней расположена железа внутренней секреции – *эпифиз.*

Забугорную область, или *латеральное* и *медиальное коленчатые тела*, по функциональному значению часто объединяют со специфическими ядрами таламуса. Латеральное коленчатое тело является специфическим ядром зрительной системы, имеющим прямые связи со зрительными проекционными зонами, находящимися в затылочной доле коры больших полушарий. Нейроны этого ядра принимают участие в анализе освещенно-

БрГУ имени А.С. Пушкина

сти, контраста, яркости, цвета и другой информации, поступающей от рецепторов зрительного анализатора.

В медиальное коленчатое тело идут через нижние бугры четверохолмия восходящие пути, проводящие импульсы от рецепторов слухового анализатора. Это тело является специфическим ядром слуховой системы, принимающим участие в анализе и передаче акустической информации. От нейронов медиального коленчатого тела начинается тракт, направляющийся в слуховые проекционные зоны, расположенные в височной доле коры больших полушарий.

Наиболее важными функциональными образованиями промежуточного мозга являются таламус и гипоталамус.

Функции таламуса. Таламус имеет форму двух крупных эллипсоидных тел, по бокам срастающихся с большими полушариями. Серое вещество в таламусе сгруппировано в *ядра*, которые расположены главным образом в области боковой стенки III-го желудочка. Всего в таламусе выделяют до 40 парных ядер. По функциональному значению ядра подразделяют на *специфические, неспецифические, ассоциативные* и *моторные.*

Специфические ядра таламуса часто подразделяют на *сенсорные* и *несенсорные*. На нейронах сенсорных специфических ядер заканчиваются волокна различных восходящих путей. В специфических, или проекционных, ядрах таламуса происходит синаптическая передача импульсов, поступивших от всех рецепторов тела, за исключением обонятельных, на нейроны, по аксонам которых импульсы направляются в соответствующие участки коры больших полушарий. Тот факт, что афферентные сигналы на пути к коре переключаются на нейронах таламуса, имеет большое значение. Тормозные влияния, приходящие в таламус из коры больших полушарий, других образований и соседних таламических ядер, позволяют подавить слабые второстепенные возбуждения и обеспечить лучшую передачу в кору наиболее важной информации.

На нейронах несенсорных специфических ядер происходит синаптическая передача информации, поступающей в таламус из разных отделов головного мозга.

Специфические ядра на пути от рецепторов к коре больших полушарий являются как бы передаточной станцией и одновременно фильтром, пропускающим к коре только наиболее важную информацию и тормозящим второстепенную. В них также происходит перекодирование и обработка информации. Нейроны специфических ядер посылают по направлению к коре аксоны, почти не имеющие боковых ответвлений. При одиночном раздражении каких-либо специфических ядер возникает возбуждение в строго определенных точках коры, а при их повреждении пропадает определенный вид чувствительности. При поражении одних ядер у че-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ловека возникают мучительные боли, а при поражении других наблюдается выключение болевых ощущений.

Неспецифические ядра таламуса имеют многочисленные нервные связи с ретикулярной формацией, мозжечком, со специфическими и ассоциативными ядрами таламуса, подкорковыми узлами и со всеми областями коры больших полушарий. Нейроны неспецифических ядер посылают к коре аксоны, дающие множество боковых ответвлений. По ним сначала сигналы передаются в подкорковые структуры, от которых импульсы поступают параллельно в разные отделы коры. Через неспецифические ядра в кору передаются возбуждающие влияния от ретикулярной формации, в результате чего активность коры повышается. При раздражении неспецифических ядер возбуждение возникает и распространяется почти на все области коры. Реакция в коре возникает с большим скрытым периодом и значительно усиливается при повторении. Нейроны коры больших полушарий вовлекаются в процесс активности постепенно, что получило название *реакции вовлечения* (рис. 30).

Благодаря обширным связям неспецифические ядра таламуса выступают в роли интегрирующего посредника между стволом мозга и мозжечком с одной стороны, и корой больших полушарий, подкорковыми узлами и лимбической системой с другой стороны, объединяя их в единый функциональный комплекс. Неспецифические ядра таламуса осуществляют контроль ритмической активности коры больших полушарий. Повреждения неспецифических ядер таламуса у людей при нейрохирургических операциях приводят к нарушениям сознания. Это свидетельствует о том, что импульсы, поступающие от неспецифических ядер, поддерживают уровень возбудимости корковых нейронов, необходимый для сохранения сознания. Разрушение неспецифических ядер не вызывает грубых расстройств эмоций, восприятия, сна и бодрствования, образования условных рефлексов, а нарушает только тонкое регулирование поведения.

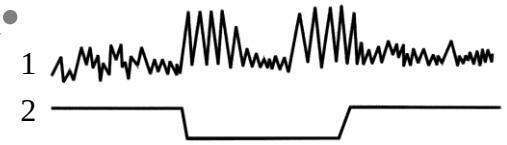

Рис. 30. Реакция «вовлечения» при раздражении ядер таламуса:
1 – ЭЭГ соматосенсорной зоны коры;
2 – отметка раздражения

Кора больших полушарий, в свою очередь, может оказывать тормозные и возбуждающие влияния на специфические и неспецифические ядра таламуса. Эти влияния распространяются на специфические ядра по прямым кортикоталамическим путям, а на неспецифические ядра через ретикулярную формацию. Например, раздражение сенсомоторной зоны коры угнетает на длительное время возникновение реакции вовлечения. Это свидетельствует о наличии между таламусом и корой больших полушарий

БрГУ имени А. С. Пушкина

двусторонних циклических связей, которые играют важную роль в интегративной деятельности мозга, в регуляции таких физиологически важных состояний, как сохранение сознания, смена сна и бодрствования.

Ассоциативные ядра таламуса не относятся к какой-либо одной сенсорной системе и получают афферентные импульсы только от специфических (проекционных) ядер. Через ассоциативные ядра таламус связан с ассоциативными областями коры. Кора больших полушарий посылает к ассоциативным ядрам нервные волокна, регулирующие их активность. Главной функцией этих ядер является интеграция деятельности, как таламических ядер, так и ассоциативных зон коры больших полушарий головного мозга.

Моторные ядра таламуса связаны с мозжечком, подкорковыми узлами, моторной зоной коры больших полушарий и участвуют в регуляции движений.

Благодаря обширным связям таламус играет важнейшую роль в жизнедеятельности организма. Импульсы, идущие от зрительных бугров в кору, изменяют состояние корковых нейронов и регулируют ритм корковой активности. Когда импульсы поступают в кору пачками, то они тормозят ее, вызывая уменьшение активности, преобладание альфа-ритма на электроэнцефалограмме (реакция синхронизации). Если от таламуса поступают одиночные импульсы, то кора испытывает активирующее воздействие, что проявляется на электроэнцефалограмме в смене альфа-ритма на более быстрый бета-ритм (реакция десинхронизации).

Предполагают, что в срединной части таламуса имеется ритмический осциллятор (генеральный пейсмекер), посылающий регулярные импульсы, которые оказывают синхронизирующее влияние на обширные области коры и приводят к возникновению в коре медленных волн электрической активности.

Между корой и таламусом существуют кольцевые кортико-таламические взаимосвязи, лежащие в основе образования условных рефлексов. С непосредственным участием зрительных бугров происходит формирование эмоций человека (смеха, плача), сложных психических рефлексов. Таламусу принадлежит большая роль в возникновении ощущений, в частности ощущения боли. Тесная связь таламуса с подкорковыми узлами обусловливает его участие в психоэмоциональной и мотивационной деятельности, в формировании чувственного компонента автоматических движений.

При повреждении зрительных бугров у человека наблюдается полная потеря чувствительности или ее снижение на противоположной стороне, отсутствуют сокращения мимических мышц, которые сопровождают эмоции. Также могут возникать расстройства сна, понижение слуха, зрения.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Функции гипоталамуса. Гипоталамус расположен под таламусом и кпереди от ножек мозга. Вес его у взрослого человека составляет всего 5 г. Он включает в себя такие анатомические структуры, как зрительный перекрест, серый бугор, воронку и сосцевидные тела (рис. 31). Гипоталамус имеет тесные нервные и сосудистые связи с рядом расположенной эндокринной железой – гипофизом, а также многочисленные нервные связи со всеми отделами ЦНС. Гипоталамус играет важную роль в поддержании постоянства внутренней среды организма, обеспечении интеграции функций соматической, вегетативной и эндокринной систем, а также в организации инстинктивного поведения. Примитивные типы мотиваций поведения (голод, жажда, сон, половое влечение) формируются при участии гипоталамуса. Гипоталамус ответственен за согласованную работу управляющих систем, обеспечивая единство соматических и вегетативных процессов в организме.

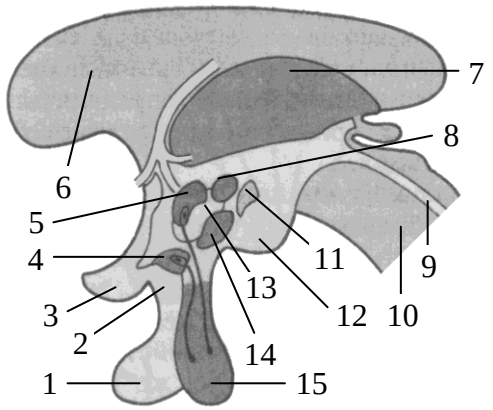

Рис. 31. Расположение основных ядер гипоталамуса:
1 – аденогипофиз; *2* – воронка; *3* – зрительный перекрест; *4* – супраоптическое ядро; *5* – паравентрикулярное ядро; *6* – мозолистое тело; *7* – таламус; *8* – дорсомедиальное ядро; *9* – водопровод мозга; *10* – средний мозг; *11* – заднее ядро; *12* – сосцевидное тело; *13* – латеральное ядро; *14* – вентромедиальное ядро; *15* – нейрогипофиз

Кровеносные сосуды гипоталамуса обладают высокой проницаемостью для различных веществ, в том числе и для достаточно крупных полипептидов. Это обусловливает высокую чувствительность гипоталамуса к изменениям состава внутренней среды организма и способность реагировать на колебания концентрации веществ в крови. По сравнению с другими структурами головного мозга гипоталамус обладает наиболее густой капиллярной сетью и самым высоким уровнем местного кровотока.

В гипоталамусе насчитывается более 30 пар ядер, которые на основе цитоархитектонического строения подразделяют на три не резко разграниченные группы: *переднюю, среднюю* и *заднюю*.

С функциональной точки зрения ядра гипоталамуса делят на 5 групп: *преоптическую, переднюю, среднюю, наружную* и *заднюю*. Ядра гипоталамуса тесно связаны многочисленными нервными путями между собой, а также с выше- и нижележащими отделами ЦНС. Как правило, важнейшие функции гипоталамуса выполняются несколькими ядрами, в связи с чем их и объединяют в функциональные группы или области или зоны.

БГУ имени С. Есенина

В ядрах гипоталамуса расположены *высшие центры вегетативной нервной системы*. В ядрах преоптической и передней группы расположены главным образом центры парасимпатического отдела. Раздражение этих ядер сопровождается признаками активации парасимпатической нервной системы: снижением артериального давления, урежением сердцебиений, сужением зрачков, увеличением перистальтики желудка и кишечника, усилением секреции пищеварительных желез и др. Эту область гипоталамуса швейцарский физиолог В. Гесс назвал трофотропной. Она обеспечивает процессы отдыха, восстановления и накопления энергетических ресурсов организма.

В ядрах задней группы расположены преимущественно центры симпатического отдела вегетативной нервной системы. Раздражение этих ядер вызывало реакции, характерные для симпатической нервной системы: повышение артериального давления, увеличение силы и частоты сердцебиений, расширение зрачков, торможение деятельности желудочно-кишечного тракта и др. Заднюю группу ядер В. Гесс назвал эрготропной зоной, обеспечивающей мобилизацию и расходование энергетических ресурсов для активной деятельности организма.

Дальнейшие исследования показали, что трофотропные и эрготропные зоны находятся не только, соответственно, в переднем и заднем гипоталамусе, но также встречаются во всех его отделах и на отдельных участках перекрывают друг друга.

В ядрах средней группы находятся центры, регулирующие обмен веществ и пищедобывательные поведенческие реакции. Также в этих ядрах имеются своеобразные нейроны-датчики, реагирующие на различные изменения внутренней среды организма: температуру и вязкость крови, концентрацию различных веществ в крови, содержание в ней гормонов и др.

Гипоталамус является интегративным центром регуляции температуры тела. Перерезка мозга у кошки ниже гипоталамуса нарушает терморегуляцию и превращает теплокровное животное в холоднокровное. Терморегуляцию осуществляют два гипоталамических центра: теплопродукции и теплоотдачи. В этих центрах обнаружены *термочувствительные нейроны* (термодетекторы), способные генерировать потенциалы действия при изменении температуры гипоталамуса. Термодетекторов, реагирующих на тепло, примерно в 3 раза больше, чем реагирующих на холод. В центре теплоотдачи термодетекторов значительно больше, чем в центре теплопродукции.

Центр теплопродукции находится в заднем гипоталамусе. Его раздражение приводит к повышению температуры тела в результате усиления окислительных процессов, увеличению тонуса мышц и появлению мышечной дрожи, сужению сосудов кожи. Повреждение задней группы ядер

БрГУ имени А.С. Пушкина

гипоталамуса вызывает подавление образования тепла в организме и снижение температуры тела – *гипотермию*.

Центр теплоотдачи находится в преоптической и передней группах ядер гипоталамуса. Раздражение этих ядер приводит к увеличению теплоотдачи в результате расширения сосудов кожи, увеличения выделения и испарения пота, появления тепловой одышки. Разрушение преоптической и передней групп ядер сопровождается нарушением отдачи тепла и повышением температуры организма – *гипертермией.*

Одной из главнейших функций гипоталамуса является *регуляция деятельности гипофиза.* Клетки многих ядер гипоталамуса осуществляют нейросекрецию и могут трансформировать нервные влияния в эндокринные, вырабатывая биологически активные вещества. Большая часть этих веществ поступает в гипофиз. Благодаря связям гипоталамуса с гипофизом в виде гипоталамо-аденогипофизарной и гипоталамо-нейрогипофизарной систем создается единая *нейрогуморальная регуляция функций*.

В гипоталамусе и гипофизе обнаружены *энкефалины* и *эндорфины* – особая группа нейрогормонов, которые оказывают на нервные клетки морфиноподобное действие и, по-видимому, играют существенную роль в регуляции вегетативных процессов и поведения.

Участие гипоталамуса в регуляции поведения. Наиболее сложным проявлением интегративной функции гипоталамуса является объединение отдельных жизненно необходимых реакций организма в сложные комплексы, обеспечивающие биологически адекватное поведение. Важнейшими из них являются *пищевое поведение, питьевое поведение, оборонительное поведение* и *бегство*, *половое поведение*, регуляция *сна и бодрствования* и др. Все эти поведенческие комплексы направлены на обеспечение выживания особи и вида и включают в себя моторные, вегетативные и гормональные компоненты. Прямое участие гипоталамуса в осуществлении поведения доказывается электрическим раздражением его разных маленьких участков у животных, в результате чего наблюдаются разнообразные поведенческие реакции.

Возникающие в организме биологические потребности вызывают в определенных структурах гипоталамуса, а также лимбической системы и коры больших полушарий появление мотивационного возбуждения. В результате у человека возникает эмоционально окрашенное стремление к удовлетворению соответствующей потребности, что и осуществляется с помощью поведенческой реакции. В осуществлении даже биологических форм поведения, не говоря уже о социальных, гипоталамус обеспечивает только основополагающие механизмы. Эмоциональный компонент поведения проявляется благодаря лимбической системе, а социальные аспекты

БрГУ имени А.С. Пушкина

биологического поведения оцениваются лобными долями коры больших полушарий.

Медицинскими наблюдениями давно было обнаружено, что опухоли, кровоизлияния или воспаления в области гипоталамуса вызывают сильные отклонения пищевого поведения, как в сторону чрезмерного потребления пищи, так и отказа от нее. Электрофизиологические исследования на животных позволили обнаружить в гипоталамусе несколько зон, обусловливающих *пищевое поведение*. Так, при разрушении в гипоталамусе небольшого участка (латерального ядра), расположенного сбоку от вентромедиальных ядер, наблюдается полный отказ от пищи и воды, истощение и гибель животного (рис. 32, *а*). Эта зона была названа *«центром голода»*. Если же «центр голода» не разрушать, а возбуждать электрическим раздражением через вживленные электроды, то у животного возникает пищевое поведение, т.е. поиск и прием пищи. Предполагается, что нейроны центра насыщения по мере потребления пищи активируются и подавляют функции центра голода.

Разрушение вентромедиальных ядер гипоталамуса вызывает чрезмерное потребление пищи и ожирение (рис. 32, *б*). В этом случае наблюдаются все реакции, характерные для животного при поиске пищи. Оно начинает есть, даже если не голодно, и при этом пережевывает несъедобные предметы. Происходит обильное слюноотделение, повышенная перистальтика и усиленное кровоснабжение кишечника. Предполагают, что в этом участке гипоталамуса находится *«центр насыщения»,* регулирующий величину потребления пищи.

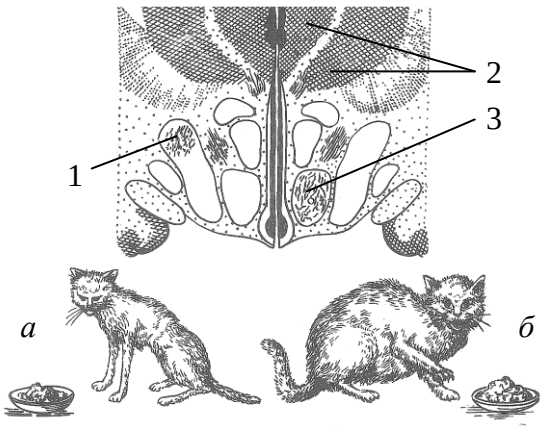

Рис. 32. Влияние повреждений участков гипоталамуса на пищевое поведение:
а – разрушение латерального ядра (вызывает потерю аппетита); *б* – разрушение вентромедиального ядра (вызывает ярость и чрезмерный аппетит); *1* – латеральное ядро; *2* – таламус; *3* – вентромедиальное ядро

Некоторые нейроны «центра голода» и «центра насыщения» имеют хеморецепторы к глюкозе, аминокислотам, жирным и органическим кислотам, а также к гормонам инсулину, адреналину и др. Поступление с кровью этих веществ влияет на активность его нейронов. В «центре голода» обнаружены нейроны, тормозящие свою импульсную активность при повышении концентрации глюкозы в крови. В «центре насыщения» выявлены нейроны, которые, наоборот, возбуждаются при повышении содержания глюкозы.

БрГУ имени А. Пушкина

Гипоталамус также участвует в регуляции приспособительных поведенческих реакций, направленных на *поддержание водного баланса* организма. В передней области гипоталамуса возле супраоптических ядер имеется зона («центр жажды»), где локализованы нейроны с осморецепторной функцией, т.е. обладающие способностью возбуждаться при увеличении осмотического давления крови, вызванного уменьшением воды в организме. Дефицит воды создает мощную мотивацию, направленную на его устранение, и появление чувства жажды. Разрушение «центра жажды» приводит к отказу от приема воды. На активность этого центра влияют импульсы от осморецепторов, расположенных в кровеносных сосудах и тканях, а также концентрация в крови гормона вазопрессина.

При локальном электрическом раздражении различных зон гипоталамуса у бодрствующих животных возникает *агрессивно-оборонительное поведение*. Вероятно, различные виды агрессивности, направленные на борьбу за жизнь, территорию, лидерство в группе и т.д., обеспечиваются разными группами нейронов гипоталамуса. Например, при таком раздражении кошка принимает угрожающую позу, оскаливает зубы, шипит и выпускает когти, делает попытки к нападению или бегству. У нее изменяются вегетативные реакции – учащается дыхание, поднимается шерсть на спине, расширяются зрачки, возрастает артериальное давление, кровоток в скелетных мышцах увеличивается, а в кишечнике уменьшается. Из мозгового вещества надпочечников в кровь выбрасываются адреналин и норадреналин, а из гипофиза – адренокортикотропный гормон, приводящий к увеличению выделения гормонов корковым веществом надпочечников. После перерезки ствола мозга ниже гипоталамуса агрессивное поведение исчезает.

После перерезки ствола мозга сразу выше гипоталамуса агрессивное поведение с реакциями ярости, моторными, вегетативными и гормональными компонентами возникает очень легко. Однако агрессивные реакции не направлены на какой-то объект и называются *ложной яростью*.

При раздражении некоторых боковых отделов гипоталамуса агрессивное поведение животного имеет четкую направленность против конкретного объекта и осуществляется без лишних движений и демонстрации устрашения.

В заднем отделе гипоталамуса обнаружены зоны, связанные с регуляцией *полового поведения*. В опытах на крысах с хронически вживленными в эти зоны электродами было установлено, что подопытные крысы довольно быстро обучались нажимать на рычаг (рис. 33), который включает электрическое раздражение их собственного гипоталамуса, вызывающее чувство полового удовольствия. Если животным предоставлялся свободный выбор, то голодные крысы гораздо чаще устремлялись к рычагу самостимуляции, чем к лежащей рядом пище, и нажимали на рычаг до 5000 за 1 час.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Работы, проведенные в условиях нейрохирургической клиники, показали, что раздражение аналогичных участков мозга у людей вызывало чувства радости, удовлетворения, сопровождавшиеся эротическими переживаниями. Материалы клинических наблюдений свидетельствуют о том, что гипоталамус регулирует правильную *периодичность функций, связанных с размножением*. Опухоли в области гипоталамуса могут вызывать быстрое половое созревание, нарушение менструального цикла, половую слабость и ряд других дисфункций.

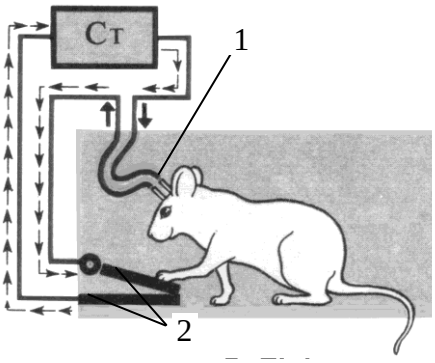

Рис. 33. Самораздражение: *1* – электроды, вживленные в гипоталамус; *2* – пластинки, замыкающие электрическую цепь; *Ст* – электростимулятор

Гипоталамус принимает участие в *чередовании состояний сна и бодрствования.* При электрическом раздражении некоторых зон среднего гипоталамуса бодрствующие животные засыпают, а при раздражении заднего гипоталамуса спящие животные просыпаются и поддерживаются в состоянии бодрствования. Известны случаи перехода людей в состояние летаргического сна при повреждении гипоталамуса.

3. Лимбическая система

Лимбическая система (от лат. limbus – край, кайма) – это совокупность ряда нервных образований головного мозга, расположенных на границе новой коры в виде кольца, отделяющего кору от ствола мозга (рис. 34). Лимбическая система – это *функциональное объединение* различных структур конечного, промежуточного и среднего мозга, обеспечивающее эмоционально-мотивационные компоненты поведения и интеграцию висцеральных функций организма. К основным корковым областям лимбической системы относятся гиппокамп, парагиппокампова извилина, крючок, поясная извилина, обонятельные луковицы. Из подкорковых ядер в лимбическую систему входит миндалевидное тело (миндалина, амигдала). Кроме того, в лимбическую систему в настоящее время включают ряд ядер таламуса, гипоталамуса, ретикулярную формацию среднего мозга.

Характерной особенностью лимбической системы является наличие хорошо выраженных *кольцевых нервных взаимосвязей*, объединяющих различные ее структуры. Эти связи дают возможность длительной циркуляции (реверберации) возбуждения, повышения проводимости синапсов и формирования памяти. Реверберация возбуждения создает условия для сохранения единого функционального состояния структур замкнутого круга и навязывания этого состояния другим структурам мозга.

БрГУ имени А.С.П.

Различают несколько лимбических кругов. Важнейшим является большой *гиппокампальный круг Папеца* (Papez J. W. 1937), играющий большую роль в формировании *эмоций, обучении* и *памяти.* Другой лимбический круг имеет важное значение в формировании агрессивно-оборонительных, пищевых и сексуальных реакций (рис. 35).

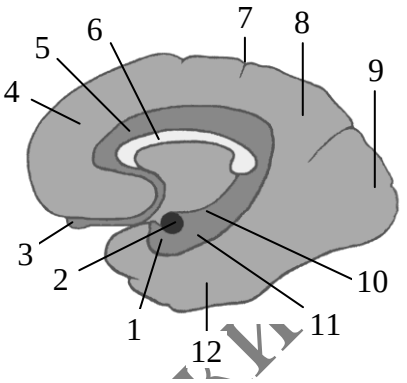

Рис. 34. Расположение лимбической системы (схема):
1 – крючок; 2 – миндалина; 3 – обонятельная луковица; 4 – лобная доля; 5 – поясная извилина; 6 – мозолистое тело; 7 – центральная борозда; 8 – теменная доля; 9 – затылочная доля; 10 – гиппокамп; 11 – парагиппокампова извилина; 12 – височная доля

Лимбическая система получает информацию о внешней и внутренней среде организма через различные области головного мозга, через гипоталамус от ретикулярной формации, а также практически от всех органов чувств. В структурах лимбической системы (в крючке) находится корковый отдел обонятельного анализатора. В связи с этим лимбическую систему ранее называли «обонятельным мозгом».

Лимбическая система обеспечивает взаимодействие экстероцептивных, поступивших из внешней среды, и интероцептивных воздействий. После сравнения и обработки поступившей информации лимбическая система посылает нервные импульсы к нижележащим нервным центрам и запускает вегетативные, соматические и поведенческие реакции, обеспечивающие *приспособление организма к внешней среде* и *поддержание гомеостаза*.

Приспособление организма к внешней среде осуществляется благодаря регуляции лимбической системой висцеральных функций, в связи с чем лимбическую систему иногда называют «висцеральным мозгом». Эта регуляция выполняется главным образом через деятельность гипоталамуса. При этом эффекты могут проявляться в виде, как активации, так и угнетения висцеральных функций: происходит повышение или понижение частоты сердечных сокращений, перистальтики и секреции желудка и кишечника, секреции различных гормонов аденогипофизом и др.

Важнейшей функцией лимбической системы является *формирование эмоций*, в которых отражается субъективное отношение человека к предметам окружающего мира и результатам собственной деятельности. Эмоции же тесно связаны с мотивациями, запускающими и реализующими поведение, направленное на удовлетворение возникающих потребностей.

В структуре эмоций выделяют собственно эмоциональные переживания и периферические, т.е. вегетативные и соматические, проявления. Структурой, ответственной преимущественно за вегетативные проявления

ГрГУ имени А.С. Пушкина

эмоций, является *гипоталамус*. Кроме гипоталамуса к структурам лимбической системы, наиболее тесно связанным с эмоциями, принадлежат *миндалевидное тело* и *поясная извилина*.

Электрическая стимуляция миндалевидного тела у человека вызывает чаще всего отрицательные эмоции – страх, гнев, ярость. Наряду с этим миндалевидное тело участвует в процессе выделения доминирующей эмоции, а также и мотивации, влияя таким образом на выбор поведения. Функции поясной извилины менее изучены. Предполагается, что поясная извилина, имеющая многочисленные связи, как с новой корой, так и с центрами ствола мозга, исполняет роль главного интегратора различных систем мозга, формирующих эмоции.

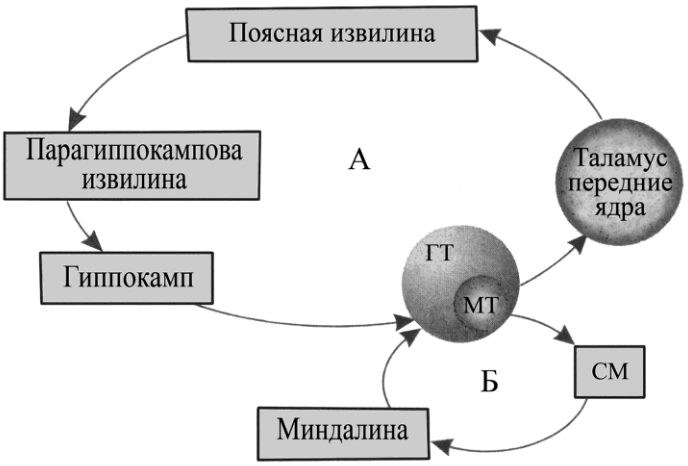

Рис. 35. Схема основных внутренних связей лимбической системы: А – круг Папеца; Б – круг через миндалину; ГТ и МТ – мамиллярные тела гипоталамуса; СМ – средний мозг

Еще одной важной функцией лимбической системы является ее участие в *процессах памяти* и *осуществлении обучения*. Эта функция преимущественно связана с большим гиппокампальным кругом Папеца. Главную роль в обеспечении памяти и обучения играют *гиппокамп* и связанные с ним задние зоны лобной коры. Они осуществляют *консолидацию памяти*, т.е. переход кратковременной памяти в долговременную. Повреждение гиппокампа у человека приводит к резкому нарушению усвоения новой информации, формирования промежуточной и долговременной памяти, образования навыков. Кроме того, утрачиваются старые навыки, затрудняется вспоминание ранее усвоенной информации.

Электрофизиологические исследования гиппокампа выявили две характерные особенности. Во-первых, в ответ на сенсорное раздражение, стимуляцию ретикулярной формации и задних ядер гипоталамуса в гиппокампе развивается синхронизация электрической активности в виде низкочастотного *тета-ритма* (θ-ритма) с частотой 4–7 Гц. Предполагается, что этот ритм является свидетельством участия гиппокампа в ориентировочных рефлексах, реакциях внимания, настороженности, развития эмоционального напряжения.

Второй электрофизиологической особенностью гиппокампа является его способность в ответ на стимуляцию отвечать длительной (в течение

БрГУ имени А.

часов, дней и даже недель) *посттетанической потенциацией*, которая приводит к облегчению синаптической передачи и является основой формирования памяти. Участие гиппокампа в процессах памяти подтверждается также электронномикроскопическими исследованиями. Установлено, что в процессе запоминания информации происходит увеличение числа шипиков на дендритах пирамидных нейронов гиппокампа, что свидетельствует о расширении синаптических связей.

Таким образом, лимбическая система участвует в регуляции вегетативно-висцерально-гормональных функций, направленных на обеспечение различных форм деятельности (пищевое и сексуальное поведение, процессы сохранения вида), в регуляции систем, обеспечивающих сон и бодрствование, внимание, эмоциональную сферу, процессы памяти, осуществляя соматовегетативную интеграцию.

Вопросы для самоконтроля

1. Какое влияние оказывает ретикулярная формация на вышележащие и нижележащие отделы ЦНС?
2. Почему нейроны ретикулярной формации относят к неспецифическим?
3. Укажите функциональное значение специфических ядер таламуса.
4. Что такое реакция «вовлечения»?
5. Где расположены высшие центры симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы?
6. Как участвует гипоталамус в регуляции температуры тела?
7. Каким образом гипоталамус регулирует деятельность гипофиза?
8. Как гипоталамус регулирует пищевое и питьевое поведение?
9. Что такое «ложная ярость»?
10. Раскройте участие лимбической системы в формировании эмоций.
11. Как лимбическая система участвует в процессах памяти и осуществлении обучения?

БрГУ имени А. С. Пушкина

Лекция 7. Кора больших полушарий головного мозга

План лекции:

1. Структурно-функциональная организация коры.
2. Функции коры больших полушарий.
3. Электрическая активность коры больших полушарий.

Основные термины на туркменском языке

1. Аккорд – akkord
2. Активация – aktiwleşdirme
3. Амплитуда – amplituda
4. Бессмысленный – manysyz; mazmunsyz
5. Бинокулярное зрение – iki gözüň bilen görüş
6. Бодрствование – uklaman çykma; uklaman geçirme
7. Веретеновидные (заостренные оба конца) клетки – (iki çünki ýiti) öýjüklar
8. Вероятностное прогнозирование – çaklaýyş ähtimallykly
9. Верхняя височная извилина – ýokarky çekge beýniniň egribugry gasynlary
10. Вестибулярный – westibulýar
11. Височная доля – çekge bölegi
12. Внимание – üns; dykgat
13. Волна ожидания – garaşma tolkuny
14. Вторичные поля – gaýtalanýan meýdan
15. Вторичная проекционная зона – gaýtadan proýeksiýa zonasy
16. Вызванный потенциал – çagyrylan potensial
17. Высокоамплитудный (имеет высокую амплитуду) – (beýik amplitudaly bolmak)
18. Давление – basyş
19. Двухфазный – ikilik fazaly
20. Динамический стереотип – dinamiki stereotip
21. Доминирующая мотивация – agdyklyk edýän esas
22. Закономерность – kanunylyk; kanunlylyk
23. Затылочная доля – ýeňse bölegi
24. Звёздчатые клетки – ýyldyz görnüşli öýjüklar
25. Зрительная зона – görüş zonasy
26. Зрительное слежение – görüşli gözegçilik etmek
27. Инстинктивный – instinktiw
28. Интеллект – akyl ýetiriş; aňlaýyş ukyby
29. Кисть руки – elleriň penje
30. Комиссуральное (спаечное) волокно – (sepleşiklyk) süýüm
31. Компетенция – kompetensiýa; belet meseläň; baş çykarýan zadyň

БрГУ имени А. С. Пушкина

32. Контрастный – kontrast; gapma-garşy; ters
33. Корковая глухота – gabyk kerligi
34. Корковая слепота – gabyk körlügi
35. Коррекция – düzetme
36. Кортиев орган, орган Корти (рецепторный аппарат для восприятия звука) – agza Korti (reseptorly apparaty duýgurlyk ses üçin)
37. Кортиколизация функций (кора контролирует все функции) – (ahli funksiýalary kontrollyk edýän beýni gabygy)
38. Лобная доля – maňlaý bölegi
39. Логическое мышление – logiki düşünje
40. Локализация функций – lokalizasiýa funksiýa
41. Многократное наложение – birnäçe gezek goýmak
42. Модальность – modallyk
43. Мозолистое тело – gabarçykly ten (çep we sag ýarym şarlary birleşdirýän süýümler)
44. Мотосенсорный – motosensorly
45. Навык – türgenlik; endik
46. Наркоз – narkoz; bihuş
47. Негативное колебание – ters yraňma
48. Нейроглия – nerwoglia
49. Обоняние – duýgy; ys alys
50. Обонятельные бугорки – ys duýuş depejiklar
51. Обратная нервная связь – gaýdyş nerw baglanyşygy
52. Олигофрен (умственно отсталый) – (akyl taýdan ösmedik)
53. Онемение конечностей – el-aýagyň guruşmagy
54. Онтогенетический – ontogenezlyk
55. Патоморфологический – patomorfologik
56. Первичная проекционная зона – ilkinji proýeksiýa zonasy
57. Первичные поля – başlangya meýdan
58. Позитивная волна – pozitiw tolkun
59. Покалывание – wagtal-wagtal sançma; agyrma
60. Полиморфный слой – polimorf gatlak
61. Потеря сознания – huşuňy ýitirme
62. Представительство мышц – myşsalaryň wekilçiligi
63. Прикосновение – ýanaşma
64. Причесывание – darama
65. Проекционный – proýeksiýa
66. Психические процессы – psihiki prosesler
67. Реакция десинхронизации (исчезновение синхронизации; альфа-ритм исчезает, бета-ритм появляется) – (sinhronlaşdyrma ýok bolma; alfa-ritm ýok bolmak, beta-ritm peýda bolmak

БрГУ имени А. С. Пушкина

68. Реакция настораживания (реакция насторожиться) – seresanlylyk reaksiýa
69. Речь – sözleýiş; gepleýiş
70. Рукопожатие – elleşmeklik; el gysyşmak
71. Сенсомоторная зона – sensomotorly zonasy
72. Сетчатка глаза – gözüň setçatkasy
73. Синхронизация – sinhronlaşdyrma
74. Синхронность – sinhronizm
75. Сонные веретена (чередования постепенного нарастания и снижения амплитуды волн) – (gezekleşip kem-kemden ösme hem ampletuda tolkunanyň aşaklamagy)
76. Спонтанная активность – öz-özünden bolýan işeňňirlik
77. Теменная доля – depe bölegi
78. Третичные поля – üçli meýdan
79. Улитка – ulitka
80. Условная негативная волна – şertli ters tolkun
81. Усреднение (находить среднее значение) – (tapmak ortaky ähmiýet)
82. Филогенетический – phylogenesislyk
83. Частота – ýygylyk; gürlük
84. Шпорная борозда – şporaly gasyn
85. Эмоция – emosiýa; duýgy; joşgun
86. Язык – dil

1. Структурно-функциональная организация коры

Кора больших полушарий является высшим отделом ЦНС, который в процессе филогенетического развития появляется позже всего и в ходе индивидуального (онтогенетического) развития вслед за другими отделами мозга. У рыб имеются только зачатки коры, у земноводных, рептилий и птиц размеры ее постепенно увеличиваются. Наибольшего развития кора достигает у млекопитающих и особенно у человека. В соответствии с историческим процессом развития кору больших полушарий подразделяют на *древнюю кору* (архикортекс), *старую кору* (палеокортекс) и *новую кору* (неокортекс). К древней относят участок коры, называемый обонятельными луковицами, в которые поступают нервные волокна от органов обоняния. Также в древнюю кору входят обонятельные проводящие пути, расположенные на нижней поверхности лобной доли, и обонятельные бугорки. Старая кора включает *поясную извилину* и *гиппокамп.* Все остальные области относятся к новой коре, которая у человека занимает 95,6 % всей площади коры.

Кора больших полушарий состоит из 10–18 млрд. нервных клеток, их отростков и нейроглии. Клетки нейроглии выполняют ряд важных

БрГУ имени А. С. Пушкина

функций: они являются опорной тканью, участвуют в обмене веществ головного мозга, регулируют кровоток внутри мозга, выполняют защитную функцию.

Нейроны коры по своим размерам, форме и функциям подразделяются на несколько групп. Одна группа состоит из разных по размерам *пирамидных клеток*. Они расположены перпендикулярно по отношению к поверхности коры и имеют тело треугольной формы. От тела пирамидного нейрона вверх отходит Т-образно ветвящийся дендрит, а вниз от основания нейрона отходит аксон, который либо направляется к другим зонам коры, либо покидает кору в составе нисходящих нервных путей. На разветвлениях дендрита находится огромное количество мелких выростов – шипиков, являющихся областями синаптических контактов. Пирамидные нейроны делятся на крупные и мелкие. От крупных начинаются эфферентные пути к подкорковым структурам и далее к мотонейронам спинного мозга. Мелкие пирамидные нейроны образуют ассоциативные пути к другим участкам коры.

Другую группу нейронов коры составляют более мелкие *звездчатые клетки* (клетки-зерна). Они имеют сильно ветвящиеся дендриты и аксоны, образующие внутрикорковые связи.

Третья группа нейронов коры представлена *веретеновидными клетками,* имеющими длинный аксон, который отходит от тела клетки или вертикально или горизонтально.

Аксоны, отходящие от нейронов коры, образуют три разновидности нервных волокон: 1) *проекционные волокна*, по которым нервные импульсы поступают к нижележащим структурам головного мозга и к спинному мозгу; 2) *ассоциативные волокна,* идущие к другим участкам коры того же полушария; 3) *комиссуральные волокна*, соединяющие области коры правого и левого полушария и образующие мозолистое тело.

Величина, строение и взаиморасположение нейронов неодинаково в различных участках коры и на разной ее глубине, что определяет архитектуру коры, или ее *цитоархитектонику.* В связи с тем, что тела и отростки нейронов расположены упорядоченно, на поперечном срезе коры выделяют 6 горизонтальных слоев (рис. 36). Первый слой – это самый наружный *молекулярный слой*, содержащий незначительное число тел нейронов. Он состоит из густого сплетения нервных волокон, расположенных параллельно поверхности корковых извилин. Основную массу этих волокон составляют дендриты пирамидных нейронов, тела которых расположены в нижележащих слоях.

Во втором слое, называемом *наружным зернистым*, находится множество мелких звездчатых нейронов. Встречаются в нем и малые пирамидные клетки.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Третий – самый широкий, *наружный пирамидный слой* содержит средней величины нейроны пирамидной формы.

Четвертый слой – *внутренний зернистый* – состоит из множества звездчатых клеток (клеток-зерен), обусловливающих его зернистую структуру.

Пятый слой – *внутренний пирамидный* – образован крупными пирамидными клетками, которые были открыты В.А. Бецем и впоследствии названы гигантскими клетками Беца. Аксоны этих нейронов образуют нисходящие нервные пути к подкорковым ядрам, продолговатому и спинному мозгу. По этим путям от корковых центров двигательной активности поступают импульсы, координирующие целенаправленные двигательные акты и позу тела.

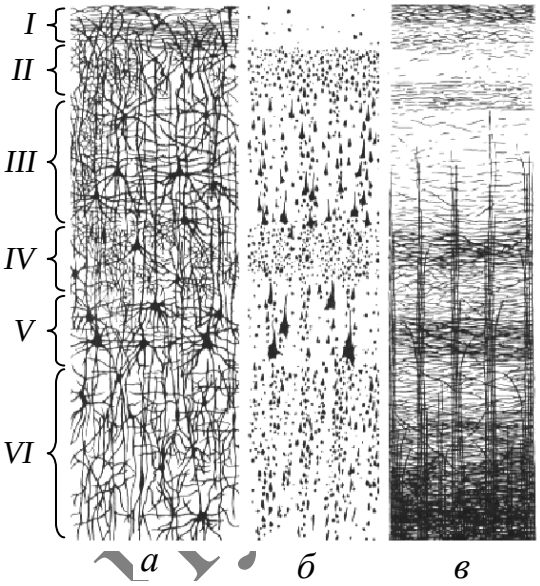

Рис. 36. Схема строения коры больших полушарий:

а – слои клеток; *б* – типы клеток; *в* – волокнистое строение; *I* – молекулярный слой; *II* – наружный зернистый слой; *III* – наружный пирамидный слой; *IV* – внутренний зернистый слой; *V* – внутренний пирамидный слой; *VI* – полиморфный слой

Шестой слой, называемый *полиморфным*, находится непосредственно над белым веществом больших полушарий. Он состоит из неодинаковых по величине клеток треугольной и веретенообразной формы. Аксоны этих нейронов формируют нисходящие пути к зрительным буграм промежуточного мозга.

Выраженность отдельных слоев в различных областях коры не одинакова. Учитывая эту особенность, К. Бродман по плотности расположения и форме нейронов разделил всю кору примерно на *52 цитоархитектонических поля*.

Впоследствии было установлено, что цитоархитектоническое разделение коры на поля в известной степени соответствует делению коры на зоны по функциональным и нейрохимическим особенностям. Цитоархитектонические поля, имеющие одинаковую функциональную специализацию, объединяют в области. Всего на карте коры больших полушарий человека выделяют *11 областей*.

При изучении функций коры больших полушарий современными микроэлектродными методами было установлено, что кора состоит из элементарных *функциональных единиц – колонок*, расположенных перпендикулярно поверхности коры (колончатая организация коры). Каждая колон-

БрГУ имени А

ка включает в себя несколько структурных единиц – *микромодулей,* состоящих из пирамидных, звездчатых и веретенообразных клеток, а также волокон, кровеносных сосудов и клеток нейроглии. Микромодуль имеет диаметр около 100–150 мкм и объединяет 5–6 гнездообразно расположенных нейронов. Чаще всего это вытянутые по вертикали пирамидные клетки, с которыми контактируют звездчатые нейроны. На звездчатых клетках образуют синапсы нервные волокна, идущие от таламуса.

Нейроны одной колонки отвечают на раздражитель только одной разновидности и являются элементарным блоком, где происходит локальная переработка информации от рецепторов. Обычно возбуждение одного из модулей сопровождается торможением соседних, что препятствует распространению возбуждения и, таким образом, усиливает контрастное различение контуров раздражения.

2. Функции коры больших полушарий

С появлением в процессе эволюции коры больших полушарий она начинает контролировать все процессы, протекающие в организме, а также всю деятельность человека, т.е. происходит *кортиколизация функций.* Кора больших полушарий выполняет следующие функции: 1) осуществляет высшую регуляцию всех двигательных и эмоционально-вегетативных реакций; 2) производит высший анализ и синтез всей информации, поступающей от рецепторов; 3) обеспечивает замыкательную функцию, т.е. образование новых условных рефлексов и их систем – динамических стереотипов; 4) благодаря памяти в коре накапливается огромный объем информации, что имеет большое значение для сохранения индивидуального опыта, используемого по мере необходимости; 5) за счет деятельности коры осуществляются высшие психические функции человека: мышление, сознание, речь, регуляция общественного поведения.

По выполнению функций обнаружена определенная специализация различных областей коры, т.е. выявлена *локализация функций* в коре больших полушарий (рис. 37). С этой точки зрения древнюю и старую кору выделили в особую систему конечного мозга, названную *обонятельным,* или *висцеральным, мозгом*, потому что эти области коры осуществляют функции, связанные с обонянием, управляют реакциями настораживания и внимания, принимают участие в регуляции вегетативных функций. Висцеральный мозг играет также важную роль в осуществлении *инстинктивного поведения* (пищевого, полового, оборонительного) и в *формировании эмоций.*

БрГУ имени А.С. Пушкина

Раздражение структур старой коры оказывает влияние на сердечно-сосудистую систему и дыхание. Повреждения в области старой коры могут вызвать гиперсексуальность, изменять эмоциональное поведение. Существует тесная связь структур старой коры с вегетативной нервной системой, с процессами, направленными на регуляцию внутренней среды организма. Эта деятельность старой коры протекает при участии гипоталамуса.

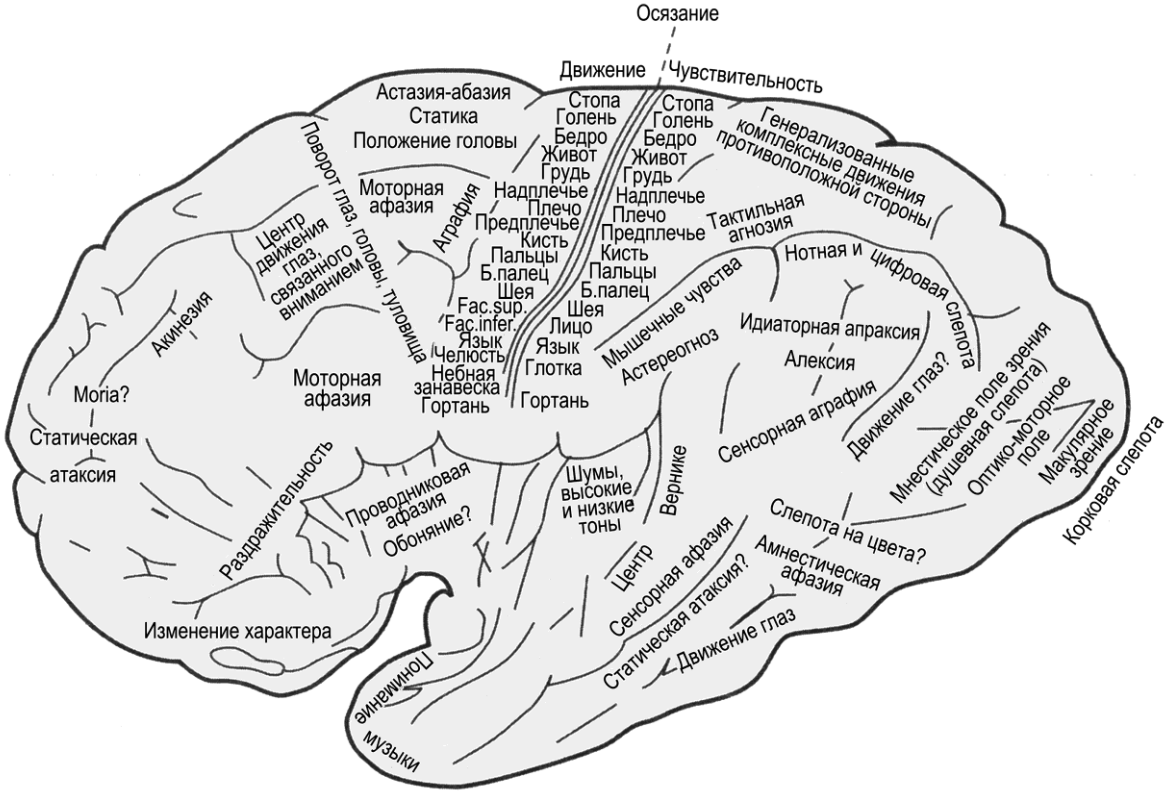

Рис. 37. Локализация функций в коре больших полушарий человека (по К. Экономо и Г. Коскинас)

Некоторые области старой коры, в частности гиппокамп, имеют важное значение в процессах памяти. У больных с нарушениями памяти при патоморфологических исследованиях часто обнаруживаются патологические изменения в гиппокампе.

Проекционные зоны коры. Использование методов удаления и электрофизиологического исследования новой коры позволило обнаружить в ней две группы полей, или зон: *проекционные,* которые в свою очередь подразделяются на первичные проекционные и вторичные проекционные, и *ассоциативные*. Первичные проекционные зоны (первичные поля) связаны с органами чувств и органами движения. Они являются центральными, или корковыми, отделами анализаторов (зрительная зона, слуховая зона и т.д.). Первичные зоны получают импульсы от одинаковых рецепторов (одной модальности), но не могут полностью обеспечить их ана-

лиз и интегративное восприятие. При разрушении первичных проекционных зон возникает так называемая корковая слепота, корковая глухота и т.д.

Рядом с первичными проекционными зонами расположены вторичные проекционные зоны (вторичные поля), которые связаны с органами тела через первичные зоны. Вторичные проекционные зоны служат для обобщения и дальнейшей обработки информации, поступающей от определенных рецепторов. Отдельные ощущения объединяются в них в комплексы, обусловливающие процессы восприятия. При разрушении вторичных проекционных полей человек видит предметы, но не узнает их, или слышит слова, но не понимает их значения.

В коре больших полушарий человека обнаружены следующие проекционные зоны: *мотосенсорные, сенсомоторные, зрительные, слуховая, вкусовая, обонятельная* и *вестибулярная,*

В 1870 г. Г. Фрич и Е. Гитциг обнаружили, что у собак и кошек электрическая стимуляция некоторых областей коры больших полушарий вызывает сокращение мышц противоположной стороны тела. Вскоре были определены границы *двигательной области* (моторной зоны) коры, которая у человека занимает переднюю центральную (прецентральную) извилину (рис. 38, А). В 30-е годы 20-го века У. Пенфилд, основываясь на результатах, полученных во время нейрохирургических операциях на человеке, выяснил точное представительство мышц тела и конечностей в передней центральной извилине. Слабое электрическое раздражение отдельных участков передней центральной извилины вызывало сокращение строго определенных мышц. В верхних частях этой извилины проецируется мускулатура ног, в средних – рук и большинства мышц туловища, в нижних – мышц лица и головы. Площадь участка коры в передней центральной извилине, связанного с какой-то мышцей, пропорциональна не размерам этой мышцы, а точности ее движений. Наибольшее пространство в двигательной области коры занимает представительство мышц лица, языка, кисти руки (рис. 38, А).

Впоследствии на медиальной поверхности полушария рядом с передней центральной извилиной была обнаружена еще одна *вторичная двигательная область*, при раздражении которой возникают сокращения мышц нижней части туловища. Обе двигательные области не только посылают импульсы к мышцам тела, но также получают информацию от кожных и мышечных рецепторов, т.е. имеют самостоятельные сенсорные входы. Поэтому они получили название *первичной и вторичной мотосенсорной зоны.* При повреждении этих зон наступают различные параличи (утрата движений) или парезы (ослабление движений).

Сенсорные импульсы от рецепторов кожи, мышц и внутренних органов поступают в заднюю центральную (постцентральную) извилину, яв-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ляющуюся *первичной соматосенсорной зоной* (областью). На границе пересечения центральной борозды с верхним краем височной доли в глубине боковой борозды, отделяющей височную долю от теменной и лобной, обнаружена *вторичная соматосенсорная зона*, которая имеет значительно меньшую площадь, чем первая. Как и в мотосенсорных зонах, в соматосенсорных зонах наибольшую площадь занимает представительство мышц лица, языка и кисти руки (рис. 38, Б).

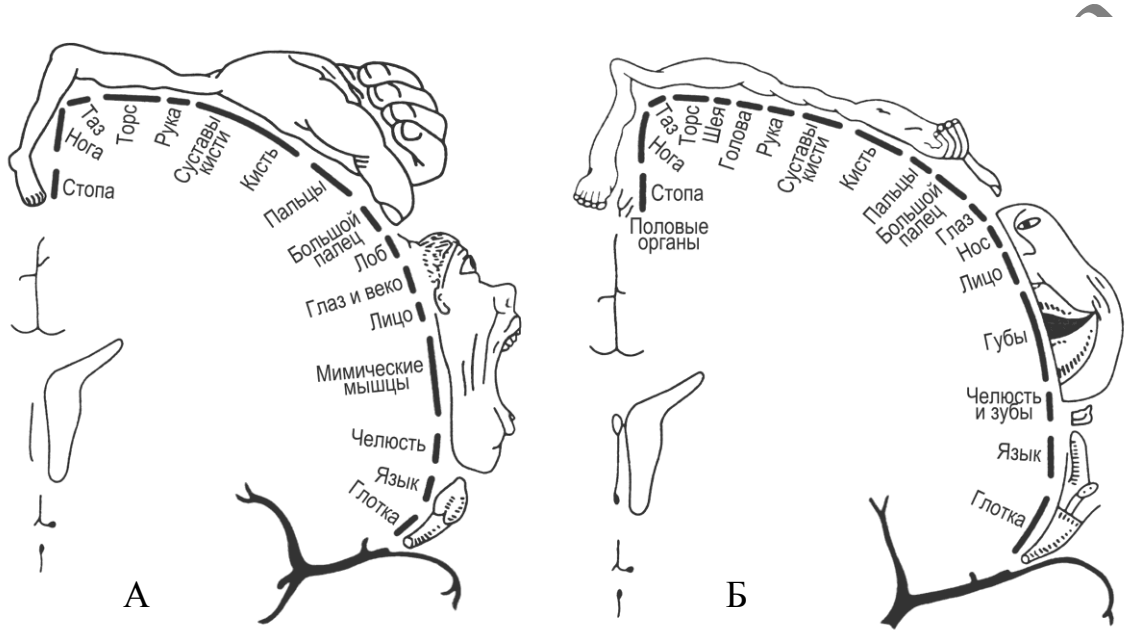

Рис. 38. Схема представительства частей тела человека в двигательной области передней центральной извилины (*А*) и в сенсомоторной области задней центральной извилины (*Б*)

Изображение двигательного (*А*) и чувствительного (*Б*) человечка, или «гумункулуса», (по У. Пенфилду, Т. Рассмуссену) отражает относительные размеры представительства в коре отдельных участков тела

При раздражении определенных точек соматосенсорной зоны одного полушария на противоположной половине тела в соответствующих участках возникают ощущения прикосновения, давления, покалывания, онемения, тепла или холода. Повреждение участков соматосенсорной зоны приводит к сильному ослаблению чувствительности той части тела, которая представлена в поврежденном участке коры. Соматосенсорные зоны кроме сенсорных входов содержит моторные выходы, и поэтому их часто называют *первичной* и *вторичной сенсомоторными зонами.*

Мотосенсорные и сенсомоторные зоны функционально взаимосвязаны, однако, в восприятии кожно-мышечной чувствительности главную роль играет первичная сенсомоторная зона, а в управлении движениями – первичная мотосенсорная зона.

БрГУ

Из числа других проекционных зон коры четкую локализацию в затылочной доле в области шпорной борозды имеет *первичная зрительная зона* (рис. 39). В связи с бинокулярным зрением первичная зрительная зона каждого полушария получает зрительную информацию от сетчаток обоих глаз. Причем в каждое полушарие проецируются половины сетчаток (левые половины – в правое полушарие, а правые – в левое). При этом в каждом полушарии происходит совмещение зрительных полей обоих глаз, что обеспечивает восприятие объема предметов и других эффектов бинокулярного зрения. Электрическое раздражение сенсорной зрительной зоны может вызвать простейшие зрительные ощущения. Рядом с первичной расположена *вторичная зрительная зона,* участвующая в обеспечении зрительного внимания и управлении движениями глаз.

Сенсорная *слуховая зона* расположена в височной области в основном в глубине боковой борозды (рис. 39). Только небольшая часть этой зоны видна на верхнем крае височной доли. Различные участки кортиева органа улитки проецируются в определенные участки слуховой зоны. Электрическое раздражение слуховой зоны у людей с сохраненным сознанием вызывает ощущения шума в обоих ушах.

Благодаря наличию слуховой зоны в обоих полушариях повреждение слуховой зоны в одном полушарии затрудняет восприятие речи, определение источника звука в пространстве и распознавание временных характеристик звука, но не приводит к глухоте. Удаление обеих слуховых зон вызывает глухоту.

Вкусовая зона располагается в теменной доле, в нижней части задней центральной извилины. При ее раздражении возникают различные вкусовые ощущения.

Обонятельная зона коры располагается на основании мозга, в области гиппокамповой извилины. В возникновении обонятельных ощущений большое значение имеют структуры древней коры.

Местонахождение *вестибулярной зоны* у человека окончательно не выяснено. У обезьян вестибулярная зона расположена впереди от нижнего участка центральной борозды.

Ассоциативные зоны коры. Первичные и вторичные проекционные зоны (первичные и вторичные поля) хорошо выражены как у человека, так и у позвоночных животных. В коре больших полушарий человека и млекопитающих рядом с проекционными зонами расположены поля, которые не связаны с выполнением какой-либо специфической сенсорной или моторной функции. Такие поля составляют *ассоциативные зоны* (третичные поля). Они либо отсутствуют, либо слабо развиты даже у млекопитающих животных. Только у обезьян они сравнительно хорошо представлены, а у человека занимают почти половину площади всей коры (рис. 39).

БрГУ имени А.С. Пушкина

Нейроны ассоциативных зон реагируют на раздражения различных модальностей, причем их ответы возникают не на отдельные элементы объекта, а на целые его комплексы. В нейроны третичных полей поступают афферентные импульсы от ассоциативных ядер таламуса, в которых уже произошла предварительная обработка информации от различных чувствительных путей. Ассоциативные зоны участвуют в интеграции сенсорной информации и в обеспечении связей между чувствительными и двигательными зонами коры. Эти механизмы являются *физиологической основой высших психических функций.* Получив максимальное развитие у человека, третичные поля участвуют в осуществлении новых, специфически человеческих функций: речи, чтения, письма, логического мышления, интеллекта и т.д. Психофизиологические функции, осуществляемые ассоциативными зонами коры, инициируют поведение организма, его сознательную целенаправленную деятельность. Третичные поля созревают у человека позже других корковых полей, они осуществляют наиболее сложные функции коры. При врожденном недоразвитии третичных полей человек не в состоянии овладеть речью (произносит лишь бессмысленные звуки) и даже простейшими двигательными навыками (не может одеваться, пользоваться орудиями труда и т. п.).

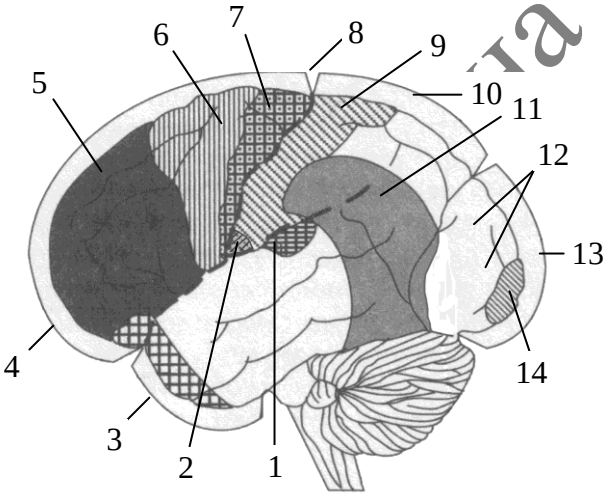

Рис. 39. Проекционные и ассоциативные зоны коры больших полушарий (вид сбоку):
1 – слуховая зона; *2* – вкусовая зона; *3* – височная доля; *4* – лобная доля; *5* – лобная ассоциативная зона; *6* – вторичная мотосенсорная зона; *7* – первичная мотосенсорная зона; *8* – центральная борозда; *9* – первичная соматосенсорная зона; *10* – теменная доля; *11* – теменно-височные ассоциативные зоны; *12* – вторичная зрительная зона; *13* – затылочная доля; *14* – первичная зрительная зона

Ассоциативные зоны занимают ряд областей теменной, височной и лобной долей коры. В настоящее время установлено, что *теменные ассоциативные зоны* (рис. 39) участвуют в оценке биологически значимой информации, формировании «схемы тела», в восприятии расположения окружающих предметов в пространстве, а также в хранении и реализации программы двигательных автоматизированных актов (например, рукопожатие, причесывание и др.). Теменные ассоциативные зоны осуществляют различные виды узнавания: формы, величины, значения предметов, познание закономерностей, процессов и др.

БрГУ имени А. А. Кулешова

Височные ассоциативные зоны обеспечивают понимание речи, как собственной, так и чужой. В средней части верхней височной извилины находится центр распознания музыкальных звуков и их аккордов. На границе височной теменной и затылочной долей расположен центр чтения письменного текста, обеспечивающий распознание и хранение образов письменной речи.

Бóльшую часть лобных долей составляют ассоциативные зоны, которые имеют обширные двусторонние связи с лимбической системой. *Лобные ассоциативные зоны* контролируют оценку мотивации поведения и программирование сложных поведенческих актов, участвуют в управлении движениями (рис. 39). Так, например, поражение лобных долей вызывает у больных тенденцию к повторению двигательных актов без видимой на то необходимости, а также нарушает запоминание месторасположения предметов. Лобные ассоциативные зоны осуществляют формирование доминирующей мотивации, обеспечивающей направление поведения человека. Они также осуществляют вероятностное прогнозирование, что проявляется в коррекции поведения в ответ на изменения обстановки внешней среды и доминирующей мотивации. Лобные ассоциативные зоны проводят самоконтроль действий путем сравнения результата действия с планируемыми намерениями. Предполагается, что лобные ассоциативные зоны наряду с теменными участвуют в интеграции сведений о времени и пространстве.

Таким образом, к настоящему времени накоплен большой экспериментальный материал, указывающий на локализацию функций преимущественно в каких-то определенных участках коры больших полушарий. В то же время получены новые данные, свидетельствующие о том, что управление какими-либо навыками не находится в каком-то одном центре. Даже при таком простом поведенческом акте, как взятие предмета пальцами, координация движений руки и пальцев осуществляется с помощью зрения. Очевидно, что для выполнения этого акта необходимы связи между зрительной зоной коры, расположенной в затылочной доле, и центрами управления движениями, т.е. мотосенсорной зоной в лобной доле и сенсомоторной зоной в теменной доле. Кроме того, для зрительного слежения за пальцами необходима произвольная регуляция движений глаз, поэтому в данном акте должны участвовать центры управления глазами в лобных долях. Анатомические исследования показывают, что между всеми этими зонами имеются нервные связи.

Даже в простом поведенческом акте для обеспечения системной деятельности организма должны активно участвовать сенсорные и моторные зоны коры, расположенные в различных долях и полушариях. Тем более нельзя считать, что управление высшими психическими функциями явля-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ется компетенцией какого-то одного центра. Согласно современным представлениям структурную основу мозговых функций составляют *распределенные системы.* Каждую функцию обслуживает распределенная система, состоящая из определенного сочетания корковых и подкорковых центров, соединенных между собой прямыми и обратными нервными связями.

Сложная интегративная деятельность головного мозга складывается благодаря взаимодействию сенсорных, моторных отделов коры и подкорковых образований. Структурно-функциональной основой сложных корково-подкорковых взаимоотношений являются многочисленные проводящие пути между корой и подкоркой, а также между отдельными подкорковыми образованиями.

Важная роль в этих взаимоотношениях принадлежит ретикулярной формации ствола мозга, которая поддерживает необходимый в данный момент для организма уровень возбудимости клеток не только коры больших полушарий, но и подкорковых ядер и других переднего мозга.

В тесном взаимодействии с ретикулярной активирующей системой мозгового ствола, определяющей уровень бодрствования организма, находятся другие подкорковые центры, которые отвечают за формирование состояния сна и регулируют циклическую смену сна и бодрствования. Это прежде всего структуры промежуточного мозга, включающие таламокортикальную систему. При электрическом раздражении этих структур у животных возникает сон.

Таким образом, корково-подкорковые взаимосвязи во многом определяются регулированием функционального состояния коры активирующей системой, включающей ретикулярную формацию ствола мозга, и тормозной системой неспецифических ядер таламуса.

3. Электрическая активность коры больших полушарий

Электроэнцефалография. Для изучения функциональной активности коры больших полушарий и ее взаимоотношений с подкорковыми структурами используется метод регистрации биотоков мозга – *электроэнцефалография* (ЭЭГ). Сама запись отведенных с поверхности кожи головы и усиленных до 2-х миллионов раз этих электрических колебаний на бумаге или фотопленке называется электроэнцефалограммой. При нейрохирургических операциях на человеке ЭЭГ регистрируют непосредственно от поверхности коры больших полушарий. В этом случае ее называют *электрокортикограммой* (ЭКоГ). По сравнению с ЭЭГ электрокортикограмма имеет более высокую амплитуду и частоту быстрых колебаний.

ЭЭГ представляет собой результат алгебраического сложения синаптических потенциалов, возникающих в расположенных у поверхности коры множестве дендритов корковых пирамидных нейронов. Причиной син-

БрГУ им.

хронного возбуждения нейронов коры и возникновения одновременных изменений постсинаптических потенциалов могут быть импульсы, поступающие от ядер таламуса. В ядрах таламуса обнаружена ритмическая электрическая активность, частота которой совпадает с альфа-ритмом ЭЭГ. Эта ритмическая активность может быть обусловлена либо свойствами самих клеток таламуса, либо активностью нейронных сетей с возбуждающими и тормозными синаптическими связями. Поступление сенсорных импульсов в кору (например, при открывании глаз, при умственной деятельности) приводит к нарушению синхронности колебаний ЭЭГ.

При анализе ЭЭГ учитывают частоту, амплитуду, форму и длительность электрических колебаний. В настоящее время различные параметры ЭЭГ достаточно хорошо изучены, и анализ изменений ЭЭГ широко используется при оценке состояния различных областей коры и в клинической практике.

В ЭЭГ взрослого человека выделяют 4 основных типа ритмических электрических колебаний (ритмов ЭЭГ), каждый из которых характерен для определенного функционального состояния (рис. 40).

Альфа-ритм (α), с частотой 8–13 колебаний в 1 секунду и амплитудой примерно 50 мкВ, регистрируется в состоянии спокойного бодрствования и при отсутствии внешних раздражений. У человека альфа-ритм наиболее выражен в затылочных долях коры и хорошо регистрируется, когда он сидит спокойно с закрытыми глазами. Как только человек открывает глаза, альфа-ритм сменяется бета-ритмом.

Бета-ритм (β), с частотой 14–30 колебаний в 1 секунду и амплитудой примерно 25 мкВ, характерен для активного бодрствования. Этот ритм наблюдается преимущественно в лобных и теменных областях коры больших полушарий. Переход человека от покоя к состоянию активного внимания, к умственной деятельности, а также восприятие зрительных или слуховых сигналов сопровождается исчезновением альфа-ритма и возникновением колебаний β-ритма. Это получило название *реакции десинхронизации*, или *реакции активации*. Противоположностью десинхронизации является реакция *синхронизации* или *инактивации*. При синхронизации уровень возбуждения в коре снижается и вместо бета-ритма на ЭЭГ появляется альфа-ритм. Изменяющаяся частота β-ритма свидетельствует об определенной автономности и степени

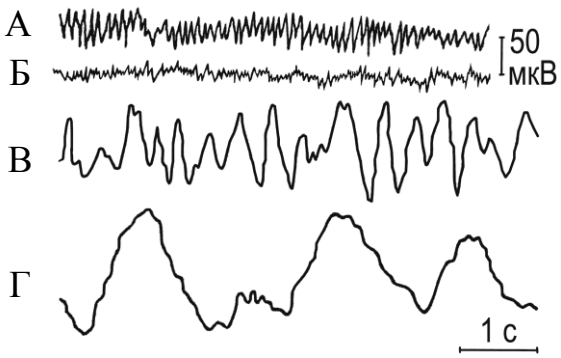

Рис. 40. Основные ритмы электроэнцефалограммы:
А – альфа-ритм; *Б* – бета-ритм; *В* – тета-ритм; *Г* – дельта-ритм

БрГУ имени А.С. Пушкина

свободы отдельных нейронов коры, что дает возможность увеличить объем воспринимаемой и обрабатываемой информации. Поэтому высокая функциональная активность коры больших полушарий порождает β-ритм.

Если человек из состояния покоя переходит ко сну, то в его ЭЭГ появляются вначале *«сонные веретена»*. Они представляют собой регулярные чередования нарастания и снижения амплитуды волн в частотах α-ритма, образующих «веретена», длительностью 2–8 с. По мере углубления сна «сонные веретена» сменяются более медленными и высокоамплитудными волнами, образующими *тета-ритм* (θ) с частотой 4–7 колебаний в 1 секунду и амплитудой 100–150 мкВ. Тета-ритм регистрируется также при отрицательных эмоциях, болевых раздражениях, небольшом наркозе. У здоровых взрослых людей θ-ритм хорошо регистрируется во время фазы медленноволнового сна и при длительном эмоциональном напряжении.

Во время глубокого сна, глубокого наркоза, при потере сознания и некоторых патологических состояниях коры наблюдается *дельта-ритм* (δ), имеющий частоту 0,5–3,5 колебаний в 1 секунду и амплитуду 250–300 мкВ (рис. 40). Кратковременно δ-ритм может быть зарегистрирован во всех областях коры. Появление тета- и дельта-ритмов у бодрствующего человека свидетельствует о снижении функциональной активности мозга. В результате ослабляется связь организма с внешней средой, увеличивается возможность использования энергетических запасов организма, обеспечения процессов саморегуляции и гомеостаза.

На характер ЭЭГ влияют самые различные факторы. Например, при ухудшении кровоснабжения мозга электрическая активность мозга понижается, а при уменьшении содержания CO_2 в крови в ЭЭГ наблюдается увеличение низкочастотных колебаний. В ЭЭГ отражаются также особенности взаимодействия корковых нейронов при умственной и физической работе. Так, при решении арифметических задач значительно возрастает мощность бета- и тета-ритмов в лобной области и несколько менее – в теменной и височной областях. Одновременно снижается мощность этих ритмов в затылочной области.

Отсутствие налаженной координации при выполнении непривычной или тяжелой работы приводит к десинхронизации ЭЭГ. По мере формирования двигательного навыка происходит настройка на общий ритм активности отдельных связанных с данным движением нейронов и отключение посторонних. В ЭЭГ при этом возникают различные формы синхронизации. Выполнение освоенного и автоматизированного движения может протекать при незначительной активности очень небольшого числа корковых нейронов, находящихся в ограниченных областях коры. При этом почти на всей остальной поверхности коры восстанавливается исходный ритм колебаний – альфа-ритм.

БрГУ имени А.С. Пушкина

У спортсменов в процессе тренировки происходит перестройка и совершенствование функций коры больших полушарий. С ростом спортивного мастерства увеличиваются амплитуда и регулярность проявления фоновой активности – альфа-ритма в состоянии покоя. При развитии качества быстроты (например, у баскетболистов) повышается частота волн альфа-ритма, что способствует ускорению произвольных движений.

В процессе мышечной работы значительно усиливается по сравнению с состоянием относительного покоя взаимосвязанность (синхронность и синфазность) электрической активности различных областей коры. Это облегчает функциональные взаимодействия между различными корковыми центрами. Процесс формирования двигательного навыка сопровождается концентрацией взаимосвязанной активности в ограниченных зонах коры, наиболее важных для текущей деятельности. Между этими зонами устанавливается общий ритм активности. В такие характерные системы взаимодействующих корковых зон включаются не только первичные поля (моторные, зрительные и др.), но и вторичные и особенно третичные поля: передние – программирующие лобные области и задние – зоны афферентного синтеза (нижнетеменные и др.)

Вызванные потенциалы. Для исследования функций коры больших полушарий кроме ЭЭГ применяется также метод вызванных потенциалов (ВП). *Вызванные потенциалы* представляют собой регистрируемые с поверхности коры или кожи головы электрические колебания в ответ на раздражение рецепторов, периферических афферентных нервных путей, ядер таламуса и других структур, участвующих в проведении сенсорных сигналов. Поскольку амплитуда ВП невелика (≈15 мкВ), то для обнаружения ВП применяется компьютерное усреднение потенциалов. Оно осуществляется многократным (25–100 раз) суммированием участков ЭЭГ, следующих после подачи раздражающего сигнала. В результате ВП, имеющие примерно одинаковые характеристики, при многократном наложении суммируются и становятся хорошо заметными на фоне спонтанной электрической активности мозга.

Вызванные потенциалы (рис. 41) разделяют на две группы: *первичные ответы* и *вторичные ответы.* Первичный ответ представляет собой двухфазное колебание потенциала, складывающееся из позитивной (направленной вниз) и негативной (направленной вверх) волны. Первичные ответы регистрируются только в проекционных зонах и обозначаются числом, которое равно отрезку времени в миллисекундах от начала раздражения рецепторов или нервов до появления вызванного потенциала.

Предполагается, что начальная негативная фаза первичного ответа вызвана активацией тех дендритов пирамидных нейронов, которые расположены в поверхностных слоях коры. Регистрируемая вслед за негативной

БрГУ имени А.С. Пушкина

позитивная фаза первичных ответов обусловлена суммацией синаптических потенциалов тел пирамидных нейронов и тех дендритов, которые отходят от тел пирамидных нейронов вглубь коры.

Вторичные ответы, как правило, регистрируются в ассоциативных зонах коры, примыкающих к проекционным, но могут быть также зафиксированы в любых участках коры. Они отражают процессы, связанные с передачей возбуждения от первичных проекционных зон к ассоциативным, и с рабочей настройкой нейронов коры путем изменения их возбудимости.

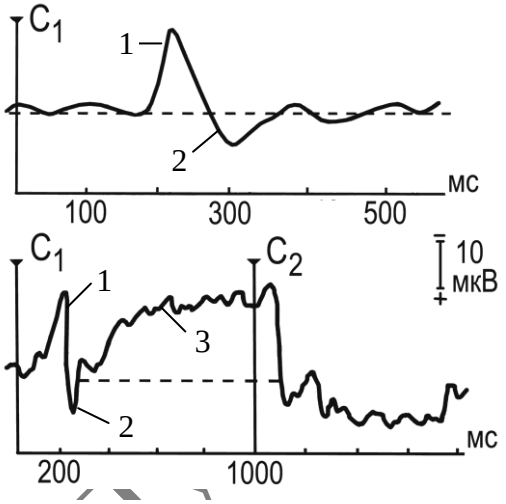

Рис. 41. Вызванные потенциалы коры больших полушарий:
1 – потенциал $Н_{200}$; *2* – потенциал $П_{300}$; *3* – условная негативная волна. C_1 – первый сигнал; C_2 – второй сигнал

Выявлена связь некоторых отдельных колебаний вызванных потенциалов с такими процессами как внимание, обработка поступившей информации, ожидание подачи сигнала. Например, обработка слуховой информации ведет к появлению позитивной волны $П_{300}$, концентрация внимания отражается на параметрах негативной волны $Н_{200}$ (рис. 41).

Специфические вызванные потенциалы можно зарегистрировать при формировании условного рефлекса. Примером таких потенциалов может служить описанная Г. Уолтером *волна ожидания*, или *условная негативная волна*, или *Е-волна*. Так, если первый условный сигнал (например, команда «внимание») информирует о том, что человек должен будет совершить движение при действии последующего второго раздражителя (например, команды «марш»), то после ряда сочетаний первый раздражитель начинает вызывать волну ожидания (рис. 41), которая продолжается до подачи второго раздражителя. Волна ожидания представляет собой медленное негативное колебание с амплитудой до 40 мкВ. Волна ожидания предшествует движению, которое должен произвести субъект, и, по-видимому, является электрофизиологическим отражением процессов подготовки к целенаправленному движению. Однако более полно связь волны ожидания с психическими процессами у человека пока не расшифрована.

У людей с нарушением психического развития (олигофрены) в ситуации «внимание» вызванные потенциалы в передних отделах коры изменяются мало или изменения вовсе отсутствуют. Полагают, что это может быть следствием нарушения произвольной регуляции познавательной деятельности и избирательного отбора информации, главную роль в которой

БрГУ имени А.С.

играют лобные области коры. Указанные нарушения обусловлены, скорее всего, недоразвитием у олигофренов лобных отделов коры больших полушарий.

Вопросы для самоконтроля

1. На какие группы делятся нейроны коры больших полушарий по своим размерам, форме и функциям?
2. Дайте характеристику 6 горизонтальным слоям нейронов на поперечном срезе коры.
3. Какие функции выполняет кора больших полушарий?
4. Охарактеризуйте мотосенсорные и сенсомоторные зоны коры.
5. Какую роль играют теменные, височные и лобные ассоциативные зоны коры больших полушарий?
6. Что такое реакции десинхронизации и инактивации?
7. Дайте характеристику основным ритмам ЭЭГ у взрослого здорового человека.
8. Что представляют собой вызванные потенциалы?
9. Когда регистрируется волна ожидания?

БрГУ имени А. С. Пушкина

Лекция 9. Автономная (вегетативная) нервная система

План лекции:

1. Структурно-функциональная организация вегетативной нервной системы.
2. Влияние симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы на иннервируемые органы.
3. Функции вегетативных ганглиев.

Основные термины на туркменском языке

1. Альвеолы – alweollar
2. Аорта – aorta
3. Бронхи – bronhlar
4. Брюшная полость – garyn boşlugy
5. Вегетативный ганглий – wegetatiw gangliý
6. Внутриорганный – organ içindäki
7. Выносливость – çydamlylyk; dözümlilik
8. Ганглиоблокатор – gangliý ösdürmezlik
9. Генерализованный (расширивший действие в организме) – (organizmyň içindäki giňeltme hereketi)
10. Гипертония – gipertoniýa
11. Грудная полость – döş boşlugy
12. Депо крови – ganyň deposy
13. Дефекация – meýdan etme; täret etme
14. Диффузный – diffuz; diffuziýa
15. Желудок – aşgazan
16. Желчный пузырь – öt haltasy
17. Злость – gahar; gazap
18. Зрачок – göreç
19. Иерархический – iýerarhik; iýerarhiýa; köpbasgançakly
20. Иммунитет – immunitet
21. Интегративно-координационная функция – integrasiýao-koordinasion funksiýa
22. Интраорганный (внутриорганный) – (organ içindäki)
23. Интрамуральный (внутриорганный) – (organ içindäki)
24. Крестцовый отдел позвоночника – oňurganyň uç bölegi
25. Кровоснабжение – gan üpjünçiligi
26. Лёгкие – öýken
27. Малый таз – kiçi çanaklyk
28. Матка – ýatgy
29. Медикаментозный – medikamentlerly

БрГУ имени А.С. Пушкина

30. Межмышечное сплетение (сплетение располагается между продольной и кольцевой мышцами кишечника) – myşsa arasyndaky birleşme (birleşme uzoboýna ýerleşýär hem-de halka görnüşli myşsalaryň içinde)
31. Метасимпатический – metasimpatik
32. Многоуровневый – köp derejeli
33. Модулирующий – modulirlemlyk
34. Моторика (двигательная активность) – (herekete işeňňirlik)
35. Мочевой пузырь – peşew haltasy
36. Мочеиспускание, мочевыделение – peşew çykarma
37. Мочеобразование – peşew döreme
38. Мультипликация – multiplikasiýa (aýratyn suratlary ýada gabaraly zatlaryň aýryaýry böleklerini yzygiderli surata alma)
39. Надпочечники – böwregüsti mäzler
40. Нервное сплетение – nerw birleşýän ýer
41. Орган-мишень – organ-sebäpkär (organ-nyşana)
42. Паравертебральный (возле позвоночника) – (oňurga ýanynda)
43. Перистальтика – peristaltika (içege, garyn organlaryň gasyn-gasyn bolup ýygrylmagy)
44. Печень – bagyr
45. Пищеварение – iýmit siňme; iýmit siňdiriş
46. Пищевод – gyzylödek
47. Поджелудочная железа – aşgazanasty mäz
48. Подслизистый (расположен под слизистым) – (nemiň asytynda ýerleşmek)
49. Позвоночник – oňurga
50. Позвоночный столб – oňurga süňki
51. Половые органы – jyns organlary
52. Постганглионарный нейрон (аксон нейрона выходит из ганглия) – (gangliýadan çykýan akson neýrona)
53. Почки – böwrek
54. Превертебральный (расположенный спереди позвоночника) – (oňurganýn öňünde ýerleşýän)
55. Преганлионарный нейрон (аксон нейрона входит в ганглий) – (gangliý girýän akson neýrona)
56. Просвет – yşyk; yşgalaň; ýagty
57. Прямая кишка – ýogyn içege
58. Пусковое влияние – goýberilmeli täsir
59. Радужная оболочка – älemgoşar bardajygy
60. Свертывание крови – ganyň gatamasy
61. Селезенка – dalak
62. Сердце – ýürek

БрГУ имени А.С. Пушкина

63. Сигмовидная кишка – sigma görnüşli içege
64. Симпатический ствол – simpatik ösüntgisi
65. Слюна – sülekeý
66. Слюнная железа – tüýkülik mäzi
67. Соединительнотканная капсула – Birleşdirýän kapsula
68. Солнечное сплетение – günüň birleşýän ýer
69. Сфинктер мочевого пузыря (клапан, регулирующий переход содержимого мочевого пузыря) – (peşew haltasynýň içindäki zatiary geçinipdurýan gapajyk)
70. Тазовый нерв – çanaklyk nerw
71. Терморегуляция – termoregulýasiýa
72. Толстый кишечник – ýogyn içege
73. Тонкий кишечник – inçe içege
74. Трансформация ритма – transformasiýa ritm
75. Трофика (питание) – (iýmit)
76. Трофический (питающий) – (iýmitlendirýän)
77. Черепной – kelle süňk; kelle süňküniň
78. Чревный – garynlyk
79. Экстраорганный (за пределами органа) – ekstraorgan (organyň çäginden daşary)
80. Эпифиз – epifiz
81. Эффекторный нейрон (нейрон к рабочему органу) – (işleýiş organyň neýrony)

1. Структурно-функциональная организация вегетативной нервной системы

Вегетативной нервной системой называют часть нервной системы, которая регулирует и координирует деятельность внутренних органов, обмен веществ, гладкую мускулатуру, железы внутренней секреции, постоянство внутренней среды организма и функциональную активность тканей. ВНС иннервирует весь организм, все органы и ткани. Структурные и функциональные особенности ВНС дали определенные основания рассматривать ее как «автономную», т.е. не зависящую в своих функциях от деятельности центральной нервной системы и от воли человека. Однако представление об автономности вегетативной нервной системы является весьма условным. Посредством ВНС центральная нервная система выполняет важнейшие функции: 1) регулирует функции внутренних органов, а также кровоснабжение и трофику всех тканей организма; 2) обеспечивает энергетические потребности различных форм психической и физической деятельности (изменение интенсивности процессов обмена веществ, функционирования сердечно-сосудистой и дыхательной систем и др.).

БрГУ имени А. С. Пушкина

Вегетативные рефлекторные дуги построены по такому же плану, что и соматические, и содержат чувствительные, вставочные и эфферентные звенья. Вместе с тем, рефлекторные дуги ВНС имеют ряд отличий от дуг соматических рефлексов. 1. Тела эффекторных (иннервирующих непосредственно рабочий орган) нейронов ВНС лежат в ганглиях за пределами центральной нервной системы. 2. Рефлекторная дуга ВНС может замыкаться вне ЦНС в экстра- и интраорганных (интрамуральных) ганглиях. 3. Дуга центрального вегетативного рефлекса, т.е. замыкающегося в спинном или головном мозге включает, как минимум, четыре нейрона: чувствительный, вставочный, преганглионарный и постганглионарный. Дуга же периферического вегетативного рефлекса, т.е. замыкающегося в ганглии, может состоять из двух нейронов: афферентного и эфферентного. 4. Афферентное звено дуги вегетативного рефлекса может быть образовано как собственными вегетативными, так и соматическими чувствительными нервными волокнами.

В вегетативной нервной системе выделяют *симпатический отдел*, или симпатическую нервную систему, и *парасимпатический отдел*, или парасимпатическую нервную систему (рис. 42). Также выделяют метасимпатическую (интраорганную) часть ВНС. Сфера иннервации метасимпатической части ВНС охватывает только те внутренние органы, которые обладают собственным моторным ритмом, например желудок, кишечник.

Симпатический и парасимпатический отделы ВНС различаются между собой: 1) по расположению центров в мозге, от которых идут к органам нервные волокна; 2) по близости расположения ганглиев к органам-мишеням; 3) по медиатору, который используют постганглионарные нейроны в синапсах на клетках органов-мишеней для регулирования их функций (рис. 43); 4) по характеру оказываемых влияний на внутренние органы.

Для периферического отдела ВНС характерно диффузное распространение возбуждения. Это обусловлено явлением *мультипликации* в вегетативных ганглиях, главным образом в симпатических, а также многократным ветвлением в органах окончаний постганглионарных нервов. Число эфферентных (постганглионарных) нейронов в симпатических ганглиях в 10–30 раз больше, чем входящих в узлы преганглионарных волокон. Поэтому каждое преганглионарное волокно образует синапсы на нескольких ганглионарных нейронах, что обеспечивает дивергенцию возбуждения и генерализованное влияние на иннервируемые органы.

Вследствие длительной синаптической задержки (около 10 мс) и продолжительной следовой деполяризации нейроны вегетативных ганглиев обладают низкой лабильностью. Они способны воспроизводить всего 10–15 импульсов в секунду, тогда как у мотонейронов соматической нервной системы эта величина может достигать 200 имп/с.

БрГУ имени А.С. Пушкина

БрГУ имени А.С. Пушкина

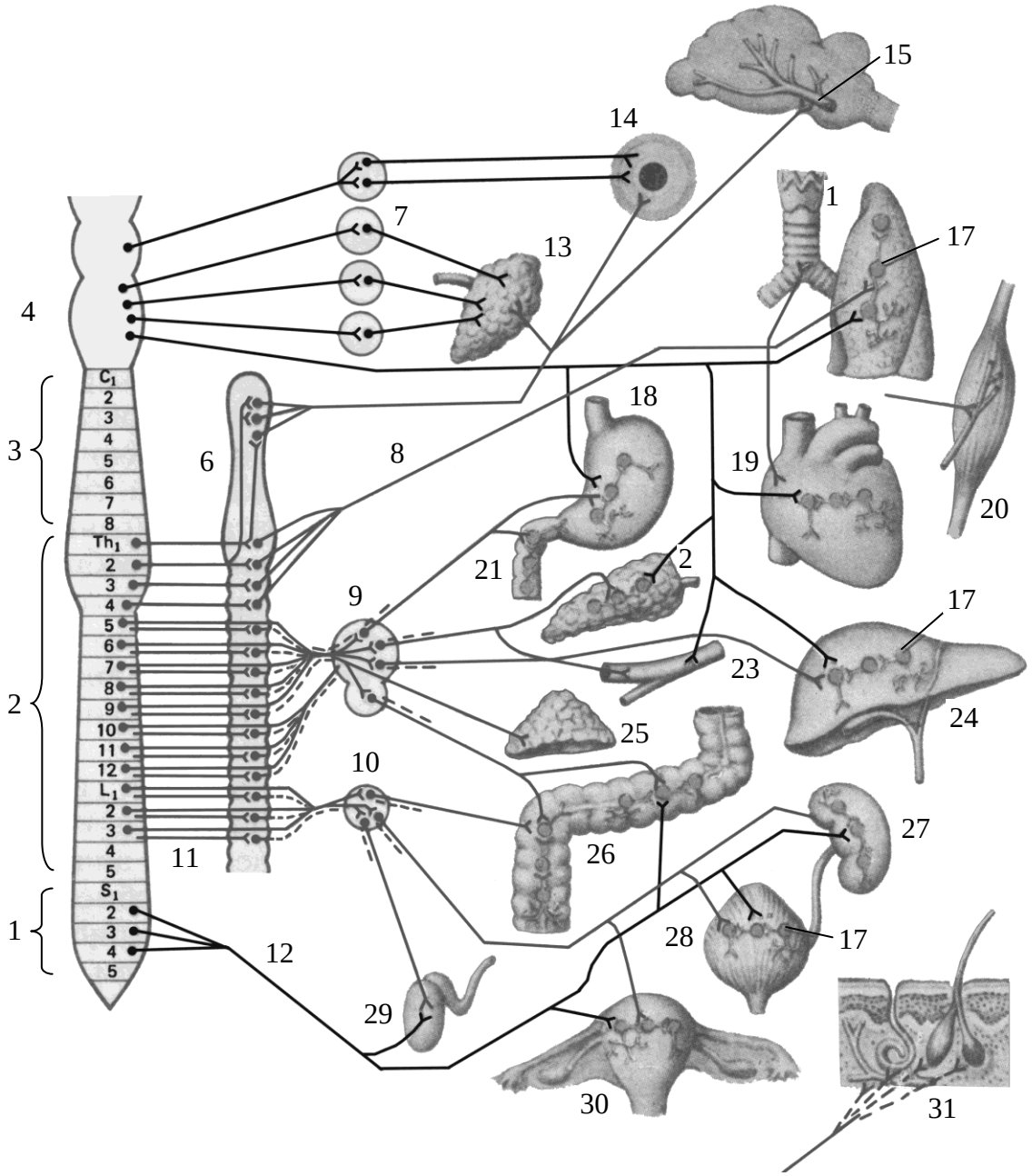

Рис. 42. Вегетативная нервная система (общий план строения эфферентной части):

1 – крестцовый отдел спинного мозга (S); *2* – тораколюмбальные центры спинного мозга (Th–L); *3* – шейный отдел спинного мозга (C); *4* – продолговатый мозг; *5* – средний мозг; *6* – симпатический ствол (паравертебральные ганглии); *7* – парасимпатические ганглии головы; *8* – постганглионарные волокна; *9* – солнечное сплетение и его узлы; *10* – каудальное брыжеечное сплетение и его узлы; *11* – преганглионарные волокна; *12* – тазовый нерв; *13* – слюнные железы; *14* – внутренние мышцы глаза; *15* – сосуды головного мозга и его оболочек; *16* – трахея, бронхи, легкое; *17* – функциональные модули метасимпатической нервной системы; *18* – желудок; *19* – сердце; *20* – скелетная мышца; *21* – двенадцатиперстная кишка; *22* – поджелудочная железа; *23* – сосуды внутренних органов; *24* – печень; *25* – надпочечник; *26* – толстая кишка; *27* – почка; *28* – мочевой пузырь; *29* – внутренняя часть мужских половых органов; *30* – матка; *31* – кожа

Вследствие длительной синаптической задержки (около 10 мс) и продолжительной следовой деполяризации нейроны вегетативных ганглиев обладают низкой лабильностью. Они способны воспроизводить всего 10–15 импульсов в секунду, тогда как у мотонейронов соматической нервной системы эта величина может достигать 200 имп/с.

Преганглионарные волокна ВНС относятся к типу В, имеют диаметр 2–3,5 мкм, покрыты тонкой миелиновой оболочкой и проводят импульсы со скоростью от 3 до 18 м в секунду. Постганглионарные волокна принадлежат к типу С, имеют диаметр до 2 мкм, большая часть их не покрыта миелиновой оболочкой. Скорость распространения по ним нервных импульсов от 1 до 3 м в секунду.

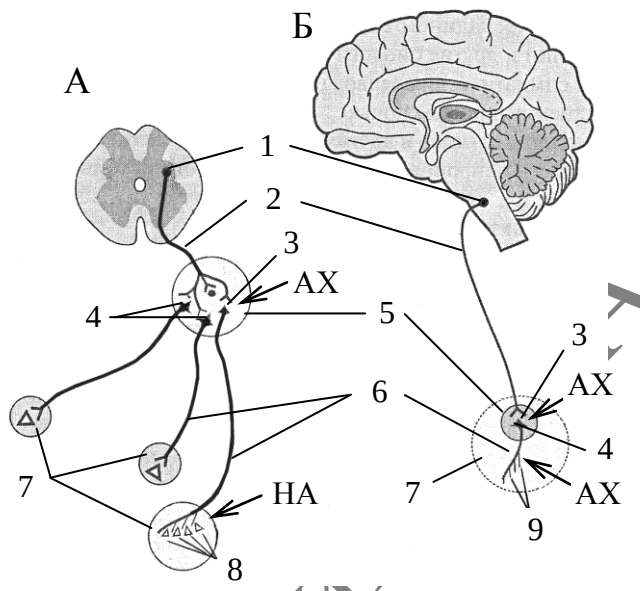

Рис. 43. Структурно-функциональные особенности симпатического (*А*) и парасимпатического (*Б*) отделов вегетативной нервной системы:
1 – тела центральных (преганглионарных) нейронов в центральных частях ВНС; *2* – преганглионарные волокна; *3* – Н-холинорецепторы; *4* – тела постганглионарных нейронов; *5* – вегетативные ганглии; *6* – постганглионарные волокна; *7* – рабочие органы; *8* – α-, β-адреноре-цепторы; *9* – Н-, М-холинорецепторы; *АХ* – ацетилхолин; *НА* – норадреналин

Медиатором, выделяющимся окончаниями преганглионарных волокон в синапсах симпатических ганглиев, является *ацетилхолин*. Медиатором, образующимся в окончаниях постганглионарных симпатических нервов (за исключением нервов потовых желез, а также иннервирующих сосуды сердца и скелетных мышц), является *норадреналин* (рис. 43).

В симпатических ганглиях имеются М-холинорецепторы, возбуждение которых угнетает передачу с преганглионарных симпатических волокон на ганглионарные нейроны. На уровне вегетативных центров взаимодействие проявляется в том, что возбуждение симпатической нервной системы при эмоциональном и физическом напряжениях одновременно ведет к снижению тонуса парасимпатической нервной системы. В других случаях, например в регуляции работы сердца, повышенный тонус парасимпатического отдела сменяется повышенной активностью симпатического отдела ВНС.

Медиатором, выделяющимся окончаниями как преганглионарных, так и постганглионарных парасимпатических волокон, является ацетилхолин (рис. 43). Основную массу парасимпатических узлов составляют мелкие ганглии, диффузно разбросанные в толще или на поверхности внутренних органов. Для парасимпатического отдела ВНС характерно наличие длинных отростков преганглионарных нейронов и чрезвычайно коротких постганглионарных волокон.

Симпатическая нервная система состоит из центральной части, расположенной в боковых рогах от I-го грудного до II – IV-го поясничных сегментов спинного мозга, и периферической, включающей многочисленные нервы, узлы и сплетения. Симпатические нервные узлы подразделяются на две группы: *паравертебральные* (околопозвоночные) и *превертебральные* (предпозвоночные).

Паравертебральные ганглии располагаются двумя цепочками по бокам от позвоночника и образуют правый и левый *симпатические стволы*. Превертебральные узлы находятся на достаточно большом отдалении как от позвоночника, так и от иннервируемых органов, и располагаются в периферических нервных сплетениях, лежащих в грудной и брюшной полостях. К числу наиболее крупных превертебральных ганглиев относятся чревный, верхний брыжеечный и нижний брыжеечный узлы. Два первых вместе с отходящими нервами образуют самое крупное из автономных сплетений организма – *солнечное сплетение.*

Симпатические нервные волокна выходят из спинного мозга в составе передних корешков спинномозговых нервов, а затем через соединительную ветвь направляются к соответствующему узлу симпатического ствола. Там бóльшая часть волокон образует синапсы на нейронах ганглия, аксоны которых (постганглионарные волокна) идут уже к органам. Другая, меньшая часть волокон следует через узел симпатического ствола без перерыва и подходит к превертебральным ганглиям. Здесь преганглионарные волокна разветвляются и образуют синапсы на нейронах ганглия.

Аксоны ганглионарных нейронов (постганглионарные волокна) направляются к органам и синаптически контактируют с их клетками. Для постганглионарных симпатических волокон характерно образование сплетений по ходу артерий, снабжающих кровью данный орган.

Центральная часть парасимпатического отдела ВНС расположена в среднем и продолговатом мозге, а также в боковом промежуточном веществе крестцового отдела спинного мозга. От среднего мозга отходят парасимпатические волокна, которые входят в состав глазодвигательного нерва. Эти волокна иннервируют круговую мышцу радужной оболочки глаза, при их возбуждении происходит уменьшение просвета зрачка.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Из продолговатого мозга выходят парасимпатические волокна, идущие в составе лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов. Волокна, входящие в состав лицевого и языкоглоточного нервов, иннервируют слюнные железы. При их возбуждении наблюдается обильное выделение слюны. Волокна блуждающего нерва, разветвляясь, иннервируют многие внутренние органы: сердце, пищевод, бронхи, альвеолы легких, желудок, тонкий и верхний отдел толстого кишечника, поджелудочную железу, надпочечники, почки, печень, селезенку.

От крестцового отдела спинного мозга отходят волокна тазового нерва, которые иннервируют органы малого таза: сигмовидную и прямую кишку, мочевой пузырь, половые органы, за исключением матки.

2. Влияние симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы на иннервируемые органы

Симпатическая нервная система иннервирует все органы и ткани организма, в том числе скелетные мышцы и центральную нервную систему. Симпатический и парасимпатический отделы ВНС, как правило, оказывают на органы противоположное влияние. Например, при возбуждении симпатических нервов ритм сердца ускоряется, а под влиянием парасимпатических (блуждающих) нервов замедляется. За счет разнонаправленного влияния двух отделов ВНС на деятельность органов обеспечивается лучшее приспособление организма к условиям существования.

С участием симпатического отдела ВНС протекают рефлекторные реакции, направленные на обеспечение *деятельного состояния организма*, в том числе двигательной деятельности. Происходит расширение бронхов, сосудов сердца и скелетных мышц, усиливаются и учащаются сердцебиения, выбрасывается кровь из депо, увеличивается содержание глюкозы в крови, усиливается работа эндокринных и потовых желез и др. (табл. 2). Одновременно уменьшаются процессы мочеобразования и пищеварения, предотвращаются акты мочеиспускания, дефекации и др. Происходит мобилизация резервов организма, активируются процессы терморегуляции, механизмы свертывания крови, защитные реакции иммунитета. В связи с этим симпатическую нервную систему образно называют «системой для борьбы или бегства».

Симпатическая нервная система оказывает на функции организма диффузное и генерализованное действие благодаря интенсивному ветвлению симпатических волокон. Например, при различных эмоциональных состояниях организма (страх, гнев, злость), когда симпатическая нервная система возбуждена, одновременно наблюдается учащение сокращений сердца, сухость во рту, расширение зрачков и т.д. Генерализованное воздействие почти на все структуры организма возникает также при выбросе в

БрГУ имени А.С.Пушкина

кровь адреналина из мозгового вещества надпочечников, которое иннервируется симпатическими нервами.

Таблица 2

Изменение функций различных органов при стимуляции симпатических и парасимпатических нервов

Орган или система	Симпатические нервы	Парасимпатические нервы
Пищеварительный тракт:		
продольные и циркулярные мышцы	Ослабление моторики	Усиление моторики
сфинктеры	Сокращение	Расслабление
секреция в желудке и кишке	Торможение	Усиление
Желчный пузырь и протоки	Расслабление	Сокращение
Мочевой пузырь:	Расслабление	Сокращение
наружный сфинктер	Сокращение	–
внутренний сфинктер	Расслабление	Сокращение
Бронхиальные мышцы	Расслабление	Сокращение
Внутриглазные гладкие мышцы:	Сокращение	–
мышца, расширяющая зрачок	–	Сокращение
сфинктер зрачка	Расслабление	Сокращение
цилиарная мышца	Сокращение	–
Пиломоторные мышцы	Сокращение	–
Половые органы:		
семенные пузырьки	Сокращение	–
семявыносящий проток	Сокращение	–
матка	Зависит от полового цикла	Зависит от полового цикла
Сердце:		
ритм	Ускорение	Замедление
сила сокращения	Увеличение	Ослабление
Кровеносные сосуды:		
артерии кожи	Сужение	–
артерии брюшной полости	Сужение	–
артерии скелетных мышц	Сужение	–
артерии стенки сердца	Сужение, расширение	–
сосуды мозга	Сужение	–
артерии половых органов	Сужение	Расширение
вены	Сужение	–
Экзокринные железы:		
слюнные	Слабая секреция	Выраженная секреция
слезные	–	Секреция
пищеварительные	Снижение секреции	Увеличение секреции
потовые	Слабая секреция	Выраженная секреция
Жировая ткань	Липолиз	–
Эпифиз	Увеличение секреции и синтеза мелатонина	–
Печень	Гликогенолиз	–

БрГУ имени А.С. Пушкина

Симпатическая нервная система не только регулирует работу внутренних органов, но и оказывает влияние на обменные процессы, протекающие в скелетных мышцах и в нервной системе. Это было впервые установлено Л.А. Орбели и получило название *адаптационно-трофической функции* симпатической нервной системы. Огромное значение для двигательной деятельности организма имеет адаптационно-трофическое влияние симпатических нервов на скелетные мышцы. Так, небольшие сокращения утомленной мышцы могут снова увеличиться при возбуждении симпатической нервной системы – *эффект Орбели-Гинецинского* (рис. 44).

Было также обнаружено, что стимуляция симпатических волокон может значительно изменять возбудимость рецепторов и даже функциональные свойства ЦНС. Следовательно, за счет трофического влияния симпатической нервной системы лучше, полнее осуществляются специфические функции органов и тканей, повышается работоспособность организма.

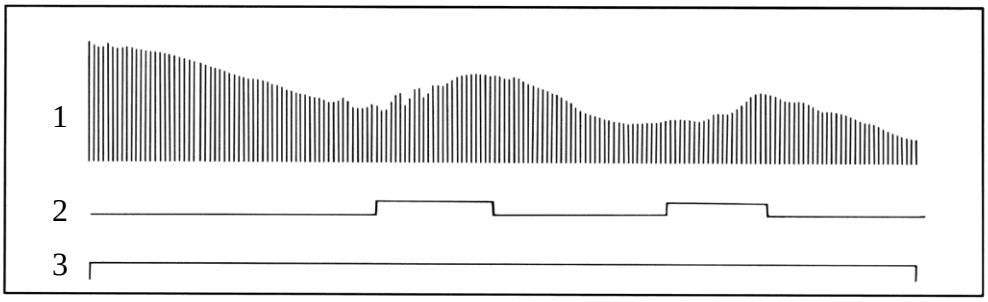

Рис. 44. Повышение работоспособности утомленной изолированной икроножной мышцы лягушки при раздражении симпатических нервных волокон:

1 – сокращения икроножной мышцы; *2* – отметка раздражения симпатических волокон; *3* – отметка ритмического раздражения нерва нервно-мышечного препарата лягушки

Удаление симпатической нервной системы у животных или медикаментозное выключение ее у людей при некоторых формах стойкой гипертонии не сопровождается значительными расстройствами функций. Однако в экстремальных условиях, требующих напряжения организма, после удаления симпатической нервной системы обнаруживается значительно меньшая выносливость и нередко гибель животных.

Функцией парасимпатической нервной системы является активное участие в *процессах восстановления организма* после деятельного состояния, обеспечение процессов, *стабилизирующих внутреннюю среду организма* на протяжении длительного периода времени. Влияния парасимпатических нервов могут сказываться либо прямо на иннервируемые органы,

БрГУ Пушкина

как в кольцевой мускулатуре радужной оболочки глаза или в слюнных железах, либо через посредство нейронов интрамуральных ганглиев, в том числе и метасимпатической части ВНС. В первом случае постганглионарные парасимпатические волокна сами непосредственно контактируют с клетками рабочего органа и вызываемое ими действие, как правило, *противоположно влиянию симпатических нервов*. Например, раздражение парасимпатического блуждающего нерва вызывает уменьшение частоты и силы сердцебиений, сужение бронхов, усиление моторики желудка и кишечника и другие эффекты.

На органы, в которых имеются интрамуральные ганглии метасимпатической части ВНС, парасимпатическая нервная система может оказывать (в зависимости от функционального состояния иннервируемого органа) как возбуждающее, так и тормозящее влияние.

За счет парасимпатической нервной системы осуществляются рефлекторные реакции защитного характера, например сужение зрачка при вспышке яркого света. Происходят рефлекторные реакции, направленные на сохранение состава и свойств внутренней среды организма (возбуждение блуждающего нерва стимулирует процессы пищеварения и тем самым обеспечивает восстановление уровня питательных веществ в организме). Парасимпатическая нервная система оказывает пусковые влияния на деятельность органов, способствуя опорожнению желчного пузыря, мочеиспусканию, дефекации и т.д.

Симпатический и парасимпатический отделы ВНС взаимодействуют между собой на разных уровнях: на эффекторной клетке, на уровне нервных окончаний, в вегетативных ганглиях и на центральном уровне. Так, наличие у эффекторной клетки симпатической и парасимпатической иннервации обеспечивают возможность осуществления этой клеткой противоположных реакций. В сердце, желудочно-кишечном тракте, мышцах бронхов может наблюдаться реципрокное торможение выделения медиатора из адренергических и холинергических нервных окончаний.

3. Функции вегетативных ганглиев

Вегетативный ганглий (узел) – это орган с определенным местонахождением, формой, размерами, источниками кровоснабжения и иннервации. В вегетативный ганглий может входить от нескольких единиц до многих тысяч нейронов, что и определяет его размеры.

Одни ганглии видны невооруженным взглядом (ганглии симпатического ствола, чревные), другие (внутриорганные) различимы только под микроскопом.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Каждый ганглий покрыт соединительнотканной капсулой. Его кровоснабжение осуществляется ветвями близлежащих артерий. Вегетативные ганглии по локализации делятся на четыре группы:

1. Симпатические околопозвоночные (паравертебральные) ганглии, лежащие по сторонам от позвоночного столба и образующие симпатические стволы.

2. Симпатические предпозвоночные (превертебральные) ганглии, находящиеся впереди аорты одиночно или в виде групп возле ее ветвей (чревные, брыжеечные, подчревные и др.).

3. Конечные парасимпатические ганглии. Они располагаются либо вблизи иннервируемого органа (околоорганные), либо в его стенке (внутриорганные).

4. Интрамуральные (внутриорганные) ганглии энтеральной (метасимпатической) системы, расположенной в стенке пищевода, желудка и кишечника.

В отличие от спинномозговых и черепных узлов, которые принадлежат афферентному звену рефлекторной дуги, вегетативные ганглии расположены в эфферентном отделе рефлекторной вегетативной дуги. В них происходит переключение возбуждения с преганглионарного волокна на тело эффекторного (постганглионарного) нейрона. Полагают, что вегетативные ганглии являются нервными центрами, вынесенными на периферию.

Вегетативные ганглии играют важную роль в проведении, распределении и переработке поступающих в них импульсов, а также в осуществлении так называемых периферических (местных) рефлексов.

Для вегетативных ганглиев характерны следующие особенности проведения возбуждения.

1. Явление дивергенции, характеризующееся тем, что каждое преганглионарное волокно сильно ветвится и образует синапсы на многих нейронах ганглия. В результате нервные импульсы, поступающие по одному преганглионарному волокну, возбуждают большое количество ганглионарных нейронов. В конечном итоге возбуждается еще большее количество мышечных и железистых клеток эффекторного органа. В симпатических ганглиях каждое пресинаптическое волокно иннервирует большое количество (до 30) постганглионарных нейронов. Поэтому возбуждение, которое поступает по преганглионарным волокнам из спинного мозга, после ганглия широко распространяется на периферию (явление мультипликации) и носит генерализованный характер. В парасимпатических ганглиях количество постганглионарных нейронов, которые иннервируются одним преганглионарным волокном, значительно ниже (3–4) и в них мультипликация меньше.

БрГУ имени А.С. Пушкина

2. Широкая конвергенция: на одном ганглионарном нейроне сходится множество преганглионарных волокон.

3. Пространственная и временная суммация нервных импульсов.

4. Низкая лабильность – частота импульсов, генерируемых нейроном ганглия не более 10–15 Гц, хотя по преганглионарным волокнам может поступать до 100 имп/с. Тем не менее, такой частоты вполне достаточно, так как, например, для поддержания тонуса кровеносных сосудов достаточно 1–3 имп/с.

5. Синаптическая задержка более длительная (1,5–30 мс), чем в ЦНС и соматической нервной системе (0,3–0,5 мс).

6. Большая длительность ВПСП, выраженная следовая гиперполяризация, вследствие чего процессы торможения в вегетативных ганглиях более выражены.

7. Одиночные импульсы, поступающие по преганглионарным волокнам, не проводятся через ганглий. Высокая же частота импульсов частично блокируется, в результате чего постганглионарные волокна возбуждаются в более редком ритме. Повышение частоты стимуляции преганглионарных волокон до 100 имп/с вызывает полную блокаду проведения возбуждения через ганглий. Таким образом, для вегетативных ганглиев характерно явление трансформации ритма в сторону его снижения. Подобный ритм является наиболее адекватным для регуляции, например, гладких мышц, которые медленно сокращаются.

Кроме вышеперечисленных особенностей, энтеральным (интрамуральным) ганглиям метасимпатической системы присуща высокая степень автономии. В ганглиях межмышечного и подслизистого сплетений стенки кишечника содержатся особые нервные клетки – водители ритма, которые управляют сократительными ритмами гладких мышц органов пищеварения. В интрамуральных ганглиях, как и в некоторых других, замыкаются «местные» рефлекторные дуги.

Окончания преганглионарных волокон как симпатической так и парасимпатической нервной системы в синапсах вегетативных ганглиев выделяют ацетилхолин. Он взаимодействует с Н-холинорецепторами (никотин-чувствительные рецепторы) нейронов вегетативных ганглиев. В результате этого происходит передача возбуждения с преганглионарного волокна на ганглионарный нейрон. Н-холинорецепторы ганглиев, как правило, не блокируются курареподобными веществами, но блокируются под влиянием ганглиоблокаторов, например, бензогексония. Кроме того в вегетативном ганглии имеются нейропептиды: метэнкефалин, нейротензин, холецистокинин, вещество Р, которые оказывают модулирующее действие.

Постганглионарные волокна симпатической нервной системы, как правило, являются моноаминенергическими. Основным медиатором явля-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ется норадреналин – 90 %, а также адреналин – 7 % и дофамин – 3 %. Исключение составляют постганглионарные симпатические волокна потовых желез, в окончаниях которых выделяется ацетилхолин, который взаимодействует с М-холинорецепторами (мускаринчувствительными), вызывает возбуждение потовых желез и потоотделение.

Норадреналин – медиатор стойкий, длительно проявляет свою активность. Связывается с α- и β-адренорецепторами органов-эффекторов. Адренорецепторы имеются не только на органах, иннервируемых симпатическими волокнами (сердце, жировая ткань, сосуды, мышца-дилататор зрачка, матка, семявыносящий проток, кишечник), но и вне синапсов (на тромбоцитах, на клетках желез).

Постганглионарные волокна парасимпатической нервной системы являются холинергическими. Ацетилхолин, выделяясь в нервных окончаниях, взаимодедйствует с М-холинорецпторами эффекторного органа.

Вегетативные ганглии выполняют следующие функции.

1. Передача возбуждения от преганглионарных нейронов на постганглионарные. Вместе с тем, в некоторых ганглиях симпатической и парасимпатической нервной системы показано наличие передачи возбуждения от рецепторов, расположенных во внутренних органах, к ЦНС.

2. Рефлекторная функция. В основе этой функции лежит передача возбуждения с афферентных нейронов на эфферентные, т.е. вегетативные ганглии принимают участие в реализации истинных периферических рефлексов. В пределах метасимпатической нервной системы органа осуществляются внутриорганные рефлексы, например, обеспечивающие перистальтику кишечника. Они поддерживают автономную работу органа после перерезки симпатических и парасимпатических нервов.

Также обнаружены межорганные рефлексы, осуществляющиеся за счет рефлекторных дуг, которые замыкаются на уровне вегетативного ганглия без подключения центров спинного и головного мозга. Благодаря межорганным рефлексам ЦНС освобождается от переработки избыточной информации. Кроме того, после выключения связи органа с ЦНС, например, при травме спинного мозга, вегетативные ганглии обеспечивают автономное функционирование и относительную надежность регуляции физиологических функций органа.

У нейронов, тела которых находятся в вегетативных ганглиях, могут осуществляться аксон-рефлексы. Аксон-рефлекс – это рефлекторная реакция в пределах разветвления одного аксона без участия тела нейрона за счет распространения возбуждения с одной ветви аксона на другую.

3. Рецепторная функция. Благодаря этой функции ЦНС получает информацию о процессах, протекающих в самом ганглии.

БрГУ имени А.С. Пушкина

4. Интегративно-координационная функция. Эта функция наиболее хорошо выражена в интрамуральных ганглиях парасимпатической нервной системы и в метасимпатической нервной системе.

Необходимо подчеркнуть, что механизмы регуляции вегетативных функций имеют *многоуровневую иерархическую структуру.* Первым низшим уровнем этой иерархии являются внутриорганные периферические рефлексы, замыкающиеся в интрамуральных ганглиях ВНС. Второй уровень представляют рефлекторные реакции, замыкающиеся в превертебральных и паравертебральных симпатических ганглиях солнечного сплетения, симпатического ствола и др. Большой вклад в изучение этих рефлексов, как и в целом вегетативных ганглиев, внесли ученые Института физиологии Академии наук БССР под руководством академика И.А. Булыгина. Третьим уровнем указанной иерархии являются низшие вегетативные центры в спинном, продолговатом и среднем мозге. Высшие уровни регуляции вегетативных функций представлены центрами, находящимися в ретикулярной формации, мозжечке, гипоталамусе, подкорковых ядрах, лимбической системе и коре больших полушарий.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие функции выполняет вегетативная нервная система?
2. Какие отличия имеют рефлекторные дуги ВНС от дуг соматических рефлексов?
3. Чем различаются между собой симпатический и парасимпатический отделы ВНС?
4. Укажите различия между симпатическим и парасимпатическим отделами ВНС.
5. Где расположены центральные части симпатического и парасимпатического отделов ВНС?
6. Какое действие на функции организма оказывает симпатическая нервная система?
7. В чем заключается адаптационно-трофическая функция симпатической нервной системы?
8. Какие функции в организме выполняет парасимпатическая нервная система?
9. Как по локализации подразделяют вегетативные ганглии?
10. Какие особенности проведения возбуждения характерны для вегетативных ганглиев?
11. Какие функции выполняют вегетативные ганглии?

БрГУ имени А. С. Пушкина

Лекция 9. Строение мышц. Механизм мышечного сокращения

План лекции:

1. Структурно-функциональная организация скелетных мышц. Виды и режимы сокращения мышц.
2. Механизм и энергетика мышечного сокращения.
3. Особенности структуры и функций гладких мышц.

Основные термины на туркменском языке

1. Абсолютная сила мышцы – myşsanyň doly güýji
2. А-диск – A-disk
3. Актин – aktin
4. Актомиозин – aktomiosin
5. Анаэробный – anaerob
6. Ауксотонический (смешанный) – auksotoniçeskiý (garyşyk)
7. Аэробный – aerob
8. Внутренние органы – içerki organlary
9. Гладкий тетанус – tekiz tetanus
10. Гликогенолиз (расщепление гликогена) – glikogenolysis (glikogen bölmünme)
11. Гликолиз (расщепление глюкозы) – glýukolysis (glýukoza bölmünme)
12. Гребок – küreklemegiň çalymy
13. Зубчатый тетанус – dişli tetanus
14. Изометрический – isometrik
15. Изотонический – isotonik
16. Иннервация (снабжение нервами) – nerwasiýa (üpjün etme nerwleri)
17. Концевая цистерна – ahyrky sisterna
18. Конфигурация – konfigurasiýa
19. Концентрический – konsentrik; umumy merkezli
20. Кровеносные сосуды – gan aýlanyş damarlary
21. Метасимпатическое нервное волокно – metasimpatik nerw süýümleri
22. Миоглобин – myoglobin
23. Миозин – myosin
24. Миофибрилла (тонкое мышечное волоконце) – myofibril (inçe myşsa süýümi)
25. Миофиламент (протофибрилла) – myşsa filament (protofibril)
26. Мочевой пузырь – peşew haltasy
27. Нейромоторный – neýrohereketlendiriji
28. Нейромоторная единица – neýrohereketlendiriji birligi
29. Нексус (щелевидное соединение) – (yşgalaň birleşdirme)
30. Н-зона – H-zona

БрГУ имени А.С. Пушкина

31. Нитевидный – sapaga meňzeş
32. Оболочка – perde; barda
33. Одиночное сокращение – ýeke gysgaltma
34. Относительная сила мышцы – myşsa otnositel güýç
35. Парасимпатические нервы – parasimpatik nerwler
36. Пейсмекер (водитель ритма) – (ritm sürüji)
37. Переходный – geçilýän
38. Пессимум – pessimum
39. Пластичность – süýgeşiklik
40. Поперечник – inlilik; giňlik
41. Поперечный мостик – keseligine köprüjik
42. Продольный – dik; dikligine; uzaboýuna; boýuna
43. Продольная трубочка – dikligine turba
44. Произвольная мышечная сила – myşsa erkin güýç
45. Рабочая гипертрофия – işçiler gipertrofiýa
46. Радужная оболочка глаза – gözüň älemgoşar bardasy
47. Расслабленный – gowşak
48. Растяжимость – süýnmeklik; süýnüjilik;
49. Ресинтез (обратный синтез; восстановление) – (sintez yzyna; dikeltme)
50. Сарколемма – sarkolemma
51. Саркомер – sarkomere
52. Саркоплазма – sarkoplasm
53. Саркоплазматический ретикулум – sarkoplazmatik çyzmyk
54. Субъединица (часть крупной единицы) – subbirlik (iri birlik bölegi)
55. Теория скольжения нитей – teoriýa typma sapak
56. Тетаническое сокращение – tetanus
57. Тонический – tonik
58. Тропомиозин – tropomyosin
59. Тропомиозин-связывающая (связывает тропомиозин) – (tropomyosin daňmak)
60. Тропонин – troponin
61. Шаровидный – şar şekilli; şar görnüşli; togalak
62. Эксцентрический – ekssentrik

БрГУ имени А.С. Пушкина

1. Структурно-функциональная организация скелетных мышц. Виды и режимы сокращения мышц

Любой двигательный акт человека осуществляется благодаря сократительной деятельности скелетных мышц, управляемых центральной нервной системой. Структурной и функциональной единицей скелетной мышцы является поперечнополосатое мышечное волокно, имеющее диаметр от 10 до 100 мкм и длину 2–3 см. Каждое волокно – это многоядерное

образование, возникающее в раннем онтогенезе, еще до рождения ребенка, из слияния клеток-миобластов. Снаружи волокно покрыто оболочкой – *сарколеммой*. Внутри находится цитоплазма, называемая *саркоплазмой*. В саркоплазме расположены *саркоплазматический ретикулум* и сократительный аппарат мышечного волокна – *миофибриллы*. Миофибриллы имеют вид тонких нитей диаметром порядка 1 мкм, расположенных в саркоплазме вдоль волокна. В одном мышечном волокне может содержаться несколько сотен миофибрилл.

На всем своем протяжении миофибрилла состоит из повторяющихся участков – *саркомеров* длиной примерно по 2,5 мкм. В световой микроскоп видно (рис. 45, *а*), что по краям саркомера расположены светлые изотропные участки, которые у соседних саркомеров смыкаются в I-диски, а в центре находится темный анизотропный участок – А-диск.

Саркомеры отделены друг от друга тонкими мембранами – Z-линиями, или Z-дисками. В поперечнополосатых (исчерченных) мышечных волокнах в соседних миофибриллах одноименные диски расположены на одном уровне, что придает волокнам регулярную поперечную полосатость (исчерченность).

С. Пушкина

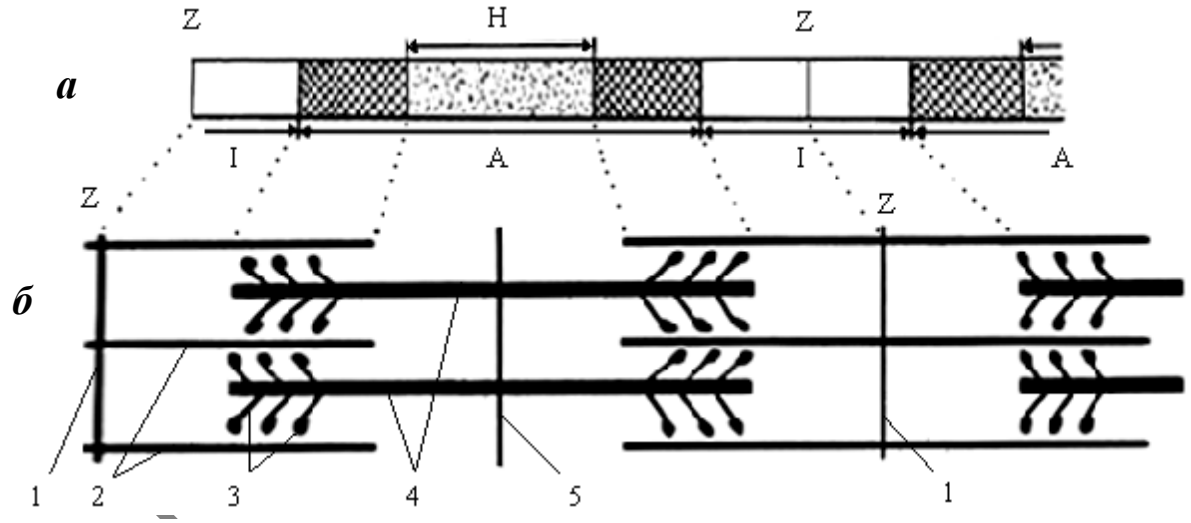

Рис. 45. Строение саркомера:

а – вид участка миофибриллы в световой микроскоп со светлыми (*I*) дисками, темными (*A*) дисками, *Z*-линиями и *H*-зонами; *б* – вид в электронный микроскоп: *1* – *Z*-линии; *2* – тонкие (актиновые) миофиламенты; *3* – поперечные миозиновые мостики; *4* – толстые (миозиновые) миофиламенты; *5* – *M*-линия

На электронных микрофотографиях видно (рис. 45, *б*), что в темном А-диске расположены толстые, или миозиновые, нити (*миофиламенты, протофибриллы*), состоящие из белка *миозина* и имеющие диаметр примерно 10 нм и длину 1,6 мкм. Миозиновые миофиламенты имеют отходя-

щие под углом выступы – *поперечные мостики*. На каждом миозиновом миофиламенте насчитывается около 500 мостиков. В середине саркомера видна тонкая темная М-линия, представляющая собой мембрану, которая, по-видимому, скрепляет вместе толстые нити.

В светлых I-дисках находятся тонкие миофиламенты, состоящие из белков *актина*, *тропонина* и *тропомиозина*. Актин составляет большую часть тонких миофиламентов и поэтому их называют актиновыми. Актиновые миофиламенты соседних саркомеров прикреплены к Z-линии. Белки миозин и актин часто называют сократительными белками. Тропонин и тропомиозин в процессах сокращения и расслабления мышцы играют регуляторную роль.

Миозиновые и актиновые миофиламенты расположены в саркомере параллельно, так, что тонкие нити могут скользить относительно толстых и заходить дальше в А-диск, что и происходит при сокращении мышцы. В расслабленной мышце концы тонких и толстых миофиламентов в малой степени перекрывают друг друга. Зона перекрывания в А-диске в световом микроскопе видна более темной (рис. 45, *а*), чем центральная Н-зона, в которой нет актиновых миофиламентов. При сокращении мышцы актиновые миофиламенты задвигаются между миозиновыми. Длина I-диска и Н-зона может уменьшаться до нуля, и саркомер становится короче.

Сарколемма мышечного волокна имеет регулярные Т-образные впячивания (*Т-система*), имеющие вид поперечных трубочек, идущих вглубь волокна, перпендикулярно его продольной оси. Поперечные трубочки находятся в мышце млекопитающих примерно на границе А- и I-дисков и подходят к каждой миофибрилле.

Вдоль мышечного волокна в саркоплазме между миофибриллами расположены системы продольных трубочек *саркоплазматического ретикулума*. Каждая такая система продольных трубочек – это разветвленная, но замкнутая система, не соединяющаяся с внеклеточной средой. Продольные трубочки на концах имеют расширения в виде пузырьков (концевые цистерны). В трубочках с цистернами хранятся ионы Ca^{2+}. Концентрация Ca^{2+} в трубочках и цистернах достигает 10^{-4} моль/л. Цистерны примыкают к поперечным трубочкам Т-системы.

2. Механизм и энергетика мышечного сокращения

Сократительные функции внутриклеточных органоидов, клеток, тканей и органов направлены на удовлетворение потребностей организма. Среди разнообразных форм сокращений ведущую роль играют мышечные сокращения. Главной особенностью скелетных мышц является то, что они в организме подчиняются произвольному контролю.

БрГУ имени А.С. Пушкина

В настоящее время наиболее распространенной теорией, объясняющей процесс сокращения мышцы, является *теория скольжения нитей* (А. Хаксли и Д. Хансон). Согласно этой теории, сокращение мышцы обусловлено уменьшением длины саркомеров вследствие задвигания (скольжения) тонких миофиламентов дальше между миозиновыми. Механизм процессов, происходящих при мышечном сокращении следующий. Поступивший в нервно-мышечный синапс нервный импульс вызывает выделение из нервного окончания медиатора ацетилхолина. Ацетилхолин действует на сарколемму и изменяет ее проницаемость для ионов. В результате происходит деполяризация сарколеммы и возникает потенциал действия, который распространяется по мембранам поперечных трубочек Т-системы вглубь мышечного волокна.

Предполагают, что поперечная трубочка образует электрический синапс на концевой цистерне продольной трубочки саркоплазматического ретикулума. Потенциал действия переходит на мембрану продольных трубочек, возбуждает ее, что в конечном итоге приводит к выходу ионов Ca^{2+} из цистерн и трубочек в саркоплазму. В результате концентрация Ca^{2+} в саркоплазме увеличивается с 10^{-8} моль/л до 10^{-6} моль/л. Ионы кальция проникают в миофибриллу и действуют на белок тропонин, входящий в состав тонких миофиламентов.

Тонкий миофиламент состоит из двух закрученных одна вокруг другой цепей шаровидных молекул актина (рис. 46). В желобках между цепями актина лежат нитевидные молекулы тропомиозина. Через одинаковые промежутки (примерно через 40 нм) на нитях тропомиозина располагаются сферические молекулы тропонина. Молекулы тропонина имеют тропомиозин-связывающие субъединицы, к которым прикреплены молекулы тропомиозина, и кальций-связывающие субъединицы.

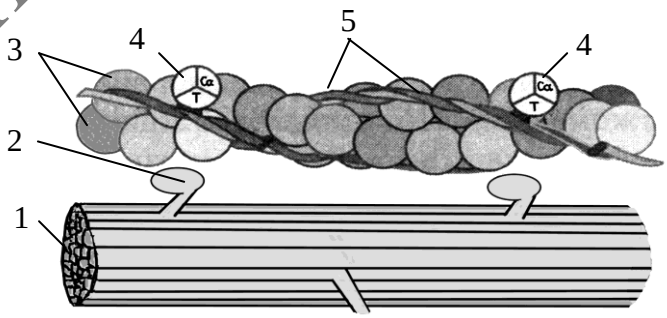

Рис. 46. Строение актинового и миозинового миофиламентов (продольное сечение):

1 – миозиновый миофиламент; *2* – поперечный мостик; *3* – две закрученные цепи молекул актина; *4* – сферические молекулы тропонина; *5* – нитевидные молекулы тропомиозина

Если к мышце не поступают нервные импульсы и мышечное волокно не возбуждено, то миофибриллы находятся в расслабленном состоянии. Ионы кальция в это время находятся преимущественно в цистернах и трубочках саркоплазматического ретикулума, а в миофибриллах их концентрация очень мала. При практическом

БрГУ имени А. С. Пушкина

отсутствии ионов Ca^{2+} в миофибрилле длинные молекулы тропомиозина располагаются так (рис. 47, *а*), что препятствуют контакту и прикреплению поперечных миозиновых мостиков к актиновым миофиламентам.

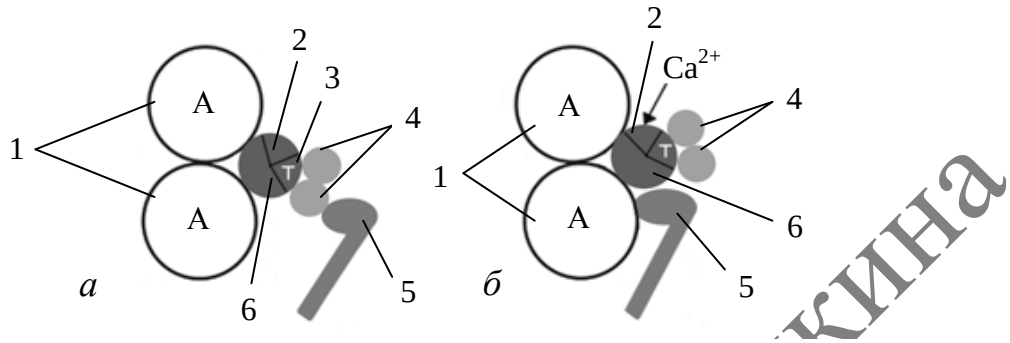

Рис. 47. Участие белков тропонина и тропомиозина в мышечном сокращении (поперечное сечение миофибриллы):

а – расположение молекул при расслабленном состоянии миофибриллы, *б* – при сокращении миофибриллы. *1* – поперечный разрез шаровидных молекул актина, составляющих двойную цепь; *2* – кальций-связывающая субъединица молекулы тропонина; *3* – тропомиозин-связывающая субъединица молекулы тропонина; *4* – поперечный разрез нитевидных молекул тропомиозина; *5* – головка поперечного миозинового мостика; *6* – поперечный разрез молекулы тропонина

При возбуждении мышечного волокна вышедшие из продольных трубочек и проникшие внутрь миофибриллы ионы Ca^{2+} связываются с кальций-связывающей субъединицей молекулы тропонина. В результате молекула тропонина изменяет свое положение (поворачивается) и смещает в сторону нитевидные молекулы тропомиозина (рис. 47, *б*). Устраняется препятствие для контакта поперечного миозинового мостика с актиновой цепью. Миозиновый мостик соединяется с актином, образуя белок *актомиозин*.

Образование актомиозина приводит к изменению конфигурации мостика – он сгибается и перемещает актиновый миофиламент (делает «гребок») на один шаг длиной примерно 20 нм (рис. 48).

В головках поперечных мостиков содержится фермент, который при контакте головки мостика с молекулой актина расщепляет АТФ, содержащейся в мышечном волокне. Возможно, таким ферментом является актомиозин. В результате высвобождается энергия. Высвободившаяся энергия израсходуется на «гребковые движения» мостиков и на работу «*кальциевого насоса*». «Кальциевый насос» начинает откачивать ионы Ca^{2+} обратно в цистерны саркоплазматического ретикулума.

Как только концентрация ионов Ca^{2+} в миофибрилле упадет ниже 10^{-8} моль/л, молекулы тропонина возвращаются (поворачиваются) в первоначальное положение и толкают нить тропомиозина навстречу миозино-

БрГУ имени А. Пушкина

вому мостику. В результате этого сцепление мостика с актиновой цепью разрывается и «гребок» заканчивается. С мостиком соединяется новая молекула АТФ. Мостик принимает первоначальное положение и готов для сцепления с новым участком актиновой цепи и для нового «гребка».

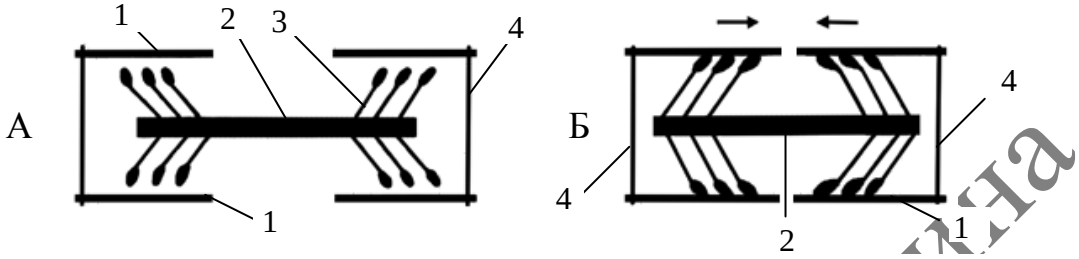

Рис. 48 – Модель механизма скольжения актиновых миофиламентов:
А – до «гребкового движения»; *Б* – во время «гребковых движений» миозиновых мостиков. *1* – актиновые миофиламенты; *2* – миозиновые миофиламенты; *3* – поперечные мостики с головками на концах; *4* – линия *Z*

Прямым источником энергии для мышечного сокращения является АТФ, без непосредственного соединения которой с миозиновыми мостиками не происходит «гребковых движений» и нет мышечного сокращения. Однако содержание АТФ в мышце невелико и достаточно для интенсивной работы примерно в течение 1 секунды. Предполагают, что на одно гребковое движение одного мостика тратится одна молекула АТФ.

Поэтому в мышце происходит постоянное восстановление или ресинтез АТФ, расщепившейся до АДФ. Энергия для ресинтеза АТФ выделяется в мышце в результате *анаэробных* и *аэробных* процессов (рис. 49). К анаэробным процессам относятся: 1) распад *креатинфосфата* (КФ); 2) бескислородное *расщепление гликогена* (гликогенолиз); 3) бескислородное *расщепление глюкозы* (гликолиз).

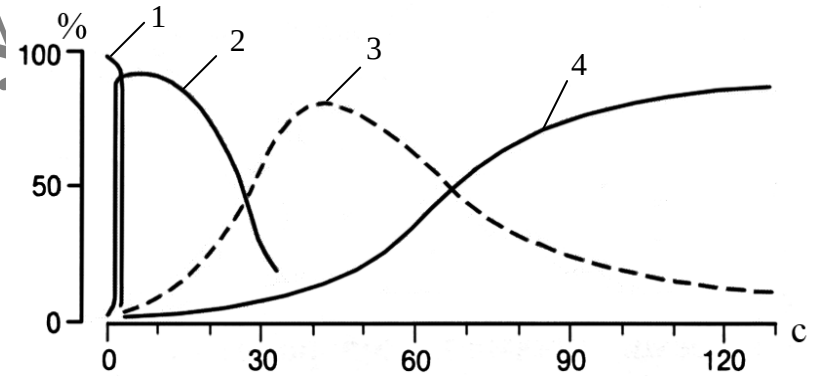

Рис. 49. Участие различных веществ в общем обеспечении мышцы энергией в начале легкой работы:
1 – распад АТФ; *2* – распад креатинфосфата; *3* – анаэробный распад глюкозы и гликогена; *4* – аэробные процессы (окисление углеводов, жиров и белков)

БрГУ имени А.С. Пушкина

КФ – это первый энергетический резерв мышцы. При расщеплении КФ до креатина и свободного фосфата выделяется энергия, являющаяся быстрым источником восстановления АТФ. Запасы КФ в мышце ограничены. Их достаточно для обеспечения работы мышцы примерно в течение 5–15 секунд. Энергия для ресинтеза КФ и АТФ высвобождается при гликогенолизе и гликолизе.

Гликолиз и гликогенолиз протекают в основном в тех случаях, когда сокращающиеся мышцы испытывают недостаток в снабжении кислородом. При этом образуется молочная кислота, что ведет к сдвигу pH в кислую сторону. По мере накопления молочной кислоты происходит угнетение активности (вплоть до полного торможения) гликолитических ферментов и скорость гликолиза уменьшается. Поэтому при гликолизе и гликогенолизе образуется не очень много АТФ.

Основное количество энергии, необходимой для ресинтеза АТФ, во время длительной работы при условии непрерывного поступления кислорода в митохондрии мышечных клеток высвобождается при аэробных процессах, т.е. при окислении белков, жиров и углеводов.

3. Типы и режимы сокращения мышц. Особенности структуры и функций гладких мышц

Типы и режимы сокращения мышц. Сокращение скелетных мышц происходит в ответ на нервные импульсы, поступающие от иннервирующих мышцы нейронов, которые называют *мотонейронами*. Мотонейрон вместе со всеми мышечными волокнами, которые он иннервирует, называют *нейромоторной*, или *двигательной единицей* (рис. 50). В различных мышцах количество мышечных волокон в нейромоторной единице различно. Например, в мышцах, двигающих глазное яблоко, их 3–6, в пальцах руки – 10–25, а в икроножной мышце ног – до 7 тыс.

По функциональным свойствам двигательные единицы подразделяют на: 1) *фазные* нейромоторные единицы, участвующие в осуществлении быстрых движений; 2) *тонические* нейромоторные единицы, осуществляющие медленные реакции и обеспечивающие тонус мышц; 3) *переходные* нейромоторные единицы, которые могут функционировать и как фазные и как тонические. В фазные нейромоторные единицы входят главным образом белые мышечные волокна, которые содержат много миофибрилл, гликогена и гликолитических ферментов, но очень мало миоглобина. Тонические нейромоторные единицы включают в основном красные мышечные волокна, содержащие большое количество миоглобина и митохондрий.

Среди мышечных волокон различают экстрафузальные и интрафузальные, тонические и фазные, быстрые и медленные. Интра-

БрГУ имени А.С. Пушкина

фузальные мышечные волокна вместе с чувствительными нервными окончаниями формируют мышечные веретёна – рецепторный аппарат, формирующий и передающий в ЦНС информацию о величине растяжения скелетной мышцы. Экстрафузальные мышечные волокна образуют основную массу мышцы и выполняют всю работу, необходимую для движения и поддержания позы.

Экстрафузальные мышечные волокна подразделяют на фазные, осуществляющие энергичные и быстрые сокращения, и тонические, поддерживающие статическое напряжение, или мышечный тонус. Поддержание мышечного тонуса достигается преимущественной активностью красных мышц, содержащих большое количество миоглобина и имеющих низкую скорость распространения возбуждения и развития сокращения.

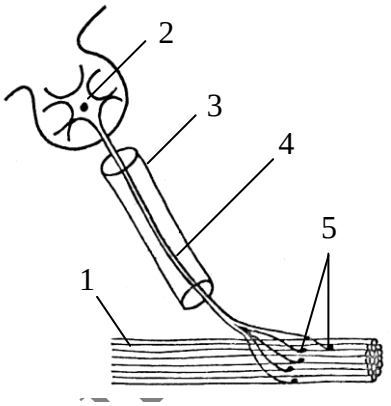

Рис. 50. Схема нейромоторной единицы:
1 – мышечные волокна; *2* – мотонейрон в нервном центре (переднем рогу спинного мозга); *3* – нервный ствол; *4* – отдельное нервное волокно; *5* – нервно-мышечные синапсы

По скорости сокращения различают быстрые и медленные мышечные волокна. Быстрые мышечные волокна содержат миозин с высокой АТФ-азной активностью, медленные мышечные волокна – миозин с низкой АТФ-азной активностью.

В результате сокращения в мышечных волокнах возникает напряжение, которое может реализовываться по-разному. Если внешняя нагрузка меньше, чем напряжение сокращающейся мышцы, то мышца укорачивается и вызывает движение. Такой тип сокращения называется *концентрическим*. Если внешняя нагрузка больше, чем напряжение, развиваемое мышцей во время сокращения, то такая мышца растягивается. Это *эксцентрический* тип сокращения. Концентрический и эксцентрический типы сокращения, при которых не меняется напряжение мышцы, но изменяется ее длина, объединяют в *изотонический* тип сокращения. Он наблюдается при динамической работе.

Сокращение мышцы, при котором она развивает напряжение, но не изменяет своей длины, называется *изометрическим* (например, при удержании груза в одном положении). Изометрические сокращения наблюдаются при статических нагрузках. Чаще всего наблюдается *ауксотонический* (смешанный) тип сокращения, при котором изменяются напряжение и длина мышц.

В зависимости от частоты импульсов, поступающих от мотонейрона, мышечные волокна нейромоторной единицы могут работать в двух режи-

БрГУ имени

мах – режиме *одиночных сокращений* и режиме *тетанического сокращения*. При низкой частоте раздражения мышцы или редкого поступления к ней нервных импульсов мышечные волокна после предыдущего сокращения успевают полностью расслабиться до следующего раздражения или прихода следующего импульса. В этом случае наблюдаются одиночные сокращения мышцы (рис. 51, А).

При бóльшей частоте поступающих импульсов мышца, не успев полностью расслабиться после предыдущего импульса, вновь сокращается на следующий импульс. В этом случае наблюдается *зубчатый тетанус* (рис. 51, Б).

Если импульсы поступают к мышце с еще бóльшей частотой, то мышца не успевает расслабляться и находится в сокращенном состоянии. В этом случае наблюдается *гладкий тетанус* (рис. 51, В) и такая частота для сокращения мышцы является оптимальной (оптимум).

Однако при чрезвычайно высокой частоте раздражения сокращения мышцы ослабевают и она перестает отвечать на раздражение, что получило название пессимум (рис. 51, Г). Явление оптимума и пессимума частоты раздражений открыл русский физиолог Н.Е. Введенский.

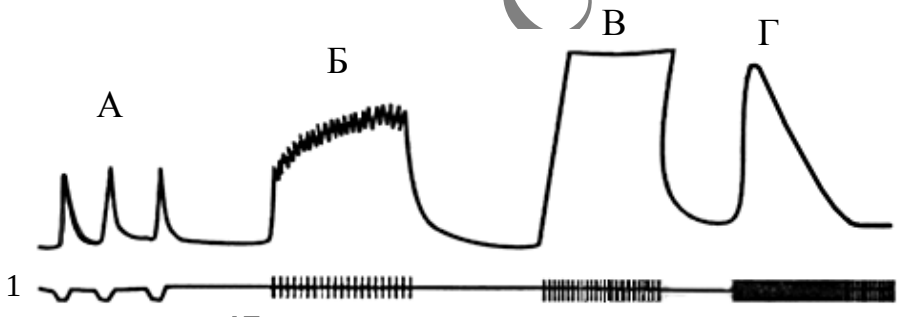

Рис. 51. Режимы сокращения мышечных волокон:
А – одиночные сокращения; *Б* – зубчатый тетанус; *В* – гладкий тетанус; *Г* – пессимум. *1* – отметка частоты нанесения раздражения

Мышцы преобразуют химическую энергию в механическую работу или напряжение. Наибольшую работу мышца производит при средних нагрузках и средних скоростях сокращения (закон средних нагрузок). Величина выполненной работы зависит от механических свойств мышцы – растяжимости, упругости и вязкости.

Растяжимостью называют свойство мышцы удлиняться под влиянием нагрузки. Красные мышечные волокна растягиваются больше, чем белые, мышцы с параллельным ходом волокон удлиняются больше, чем перистые. Упругость мышцы проявляется в напряжении, когда мышца растягивается под действием нагрузки, и в ее способности восстанавливать первоначальную длину после устранения нагрузки. Вязкость мышцы вызывает потери энергии при мышечном сокращении, идущие на преодоление

БрГУ С. Пушкина

вязкого трения. Предполагается, что трение возникает между нитями актина и миозина при сокращении мышцы, а также между возбужденными и невозбужденными волокнами мышцы.

Максимальная сила мышцы зависит от числа мышечных волокон, составляющих данную мышцу, и от толщины этих волокон. Отношение максимальной силы мышцы к ее анатомическому поперечнику называется *относительной силой мышцы*. Анатомический (геометрический) поперечник мышцы – это площадь поперечного разреза мышцы, проведенного перпендикулярно ее длине (рис. 52).

Отношение максимальной силы мышцы к ее физиологическому поперечнику называется *абсолютной силой мышцы*. Физиологический поперечник мышцы – это площадь поперечного сечения мышцы, проведенного перпендикулярно ходу ее волокон. Увеличение поперечника мышцы происходит в результате мышечной тренировки и называется рабочей гипертрофией мышцы.

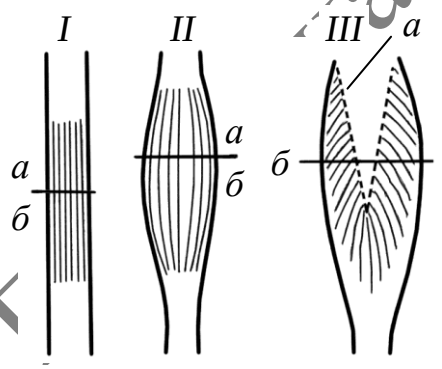

Рис. 52. Схема строения мышцы:
а – физиологический и анатомический (*б*) поперечники в параллельно волокнистой (*I*), веретенообразной (*II*) и перистой (*III*) мышцах

Мышечную силу человека измеряют при произвольном напряжении мышц и поэтому ее часто называют *максимальной произвольной мышечной силой*. Она зависит от координационных (нервных) факторов, к которым относятся механизмы управления мышечным аппаратом со стороны ЦНС, и от периферических, или мышечных, факторов.

К мышечным факторам относятся:

• количество всех волокон и число сокращающихся волокон в данной мышце;

• соотношение быстрых (белых) и медленных (красных) мышечных волокон (чем больше быстрых волокон в мышце, тем больше возможная ее сила сокращения);

• поперечное сечение мышцы;

• умеренное растяжение мышцы, которое увеличивает силу сокращения;

• функциональное состояние мышцы.

При длительной гипокинезии снижается скорость синтеза АТФ за счет ослабления процессов окислительного фосфорилирования, и возникает ослабление механизма образования энергии в организме. Одновременно происходят существенные изменения тканевого дыхания в мышцах, в частности, снижается скорость тканевого дыхания, уменьшается вклад

БрГУ имени А.С. Пушкина

жирных кислот в энергетику мышц и др. Одновременно с биохимическими изменениями в мышцах, сопровождающими гипокинезию, в них наступают структурные изменения и развивается атрофия мышц.

После перерезки нерва, иннервирующего мышцу (денервации) она больше не получает импульсов к сокращению, что необходимо для поддержания нормального размера мышцы. Начинается атрофия мышцы и спустя примерно два месяца в мышечных волокнах начинают выявляться дегенеративные изменения. Если иннервация мышцы будет восстановлена в течение трех месяцев, то возможно полное восстановление ее функции. Позже этого срока способность к восстановлению постепенно снижается, а через 1–2 года после денервации становится невозможной, т.к. большинство мышечных волокон разрушаются и замещаются фиброзной и жировой тканью.

Особенности структуры и функций гладких мышц. Гладкие мышцы образуют мышечный слой стенок желудка, кишечника, кровеносных сосудов, мочевого пузыря и других внутренних органов. Гладкая мышечная ткань состоит из веретенообразных одноядерных мышечных клеток. Некоторые клетки в гладких мышцах связаны между собой контактами – нексусами, имеющими малое электрическое сопротивление. В гладких мышцах саркомеры в миофибриллах расположены неупорядоченно, поэтому они не имеют поперечной исчерченности (полосатости). Гладкие мышцы иннервированы симпатическими, парасимпатическими и метасимпатическими нервными волокнами.

Среди клеток гладких мышц есть клетки-пейсмекеры, способные к спонтанной самопроизвольной медленной деполяризации мембраны и возникновению потенциалов действия. Возбуждение распространяется со скоростью 5–10 см/с на остальные гладкомышечные клетки и обусловливает миогенный тонус гладких мышц. Потенциал действия вызывает сокращение гладкомышечной клетки длительностью несколько секунд.

Клетки гладких мышц обладают большой пластичностью и растяжимостью. Будучи растянутыми до определенной степени, они начинают деполяризоваться и отвечать на это растяжение сокращением, что лежит в основе периферической саморегуляции гладких мышц. Например, стенки мочевого пузыря, растянутые мочой до некоторой величины, начинают сокращаться. В некоторых гладких мышцах (радужной оболочки глаза, артерий и др.), имеющих более густую иннервацию и меньше нексусов, тонус поддерживается в основном в результате поступающих нервных импульсов.

В гладкомышечных клетках кальциевый насос саркоплазматического ретикулума функционирует гораздо слабее, чем в клетках скелетных мышц, что отчасти является причиной медленного расслабления гладких мышц. Кальций-связывающей молекулой в клетках гладких мышц является не тропонин, а другой белок – кальмодулин.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Сила сокращения гладких мышц мало отличается от силы сокращения поперечно-полосатых мышц, но скорость сокращения в 10–100 раз ниже. Расход энергии у гладких мышц в 100–500 раз меньше, чем у поперечно-полосатых мышц.

Вопросы для самоконтроля

1. Каково строение саркомера по электронномикроскопическим данным?
2. Как разделяют нейромоторные единицы по функциональным свойствам?
3. Какие мышечные волокна различают в скелетных мышцах?
4. Охарактеризуйте типы и режимы сокращения мышц.
5. Что такое растяжимость, упругость и вязкость мышцы?
6. Как определяется относительная и абсолютная сила мышцы?
7. От каких факторов зависит максимальная произвольная мышечная сила?
8. Как происходит сокращение мышцы согласно теории скольжения нитей?
9. Какие источники энергии обеспечивают мышечные сокращения?
10. Укажите особенности структуры и функций гладких мышц.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Лекция 10. Регуляция мышечной деятельности. Двигательная активность организма

План лекции:

1. Регуляция мышечной деятельности.
2. Двигательная активность организма. Двигательные навыки.
3. Характеристика двигательной активности. Физическая работоспособность. Физическое утомление.

Основные термины на туркменском языке

1. Мышечный тонус – myşsa tonus
2. Поза тела – duruş beden; bedenin ozüni tutuşy
3. Замыкание – utgaşdyrma
4. Моторный (двигательный) центр – motor (hereket) merkezi
5. Мышечное веретено – myşsa süýüm
6. Обратная связь – gaýdyş baglanyşygy
7. Растяжение – çekip ýazma; çekme; ulaltma; giňeltme
8. Сегментарный аппарат – segmentar apparaty
9. Пирамидный путь – piramida ýoly
10. Экстрамирамидный путь – ekstrapiramida ýoly
11. Интрафузальные мышечные волокна (мышечные волокна – выполняют функции рецепторов растяжения) intrafusal myşsa süýümleri (myşsa süýümleri – ýerine ýetirmek funksiýalary reseptor süýnme)
12. Экстрафузальные мышечные волокна (рабочие волокна – обеспечивают сокращение мышц) – ekstrafusal myşsa süýümleri (işçiler süýümleri, üpjün etmek gysgaltma myşsalary)
13. Уровень – dereje
14. Хранилище – saklanýan jaý; saklawhana
15. Двигательная команда – hereket komanda
16. Замысел движения – hereketi niýet
17. Иерархия – ıýerarhiýa; köpbasgançaklylyk
18. Гибкость – maýyşgaklyk; çeýelik
19. Пластичность – plastikligi; süýgeşiklik; maýyşgaklyk; çeýelik
20. Двигательные навыки – hereket endikleri
21. Оперантный – operasiýa arkaly; operasiýa ýoly bilen; operasiýa üsti bilen
22. Динамический (моторный) стереотип – dinamiki (hereketlendiriji) stereotip
23. Сенсорная коррекция – sensory düzetme
24. Многофазный – köp fazaly; birnäçe fazadan geçýän
25. Экстраполяция (перенос) – (geçirme; göçürme)
26. Генерализация (расширение действия в организме) – (organizmyň

БрГУ имени А.С. Пушкина

içindäki giňeltme hereketi)
27. Концентрация – konsentrirleme; toplama; ýygnama; jemleme; toplanma; jemlenme
28. Первичный автоматизм – ilkinji alaçsyz hereket
29. Вторичный автоматизм – gaýtadan alaçsyz hereket
30. Сознательный контроль – düşünjeli kontrol
31. Устойчивость навыка – endikleri mäkämlik
32. Работоспособность – işe ýarawlylyk; zähmet çekip bilmeklik
33. Выносливость – berdaşlylyk; çydamlylyk; dözümlilik
34. Энергетические ресурсы – energiýa resurslary
35. Анаэробная работоспособность – anaerob işe ýarawlylyk
36. Аэробная работоспособность – aerob işe ýarawlylyk
37. Смешанная работоспособность – çaknyşdyrylan işe ýarawlylyk
38. Циклический – siklli; sikllеýin; döwürleýin; gaýtalanýan
39. Глобальный – global; hemme taraplaýyn; ähli zady içine alýan
40. Газообмен – gaz çalyşygy
41. Ресинтез (обратный синтез; восстановление) – (sintez yzyna; dikeltme)
42. Потребление – ulanylma; peýdalanma; sarp edilme
43. Лабильность – durnuksyzlyk; üýtgäp durýanlyk
44. Утомление – ýadawlyk; argynlyk; ýadama; arma
45. Усталость – ýorgunlyk; ýadawlyk; argynlyk
46. Тренированность – werdiş edenlik; türgenlik; endik etdirilenlik
47. Задушение (удушение) – (bogma; bogup öldürme)
48. Засорение – hapalama; hapa etme; hapalanma; hapa edilme
49. Отравление – zäherleme; awulama; zäherlemeklik; awulamaklyk; zäherlenme; zäherlenmeklik
50. Переутомление – gaty ýadama; halys bolma; sütüniň süýnme
51. Перенапряжение – aşa agram salma; aşa salma; özüňe aşa salma
52. Тахикардия – tahikardiýa

1. Регуляция мышечной деятельности

За регуляцию мышечного тонуса, позы и движения отвечают разные отделы ЦНС от спинного мозга до коры больших полушарий. Выделяют три основных уровня регуляции организации движений: спинальный, стволовой и третий высший уровень – подкорковый и корковый. Каждый уровень представляет собой центр замыкания и интеграции двигательных рефлексов разной степени сложности. Низшие моторные уровни являются центрами относительно простых двигательных рефлексов, вызываемых строго определенными раздражителями и осуществляемых через постоянные рефлекторные пути. На более высоких уровнях происходит замыкание и интеграция более сложных рефлекторных реакций. Благодаря взаимо-

БрГУ имени А.С. Пушкина

действию между различными центральными структурами возможно большое разнообразие двигательных реакций. При управлении движениями высшие моторные центры оказывают на подчиненные им низшие двигательные центры влияния, которые вызывают перестройку в их работе.

Непрерывное поступление сенсорной информации своевременно обеспечивает моторные центры обратной связью, т.е. сведениями о том, как выполняется движение, каково положение головы и тела в пространстве, достигается или нет намеченная цель. В соответствии с этой информацией в выполняемые движения постоянно вносятся коррективы. Особая роль принадлежит импульсам, идущим от рецепторов мышц и вестибулярного аппарата. Большое значение в поддержании и регуляции мышечного тонуса имеют мышечные веретёна, расположенные среди мышечных волокон, и сухожильные рецепторы Гольджи, расположенные в сухожилиях.

Самый низший уровень в организации движения связан с двигательными системами спинного мозга. В передних рогах спинного мозга расположены альфа-мотонейроны, которые непосредственно управляют мышцами, и гамма-мотонейроны, посылающие аксоны к рецепторам растяжения – мышечным веретёнам. Также в спинном мозге находится огромное количество вставочных нейронов, образующих множество синапсов с другими нейронами.

Потоки нисходящих регулирующих влияний из структур головного мозга поступают к сегментарному аппарату спинного мозга двумя основными путями. По пирамидному пути возбуждения идут преимущественно к α-, а по экстрапирамидному пути к γ-мотонейронам.

Возбуждение α- и γ-мотонейронов происходит практически одновременно, но если активация α-мотонейронов тут же приводит к сокращению мышцы, то возбуждение γ-мотонейронов создает опережающую «настройку» мышечных веретён. Суть такой настройки заключается в повышении чувствительности веретён к растяжению в новом состоянии мышцы, когда она несколько сокращена. При этом происходит первичное сокращение интрафузальных мышечных волокон, иннервируемых γ-мотонейронами, возбуждение чувствительных окончаний γ-афферентных волокон с последующей активацией ими α-мотонейронов, что и приводит к сокращению всей мышцы. Совместная работа α- и γ-мотонейронов получила название альфа-гамма сопряжения, или альфа-гамма коактивации.

На спинальном уровне осуществляется наиболее простая форма автоматического регулирования состояния мышц – рефлекс на растяжение. В его основе лежит обратная связь от мышечных веретён к альфа-мотонейронам спинного мозга.

Второй уровень управления мышечным тонусом, позой и движениями – это ствол мозга, который включает продолговатый мозг, варолиев мост и средний мозг.

Продолговатый мозг усиливает спинномозговые тонические рефлексы преимущественно мышц разгибателей и тем самым обеспечивает противодействие силе гравитации. Также он является центром статических рефлексов позы, шейных и вестибулярных рефлексов. Совместно со средним мозгом обеспечивает осуществление лифтных, статических и статокинетических рефлексов.

Красные ядра среднего мозга усиливают активность мотонейронов и тонус мышц сгибателей и тормозят мышцы разгибатели. Черная субстанция среднего мозга участвует в регуляции тонуса мышц и различных тонких движений (например, пальцев рук).

Мозжечок участвует в регуляции позы, мышечного тонуса и равновесия, осуществляет координацию целенаправленных движений с рефлексами поддержания позы, производит исправления неточных медленных движений в ходе их выполнения. Он координирует быстрые целенаправленные движения, осуществляемые по команде из коры больших полушарий, является хранилищем центральных двигательных программ. Мозжечок обучается различным программам движения, а затем сохраняет их. В нем хранятся программы сложных и автоматически выполняемых двигательных актов. Он также корректирует выполнение двигательных программ.

Подкорковые узлы участвуют в интеграции тонических рефлексов. Они являются одним из уровней системы регуляции движений, передают в основном тормозные влияния к моторной коре и в ствол мозга. Подкорковые узлы служат важнейшим связующим звеном между ассоциативными и моторными областями коры больших полушарий, участвуют в создании программ целенаправленных движений.

Высший уровень регуляции движений – это кора больших полушарий, которая организует формирование программ движений и их реализацию. Зарождающийся в ассоциативных зонах коры замысел будущего движения превращается с участием подкорковых узлов, мозжечка и таламуса в двигательную программу, которая поступает в моторную кору. Нейроны моторной коры организуют целенаправленное движение с участием подкорковых узлов, мозжечка, красного ядра, вестибулярного ядра Дейтерса, ретикулярной формации, а также – с участием пирамидной системы, непосредственно воздействующей на альфа-мотонейроны спинного мозга. Корковое управление движениями возможно лишь при одновременном участии всех моторных уровней. Двигательная команда, передаваемая из коры головного мозга, оказывает воздействие через более низкие мо-

БрГУ имени А.С. Пушкина

торные уровни, причем каждый из них вносит свой вклад в окончательную двигательную реакцию. Без нормальной деятельности нижележащих моторных центров корковое моторное управление было бы несовершенным.

Кора больших полушарий регулирует силу спинномозговых и стволовых двигательных рефлексов, участвует в формировании и хранении программ сложных врожденных и всех приобретенных движений. Она обеспечивает выполнение целенаправленных произвольных двигательных актов. В коре формируется замысел или цель движения, происходит выбор программ движения, а также запуск сложных видов движений.

Двигательная активность постоянно согласуется с сенсорной информацией, обеспечивающей моторные центры разных уровней сведениями о ходе выполнения движений. Непосредственным распорядителем активности мышц являются мотонейроны спинного мозга. Их функциональное объединение со вставочными нейронами позволяет управлять определенной частью тела (рукой, ногой и т.д.). В каждом отдельном действии участвуют разные мышцы, причем одни из них сокращаются, а другие в то же время расслабляются, чтобы в результате произошло, например, сгибание или разгибание в суставе. Командные двигательные центры расположены в стволе мозга и моторных областях коры, которые связаны с локальными моторными системами спинного мозга нисходящими путями.

Структуры мозга, контролирующие тонус мышц, позу и движения тела организованы по иерархическому принципу с постепенным увеличением сложности сенсомоторной интеграции. На каждом иерархическом уровне реализуются собственные двигательные программы, и решаются собственные функциональные задачи. Разные уровни связаны параллельными путями друг с другом. Иерархия двигательных центров проявляется в том, что высшие центры могут отменить команды низших центров или поручить им выполнить собственную команду. Так, например, стволовые двигательные центры способны подчинять себе активность низших моторных систем спинного мозга, но сами бывают вынуждены подчиняться моторным областям коры. Это обеспечивает гибкость, пластичность и одновременно высокую надежность регуляции мышечной деятельности.

2. Двигательная активность организма. Двигательные навыки

Человек рождается, имея движения весьма ограниченные по количеству, и в особенности по сложности их координации. В связи с тем, что дозревание многих нервных центров происходит после рождения, даже ряд унаследованных безусловных относительно простых движений возникает у ребенка спустя некоторое время после появления на свет. Подавляющее же большинство двигательных актов, все более или менее сложные движения приобретаются человеком в процессе обучения. Поэтому у взрослого

БрГУ имени А.С. Пушкина

человека врожденные безусловнорефлекторные двигательные рефлексы играют лишь подчиненную роль.

Все более или менее сложные движения принадлежат не к унаследованным рефлексам, а к приобретенным. Они формируются в результате опыта, приобретаемого на протяжении индивидуальной жизни или вследствие специального обучения. Такие индивидуально приобретенные двигательные акты, компоненты которых вследствие тренировки в значительной степени автоматизированы, называются *двигательными навыками*. Физиологическим механизмом их формирования является образование временных связей, т.е. условных рефлексов.

Двигательные навыки человека характеризуются большим разнообразием. При выполнении двигательного навыка практически всегда происходит не простое повторение по условному сигналу ранее выработанной реакции, а образование *оперантных условных рефлексов*. Это вызвано тем, что в каждый текущий момент времени изменяется, пусть даже и незначительно, состояние организма и условия внешней среды, что требует внесения поправок в выполнение двигательного акта. Оперантные условные рефлексы характеризуются новой формой движения или образованием из комбинации уже ранее известных элементов нового сложного двигательного акта, до этого отсутствовавшего у человека.

Двигательные навыки человека характеризуются тем, что в них сочетаются *сенсорные* и *двигательные компоненты*, являющиеся условными реакциями. Сенсорные условные реакции выражаются в установлении временных связей между ранее безразличными раздражителями, которые в будущем становятся условными сигналами, и последующей деятельностью. Двигательные, или эффекторные, условные реакции проявляются в выработке на условный раздражитель новых ответных сложных движений, не имевшихся до этого в двигательном фонде человека.

При образовании двигательных навыков у человека особенно большое значение имеют временные связи, формирующиеся при воздействиях не только через первую, но и через вторую сигнальную систему. Так, обучение различным навыкам всегда производится путем как показа (информация поступает через зрительные рецепторы, т.е. через первую сигнальную систему), так и словесного объяснения (т.е. абстрактно, через вторую сигнальную систему).

При двигательной деятельности происходит изменение вегетативных функций, т.е. изменение работы органов кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения и т.д. Эти изменения осуществляются главным образом по механизму безусловных рефлексов. Наряду с этим при образовании двигательного навыка может происходить изменение характера протекания вегетативных безусловных рефлексов. Происходит их приспособление

БрГУ имени А.С. Пушкина

не вообще к мышечной работе, а именно к данному виду двигательной деятельности. Эти особенности функций вегетативных органов, приобретенные в процессе формирования навыков, составляют *условнорефлекторные вегетативные* (дыхательные, сердечно-сосудистые и др.) *компоненты* двигательного навыка.

Двигательные и вегетативные компоненты двигательного навыка формируются не одновременно. В навыках с относительно простыми движениями раньше заканчивается формирование двигательных компонентов, а в навыках со сложными движениями – формирование вегетативных компонентов. После образования навыка вегетативные компоненты становятся более инертными, чем двигательные. Например, при переходе с непрерывной работы на работу с переменной интенсивностью двигательные функции изменяются сразу же, а вегетативные постепенно и очень медленно.

В нервной структуре двигательных навыков, являющихся поведенческими актами, выделяют *афферентные* (приносящие, чувствительные), *программирующие* и *эфферентные* (выносящие, исполнительные) компоненты. Афферентные, или анализаторные, компоненты состоят из рецепторов, чувствительных нейронов и совокупности афферентных нервных клеток в ЦНС. Программирующие компоненты представлены сложной интеграцией групп нейронов мозжечка, таламуса, подкорковых узлов и коры больших полушарий. Эфферентный компонент представлен нейромоторными единицами скелетных мышц и обеспечивающих их работу вегетативных органов. Программа выполнения двигательного навыка должна соответствовать функциональным возможностям эфферентного компонента.

Двигательный навык является не элементарным, а комплексным двигательным актом, состоящим из нескольких элементов, или фаз, объединенных друг с другом в единый целостный двигательный акт. В процессе формирования двигательного навыка отдельные фазы движения, представляющие собой как бы различно протекающие двигательные рефлексы, складываются в своеобразную цепь реакций, осуществляющихся в виде определенного *динамического (моторного) стереотипа.* Динамическим стереотипом называют комплекс условных и безусловных рефлексов, осуществляющихся в строго определенном, закрепленном во времени порядке.

Следует иметь в виду, что динамический стереотип является характерным для структуры только тех навыков, в которых последовательность фаз движения может протекать по определенному стандарту. Но существуют и другие виды навыков, в которых необходимо в связи с частыми изменениями ситуации реагировать каждый раз новым движением. К такому роду навыков относятся навыки в спортивных играх, боксе, борьбе и др. В этих навыках динамический стереотип в виде стабильной целостной системы движений, как правило, не образуется. Если же он образуется, то

БрГУ имени А.С. Пушкина

это относится лишь к отдельным составным элементам сложных двигательных комбинаций, например, к штрафным броскам мяча в баскетболе.

Формирование двигательных навыков всегда происходит на базе ранее выработанных организмом *координаций.* Например, навык стояния формируется у ребенка на базе навыка сидения, при котором приобретается способность удерживать в вертикальном положении голову и туловище. Навык ходьбы образуется на базе навыка стояния.

В тех случаях, когда необходимо усвоить сложный навык, элементы которого в значительной своей части являются новыми, обычно используются подготовительные упражнения и обучение по элементам. Тем самым на базе освоенных более простых координаций постепенно происходит усложнение навыка. Если же структура нового движения связана с переделкой прочно закрепленного старого навыка, то чем прочнее закреплен старый навык, тем труднее образовать полноценный новый. При обучении навыкам важно сразу же формировать правильные движения, т.к. переделка прочно закрепленных неполноценных двигательных актов на новые может потребовать длительных упражнений.

В процессе выполнения двигательного навыка важнейшая роль принадлежит *сенсорным коррекциям* (обратным связям), которые осуществляются благодаря информации, поступающей от мышц и внутренних органов. При этом импульсы, поступающие от мышц, являются совершенно необходимым условием для высококоординированных движений. Внешние сенсорные системы, например, зрительная, сигнализируя о положении частей тела, также обеспечивают обратные связи. Тем самым они вместе с информацией от мышц и внутренних органов способствуют созданию в нервной системе соответствующих программ осуществления и коррекции движений.

Сенсорные коррекции при выполнении двигательных навыков имеют специфические особенности, обусловленные характером движения. При медленном выполнении двигательных актов обратные связи информируют о внесении необходимых коррекций в данное движение или какую-либо его фазу. При сложных быстро осуществляющихся многофазных движениях, например, гимнастических обратные связи запаздывают и могут корректировать только последующие фазы движения. При кратковременных движениях (метаниях, бросках в спорте и др.) обратные связи корректируют двигательный акт только при последующих его повторениях.

Двигательная деятельность человека очень вариативна. Поэтому значительная часть двигательных актов новых сложных движений осуществляется путем *экстраполяции*, обеспечивающей так называемый перенос навыков. Экстраполяция обусловлена способностью нервной системы в новых, в том числе ранее не встречавшихся, условиях правильно реагиро-

БрГУ имени А.С. Пушкина

вать на основании предшествующего наследственного или индивидуально приобретенного опыта и эффективно решать возникающие задачи. Экстраполяция широко осуществляется нервной системой не только при выполнении совершенно новых двигательных актов. Она постоянно происходит при привычных движениях, а также при движениях, производимых со значительными вариациями выполнения двигательного навыка. Например, футболист может произвести удар по мячу разными частями правой и левой ног, с неодинаковой силой и при различном положении собственного тела.

Благодаря экстраполяции организм, осваивая определенное число вариантов навыков, приобретает способность правильно выполнять огромное число других вариантов. При однообразном выполнении двигательных актов возможности к экстраполяции суживаются, а при разнообразном их выполнении – расширяются. Диапазон экстраполяции всегда несколько ограничен. Так, навыки, которыми обладает футболист, недостаточны для выполнения путем экстраполяции приемов борца или боксера и наоборот.

Формирование двигательного навыка, как правило, проходит через три стадии, или фазы. В первой (начальной) стадии наблюдаются *иррадиация* нервных процессов с *генерализацией* ответных реакций, вовлекающей в работу лишние мышцы. В эту стадию происходит объединение отдельных частных действий в целостный акт. Во второй стадии наступает *концентрация* возбуждения, улучшение координации, устранение излишнего мышечного напряжения и высокая степень стереотипности движений. В третьей стадии происходит стабилизация, высокая степень координации и *автоматизации* движений.

В ряде случаев некоторые из стадий могут отсутствовать. Это связано со многими факторами: степенью сложности и тяжестью мышечной работы, исходным состоянием двигательного аппарата, уровнем квалификации человека и др. Новые сложные движения всегда формируются на фоне прежде сложившихся координаций. Поэтому если новый формируемый навык включает много ранее освоенных элементов, то первая стадия может практически не появляться, и формирование навыка начнется со второй стадии. Развитие новых навыков протекает быстрее всего у людей высококвалифицированных в этой области движений, медленнее – у людей средней квалификации и значительно дольше у новичков. Совершенно поразному будет формироваться навык, требующий значительных мышечных усилий, у лиц с различным развитием опорно-двигательного аппарата.

Значительно ускоряют формирование двигательного навыка словесное объяснение особенностей выполнения его элементов, показ его правильного выполнения, просмотр видеозаписей выполнения навыка (например, спортсменом) и разбор неточностей в его выполнении.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Многие, а в ряде случаев и все составные элементы двигательных навыков автоматизируются, т.е. выполняются без их осознавания. В организме осуществляются так называемые *первичные автоматизмы*, связанные с различными безусловнорефлекторными реакциями, регулирующими вегетативные и некоторые двигательные функции. Первичные автоматизмы протекают всегда непроизвольно и неосознанно. Наряду с ними имеются и *вторичные автоматизмы* т.е. реакции, которые ранее протекали с осознаванием их и лишь потом стали осуществляться автоматически. К вторичным автоматизмам относятся и двигательные навыки.

Сформировавшиеся двигательные навыки характеризуются хорошо закрепленными временными связями между нервными центрами. Вследствие этого в тех случаях, когда навыки осуществляются в условиях оптимального возбуждения соответствующих нервных центров, они осознаются. Если же они осуществляются в условиях несколько пониженного возбуждения нервных центров, то выполнение их происходит автоматизировано. Вместе с тем, действия человека при внезапно изменившейся ситуации, выполненные автоматизировано, могут затем им полностью осознаваться после окончания соответствующих действий.

Деятельность мелких мышечных структур, как и отдельных нейромоторных единиц или их небольших групп не осознается человеком. Хорошо осознаются движения различных крупных звеньев тела и всего тела в целом. Весьма слабо отражаются в сознании вегетативные компоненты навыков.

В нервной системе процессы, связанные с управлением автоматизированными и неавтоматизированными компонентами двигательного навыка, тесно сочетаются друг с другом. При обучении и тренировке *сознательный контроль над движениями* имеет очень важное значение. В обучении двигательным навыкам важнейшая роль принадлежит сознательному формулированию предстоящих задач, в частности связанных с общей структурой движения. Доведение до сознания особенностей выполнения движений, характера совершаемых ошибок имеет большое значение для быстрейшего формирования правильного двигательного навыка.

Двигательные навыки, как и другие условные рефлексы, недостаточно постоянны в начале своего образования, но в дальнейшем становятся все более и более стойкими. Чем проще навыки по своей структуре, тем они прочнее. Сложнейшие координационные отношения, которыми характеризуется выполнение навыка на особенно высоком уровне, менее стойки. Вследствие этого трудно при повторениях каждый раз показывать свои лучшие результаты.

Снижают устойчивость навыков утомление нервной системы и всего организма, недостаток в организме кислорода, недостаточная адап-

БрГУ имени А.С. Пушкина

тация к условиям окружающей среды, неуверенность в своих результатах и др. Существенное значение имеет темперамент человека, тип нервной системы, его устойчивость при действии неблагоприятных факторов.

После прекращения систематического повторения или специальной тренировки навык начинает ухудшаться. Наиболее сложные двигательные навыки могут ухудшаться даже при перерывах в несколько дней. Еще больше они страдают при перерывах длительностью в недели и месяцы. Вместе с тем более грубые компоненты навыка могут сохраняться месяцами, годами и десятилетиями. Например, человек, научившийся плавать, ездить на велосипеде, писать и т.п., сохраняет эти навыки в упрощенном виде даже после весьма больших перерывов.

Вегетативные компоненты навыков, связанные с регуляцией деятельности кровообращения, дыхания и др., при кратковременной смене одного вида деятельности другим перестраиваются медленнее, чем двигательные компоненты. При длительных перерывах (месяцы и в особенности годы) вегетативные компоненты навыка, в отличие от двигательных компонентов, угасают полностью.

3. Характеристика двигательной активности. Физическая работоспособность. Физическое утомление

Характеристика двигательной активности. В процессе двигательной активности развиваются такие двигательные способности человека как сила, скорость и выносливость.

Мышечная сила – это способность человека преодолевать внешнее сопротивление или противодействовать ему за счет мышечных напряжений. Одним из наиболее существенных моментов, определяющих мышечную силу, является режим работы мышц. В процессе выполнения двигательных действий мышцы могут проявлять силу: 1) при уменьшении или увеличении своей длины, что происходит при динамической работе; 2) без изменения своей длины, что наблюдается при выполнении статической нагрузки; 3) при изменении и длины и напряжения мышц (ауксотонический, или смешанный режим сокращения).

Различают собственно-силовую способность, скоростно-силовую способность, силовую выносливость и силовую ловкость.

Собственно-силовые способности проявляются в условиях статических нагрузок и медленных движений, например, при удержании или перемещении грузов большой массы. Скоростно-силовые способности проявляются в двигательных действиях, в которых наряду со значительной силой мышц требуется и значительная быстрота движений, например, в прыжках в длину и высоту, при метании копья, диска и т.д. Силовая выносливость проявляется в действиях, требующих продолжительного по

ки А.С. Пушкина

времени и относительно высокого по уровню мышечного напряжения, например, удержание гантелей на вытянутых руках, многократные приседания со штангой и др. Силовая ловкость – способность точно дифференцировать мышечные усилия различной величины в условиях непредвиденных ситуаций и смешанных режимов работы мышц, например, в борьбе.

Скорость – это двигательная способность человека, обеспечивающая выполнение движений в минимальный для данных условий отрезок времени. Различают элементарные и комплексные формы проявления скоростных способностей. К элементарным формам относятся: скорость двигательной реакции, скорость одиночного движения и частота движений, т.е. количество движений, выполненных в единицу времени.

К комплексным формам проявления скоростных способностей относятся: 1) способность быстро набирать скорость на старте до максимально возможной; 2) способность к достижению высокого уровня скорости на дистанции, например, в беге, плавании и др.; 3) способность быстро переключаться с одних действий на другие.

Выносливостью называют способность человека противостоять физическому утомлению в процессе мышечной деятельности. Различают общую и специальную выносливость. Общая выносливость – это длительная работа всего организма в умеренном темпе. Основным ее компонентом являются возможности аэробной системы организма. Общая выносливость является предпосылкой к развитию специальной выносливости.

Специальная выносливость характеризует возможность длительной работы организма по отношению к определенной деятельности. Специальная выносливость зависит от возможностей нервно-мышечного аппарата, быстроты расходования ресурсов внутримышечных источников энергии, от техники владения двигательными действиями и от уровня развития других двигательных способностей.

Физическая работоспособность. Физической работоспособностью называют способность человека выполнять максимум механической работы с наименьшими физиологическими затратами, достигая наивысших результатов. В спортивной практике работоспособность часто подразделяют на общую и специальную. Под общей физической работоспособностью понимают выносливость к продолжительной работе глобального характера, которая требует значительного усиления деятельности систем, обеспечивающих доставку и потребление кислорода. Специальной физической работоспособностью называют уровень развития физических качеств и тех функциональных систем, которые непосредственно влияют на результат в избранном виде спорта.

В обычных условиях жизни и профессиональной деятельности человек использует только какую-то часть своей физической работоспособно-

БрГУ

сти. На более высоком уровне она проявляется в спорте, в борьбе за жизнь в опасных условиях. Уровень физической работоспособности весьма индивидуален и зависит от пола, возраста, состояние здоровья, двигательной активности, спортивной специализации, факторов окружающей среды (температуры, времени суток, содержания в воздухе кислорода и т.д.), функционального состояния организма.

Физическая работоспособность определяется следующими основными показателями: энергетическим потенциалом человека, экономичностью движений, степенью исчерпания энергетических ресурсов, устойчивостью организма к изменениям во внутренней среде. Проявлению высокой физической работоспособности в реальных условиях спортивной деятельности способствуют психологические факторы – мотивация, волевые качества, личностные и другие особенности человека. Многие факторы, определяющие физическую работоспособность, наследственно обусловлены.

Физическая работоспособность может проявляться в разнообразных формах, но в любом случае при этом требуются затраты энергии на деятельность систем организма. Максимальная работоспособность человека зависит от энергетических запасов и скорости их ресинтеза с помощью аэробного и анаэробного процессов. В этой связи физическую работоспособность дифференцируют по преобладающему вкладу разных путей ресинтеза АТФ на три вида: 1) физическую анаэробную работоспособность, 2) физическую аэробную работоспособность; 3) смешанную (анаэробно-аэробную) работоспособность.

Физическая анаэробная работоспособность – это способность человека выполнять кратковременную работу максимально мощными сокращениями мышц, требующей для своей реализации максимального напряжения механизмов анаэробных процессов энергопродукции за счет расщепления АТФ, креатинфосфата, бескислородного расщепления глюкозы (гликолиз) и гликогена (гликогенолиз). Обеспечение высокого уровня анаэробной работоспособности осуществляется в основном благодаря высоким возможностям центральной нервной регуляции мышечной деятельности, функциональными свойствами мышц к скоростно-силовым проявлениям, емкости и мощности фосфагенной энергетической системы.

Физическая аэробная работоспособность – это способность человека выполнять продолжительную, циклическую, глобальную работу, которая обеспечивается аэробными механизмами энергообеспечения, т.е. окислением углеводов, жиров и белков. В достижении высокого уровня аэробной работоспособности важную роль играют возможности систем транспорта кислорода в организме и его утилизации, в связи с чем деятельность дыхательной системы и системы кровообращения значительно усиливается. Высокая работоспособность обеспечивается увеличением газообмена в

БрГУ имени А.С. Пушкина

20–25 раз (при этом легочная вентиляция увеличивается до 120 л/мин). В кровь переходит большее количество кислорода. Происходит повышение концентрации гемоглобина, увеличение кислородной емкости крови.

Усиливающиеся кровообращение (ЧСС до 170 уд/мин, систолический объем крови до 120 мл и минутный объем крови до 22 л), а также увеличение кровотока в работающих мышцах (до 100–150 мл/мин на 100 г мышц) оказывает содействие доставке большого количества кислорода. Повышение утилизации кислорода проходит за счет расширения возможностей аэробных путей ресинтеза АТФ.

К смешанному виду физической работоспособности относят способность человека выполнять работу на околомаксимальных режимах деятельности двигательного аппарата. При этом виде работоспособности **а**наэробные и аэробные механизмы энергопродукции работают в максимальных или околомаксимальных режимах.

Выполнение работы обеспечивается максимально возможным напряжением функций внешнего дыхания и кровообращения, которое в свою очередь обеспечивает максимально возможную доставку кислорода в работающие ткани. Потребление кислорода достигает максимальных величин. Кислородный запрос полностью не удовлетворяется, нарастает кислородный долг. Высокая мощность такой работы требует интенсификации анаэробного энергообразования и в особенности повышаются требования к гликолитическим процессам, о чем свидетельствуют наиболее высокая концентрация молочной кислоты в крови (до 28 ммоль/л). Работоспособность ограничивается накоплением молочной кислоты в мышцах и крови.

Аэробную работоспособность оценивают в тестах по уровню максимального потребления кислорода (МПК) при соответствующих физических нагрузках, а также по времени, в течении которого испытуемый способен поддерживать мощность нагрузки, при которой было достигнуто МПК или суммарным потреблением кислорода за этот промежуток времени.

Для определения специальной работоспособности у спортсменов в циклических видах спорта используется тест PWC_{170}, что позволяет прогнозировать мощность нагрузки на фоне частоты сердечных сокращений 170 уд/мин.

Для сравнительной характеристики физической работоспособности различных людей рассчитывают общее количество произведенной работы за 1 минуту, делят его на массу тела (кг) и получают относительную физическую работоспособность (кгм / мин на 1 кг массы тела). В среднем уровень физической работоспособности юноши 20 лет составляет 15,5 кгм/мин на 1 кг массы тела, а у юноши-спортсмена того же возраста он достигает 25.

Повышению физической работоспособности способствуют спортивная тренировка, рациональное питание, эргогенные средства. Эргогенными

ГрГУ имени А.С. Пушкина

средствами называют любой способ тренировки, механическое устройство, режим питания, фармакологические препараты, либо психологические приемы, которые могут улучшить показатели при выполнении физических упражнений и повысить адаптацию к физическим нагрузкам.

Физическое утомление. Длительные и интенсивные физические нагрузки приводят к временному снижению физической работоспособности организма, которое сопровождается субъективным ощущением усталости и является защитной реакцией организма, спасая его от истощения и переутомления. Это физиологическое состояние называют утомлением. В состоянии утомления человек не способен продолжать работу быстро и качественно или вынужден ее прекратить. Внешне мышечное утомление проявляется в нарушении координации и замедлении движений, снижении производительности работы, нарушением точности, согласованности, ритмичности движений, включении в работу дополнительных мышц, в одышке, чрезмерной потливости, покраснении кожных покровов и др.

Впервые значение нервной системы в развитии процессов утомления в организме было отмечено И.М. Сеченовым. Доказательством справедливости этого заключения является то, что интересная работа долго не вызывает утомления, а неинтересная – весьма быстро, хотя мышечные нагрузки в первом случае могут даже превосходить работу, совершаемую тем же самым человеком во втором случае.

В настоящее время доказано, что процесс утомления затрагивает, прежде всего, ЦНС, затем нервно-мышечный синапс и, в последнюю очередь – мышцу. В процессе развития утомления снижается возбудимость и лабильность мышц и нервов, сенсорных систем, падает активность ферментов, обеспечивающих нормальный обмен веществ. Функциональные изменения при развитии утомления проявляются тем раньше и сильнее, чем тяжелее работа и выше темп ее выполнения. Скорость наступления утомления у человека зависит от вида работы, условий окружающей среды, индивидуальных особенностей функционального состояния организма и степени тренированности. Особенно быстро утомление наступает в экстремальных условиях (высокогорье, полярных районах и т.д.).

Утомление представляет собой нормальный физиологический процесс, выработанный эволюционно для защиты систем организма от систематического переутомления, которое является патологическим процессом и характеризуется расстройством деятельности нервной системы и других физиологических систем организма.

Еще в XIX веке были предложены основные теории, объясняющие физиологические механизмы мышечного утомления. Так, согласно теории истощения утомление возникает вследствие израсходования энергетических ресурсов в мышцах; теории «задушения» – в результате нарастающе-

ЭГУ имени А.С. Пушкина

го дефицита кислорода; теории «засорения» – вследствие накопления в мышцых продуктов распада энергетических веществ; теории «отравления» – в результате накопления мышечных ядов в мышцах при работе. Согласно современным представлениям утомление обусловлено не только изменениями в самом исполнительном аппарате – в работающих мышцах, но и в нервной системе, органах дыхания, сердце, железах внутренней секреции и т.д.

Биологическое значение утомления состоит в предохранении организма от перенапряжения и функционального истощения нейронов и нервных центров, в которых развивается охранительное торможение, вынуждающее прекратить работу. Утомление имеет временный характер и исчезает через определенное время благодаря отдыху.

После выполнения значительной физической нагрузки вследствие утомления наступает фаза пониженной работоспособности (рис. 53). Затем через какое-то время отдыха работоспособность не только восстанавливается до исходного уровня, но и продолжает нарастать, становясь выше исходного уровня. Это фаза повышенной работоспособности, которая через определенное время возвращается к уровню исходной работоспособности.

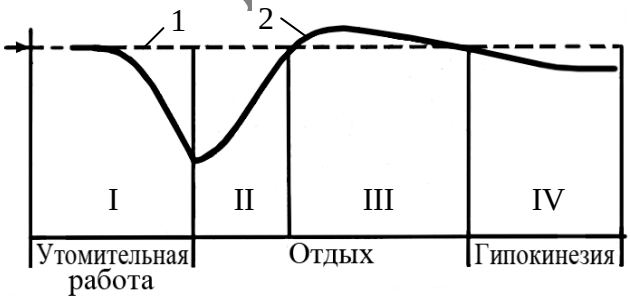

Рис. 53. Схема изменения работоспособности во время отдыха:
I – фаза пониженной работоспособности; *II* – восстановление работоспособности; *III* – фаза повышенной работоспособности; *IV* – снижение работоспособности; *1* – исходный уровень работоспособности; *2* – кривая изменения работоспособности

При очень продолжительном отдыхе и пониженной двигательной активности в организме возникают изменения, которые могут привести к снижению уровня работоспособности. Следовательно, на работоспособность человека может оказать неблагоприятное влияние как недостаточный, так и слишком длительный отдых.

В развитии утомления различают несколько клинических проявлений: легкое утомление, острое утомление, перенапряжение, перетренированность и переутомление.

Легкое утомление наблюдается даже после незначительной по объему и интенсивности мышечной работы. Острое утомление развивается при предельной однократной мышечной нагрузке. При этом состоянии отмечается слабость, резко снижаются работоспособность и мышечная сила, появляются атипические реакции сердечно-сосудистой системы на нагрузку. Острое утомление чаще всего развивается у слабо подготовленных

БрГУ имени Пушкина

спортсменов в следующей форме: бледность лица, тахикардия, перепады артериального давления, и т.д.

Перенапряжение – это остро развивающееся состояние после выполнения однократной предельной тренировочной или соревновательной нагрузки на фоне сниженного функционального состояния организма после перенесенного заболевания. Чаще всего это состояние развивается у квалифицированных спортсменов, которые способны благодаря хорошим волевым качествам выполнить упражнения с большими нагрузками на фоне утомления. Клинически перенапряжение проявляется общей слабостью, вялостью, головокружением, нарушением координации движений, нарушением ритма сердца и т. д. Эта форма утомления длится от нескольких дней до нескольких недель.

Перетренированность развивается у спортсменов при неправильно построенном режиме тренировок, особенно на фоне хронической инфекции и других заболеваний.

Переутомление – это уже патологическое состояние организма. Оно чаще проявляется в виде невроза, наблюдается, как правило, у людей с неустойчивой нервной системой, эмоционально впечатлительных, при чрезмерных физических нагрузках. Такие люди апатичны, их не интересуют результаты своей работы, у них нарушен сон, появляются боли в сердце, расстройство пищеварения, половой функции, дрожание пальцев рук.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие функции у альфа- и гамма-мотонейронов?
2. В чем суть альфа-гамма сопряжения?
3. Как участвует мозжечок в регуляции мышечной деятельности?
4. Какова роль коры больших полушарий в регуляции двигательной активности?
5. Охарактеризуйте двигательные, сенсорные и условнорефлекторные вегетативные компоненты двигательных навыков.
6. Какую роль играют координации, сенсорные коррекция и экстраполяции в выработке двигательного навыка?
7. Что такое первичные и вторичные автоматизмы?
8. Дайте характеристику собственно-силовой способности, скоростно-силовой способности, силовой выносливости и силовой ловкости.
9. От чего зависит физическая работоспособность человека?
10. В чем заключается физическая аэробная и анаэробная работоспособности?
11. Какие причины и механизмы развития мышечного утомления?
12. Как возникает перенапряжение и переутомление?

БрГУ имени А

Лекция 11. Учение И.П. Павлова об анализаторах. Понятие о сенсорных системах

План лекции:

1. Учение И.П. Павлова об анализаторах, их классификация.
2. Общие принципы построения и функционирования анализаторов.
3. Сенсорные системы, их роль в познании окружающего мира.

Основные термины на туркменском языке

1. Адаптация – uýgunlaşma
2. Анализатор – analizator
3. Вторичночувствующий (чувствовующий вторично) – (iki taraplaýyn duýmaklyk)
4. Генераторный потенциал – generator potensial
5. Градуальный потенциал (потенциал, пропорциональный силе раздражителя) – (potensial, proporsional täsir ediji güýç)
6. Иллюзия – illýuziýa
7. Импульсация (поступление нервных импульсов) – (nerw galpyldysynyň işe girmegi)
8. Индукция – induksiýa
9. Инкапсулированный (покрытый капсулой) – (kapsulany örtme)
10. Интерорецептор, интероцептор (рецептор, воспринимающий внутреннее раздражение) – (reseptor, içerli gyjyndyrmany kabul edýän)
11. Интероцептивный (воспринимает информацию от внутренних органов) – (organyň içinden informasiyaany kabul etmek)
12. Ионизирующее излучение (радиоактивное излучение) – (radioaktiw şöhle ýaýratma)
13. Иррадиация – irradiasiýa
14. Кодирование информации –informasiýany kodlama
15. Компенсация – öwezini doldurma; ýerini dolma; kompensasiýa; töleg; öwezlik
16. Константа (постоянная величина) – konstanta (hemişelik ululyk)
17. Контраст – kontrast
18. Лимбическая система – limbik sistemasy
19. Многоканальность (наличие многих каналов) – (köp kanalary barlygy)
20. Многоуровневость (наличие многих уровней) – (köp derejelary barlygy)
21. Мономодальный – monomodal
22. Неспецифический путь – spesifik däl ýol
23. Одновременная индукция – birwagtda bolýan induksiýa
24. Орган чувств – duýgy organ
25. Первичночувствующий (чувствующий первоначально) – (ilki duýýan)

БрГУ имени А.С. Пушкина

26. Полимодальный – polimodal
27. Половое влечение – höweslenmesi
28. Порог ощущения – duýgunyň öň ýany
29. Порог различения – tapawutlan dyrma nyň öň ýany
30. Последовательная индукция – yzygiderli induksiýa
31. Проводниковый отдел – geçiriji bölüm
32. Проекционный путь – proýeksion ýoly
33. Радиоволна – radio tolkuny
34. Рецептивное поле (местонахождение рецепторов) –(reseptorlaryň ýerleşýän ýeri)
35. Рецепторный потенциал – reseptorly potensial
36. Сенсорная модальность – sensory modallyk
37. Сенсорная система – sensor ulgamy
38. Сенсорный код (чувственный код) – sensory kod (duýgur kod)
39. Следовые явления (явления, идущие вслед) – (hadysalar, yzarlanýan yz)
40. Субъективный – subýektiw; hususy
41. Тактильный (осязательный) – (hökmany)
42. Фоторецептор – fotoreseptor
43. Экстерорецептор (рецептор, воспринимающий внешнее раздражение) – eksteroreseptor (daşky gyjyndyrmaky kabul edýän reseptor)

им А.С. Пушкина

1. Учение И.П. Павлова об анализаторах, их классификация

Учение И.П. Павлова об анализаторах, их классификация. Восприятие любой информации о внешней и внутренней среде начинается с раздражения рецепторов. Рецептор – это нервное окончание или специализированная клетка, которая способна воспринимать раздражение и преобразовывать энергию раздражения в нервный импульс. Структура, включающая рецепторы, а также другие клетки и ткани, способствующие лучшему восприятию рецепторами какого-то определенного раздражения, получила название орган чувств. Например, рецепторы зрения (фоторецепторы) – это палочки и колбочки сетчатки глаза. Вместе с преломляющей системой, оболочками, мышцами, кровеносными сосудами глазного яблока фоторецепторы составляют орган чувств – глаз.

Однако для возникновения ощущения одного органа чувств недостаточно. Необходимо, чтобы возбуждение от органа чувств было передано по афферентным путям в ЦНС в соответствующие проекционные зоны в коре больших полушарий. Это было установлено русским ученым И.П. Павловым, который ввел в физиологию понятие *анализатор.* Анализаторами И.П. Павлов назвал специальные структуры нервной системы, обеспечивающие вход чувственной информации в мозг и ее анализ, в результате че-

го возникает ощущение. Следует отметить, что в настоящее время в термин орган чувств часто вкладывают то же понятие, что и в анализатор.

Работа любого анализатора начинается с восприятия рецепторами внешней для мозга физической или химической энергии, трансформации ее в нервные сигналы и передачи их в мозг через цепи нейронов, образующих ряд уровней (рис. 54). Процесс передачи сенсорных сигналов сопровождается многократными их преобразованиями и перекодированием и завершается высшим анализом и синтезом (опознанием образа).

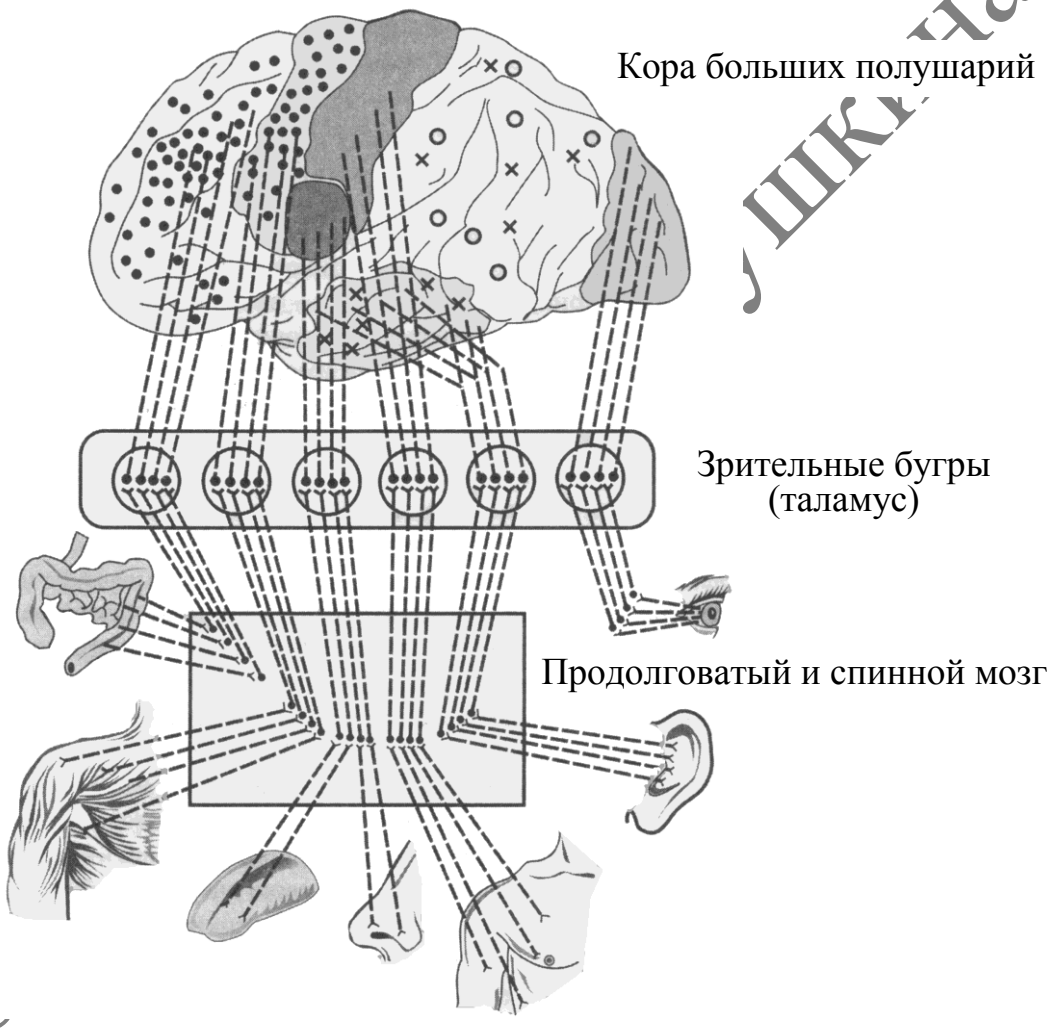

Рис. 54. Общая схема строения анализаторов

И.П. Павлов выделял у человека восемь анализаторов: зрительный, слуховой, вестибулярный, вкусовой, обонятельный, кожный (обеспечивающий температурную и тактильную чувствительность), двигательный (обеспечивающий восприятие сигналов от опорно-двигательного аппарата) и висцеральный (или интероцептивный, воспринимающий информацию от

внутренних органов и внутренней среды организма). Впоследствии было установлено наличие и исследованы характеристики болевого анализатора.

Функционирование всего нескольких анализаторов, тем не менее, обеспечивает множество видов ощущений. Это объясняется, во-первых, тем, что каждый анализатор состоит из большого количества (до миллиона) параллельных каналов, отличающихся по своим свойствам и, соответственно, по возникающим ощущениям. И, во-вторых, в условиях естественной жизнедеятельности анализаторы находятся в постоянном взаимодействии, вызывающем громаднейшее разнообразие ощущений. Благодаря анализаторам человек обладает пятью чувствами – зрением, слухом, вкусом, обонянием и осязанием, с помощью которых осуществляется связь организма с внешней средой.

Анализаторы классифицируют по различным признакам: природе действующего раздражителя, характеру возникающих ощущений, уровню чувствительности рецепторов, скорости адаптации и многое другое. Наиболее употребляемой является классификация анализаторов по их роли в организме. Так, зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой и кожный анализаторы воспринимают и анализируют изменения внешней среды. Их возбуждение воспринимается субъективно в виде ощущений.

Воспринимают и анализируют изменения внутренней среды организма, показатели гомеостаза внутренние, или висцеральные, анализаторы. Колебания показателей внутренней среды в пределах физиологической нормы у здорового человека обычно не воспринимается субъективно в виде ощущений. Так, мы не можем субъективно определить величину артериального давления, состояние кровеносных сосудов и др. Однако информация, идущая из внутренней среды, играет важную роль в регуляции функции внутренних органов, обеспечивая приспособление организма к различным условиям его жизнедеятельности. Изменение некоторых констант внутренней среды организма может восприниматься субъективно в виде ощущений (жажда, голод, половое влечение), формирующихся на основе биологических потребностей.

Вестибулярный и двигательный анализаторы воспринимают и анализируют изменения положения тела в пространстве и частей тела друг относительно друга. Поскольку мы оцениваем положение нашего тела или его частей друг относительно друга, эта импульсация доходит до нашего сознания.

Часто отдельно выделяют болевой анализатор в связи с его особым значением для организма, т.к. он несет информацию о повреждающих действиях. Болевые ощущения могут возникать при раздражении как экстеро-, так и интерорецепторов.

2. Общие принципы построения и функционирования анализаторов

Изучая структуру анализаторов, И.П. Павлов установил, что любой анализатор состоит из трех отделов: *периферического отдела* (определенных рецепторов или органа чувств), *проводникового отдела* (афферентных проводящих путей) и *коркового,* или *центрального, отдела* (определенного участка в коре больших полушарий). Например, периферический отдел зрительного анализатора представлен глазом, проводниковый отдел – это зрительный нерв и восходящие зрительные пути, корковый отдел – зрительная зона коры больших полушарий.

Главными в периферическом отделе анализатора являются рецепторы, которые в процессе эволюции приспособились воспринимать действие определенных раздражителей (адекватных раздражителей). Рецепторы осуществляют преобразование энергии раздражителя в нервный импульс, т.е. первичное *кодирование информации* и превращение ее в сенсорный код. Кроме рецепторов, в периферический отдел могут входить другие клетки и ткани, которые способствуют лучшему восприятию раздражения.

Проводниковый отдел анализатора состоит из чувствительных нейронов и вставочных нейронов ствола головного мозга и подкорковых структур. Вставочные нейроны расположены на различных уровнях ЦНС и совместно с чувствительными нейронами образуют цепочку, по которой возбуждение от рецепторов поступает в кору больших полушарий. Проведение импульсов в проводниковом отделе осуществляется двумя афферентными путями – специфическим проекционным и неспецифическим.

Проводниковый отдел обеспечивает не только проведение сенсорных сигналов в кору больших полушарий, но и частичную переработку поступающей информации.

Центральный, или корковый, отдел анализатора находится в коре больших полушарий. В нем И.П. Павлов выделял центральную часть, или «ядро», и периферическую часть. Центральная часть представлена специфическими нейронами, перерабатывающими сенсорную информацию, поступающую от рецепторов, а периферическая часть состоит из нейронов, рассеянных по коре больших полушарий. Корковые отделы анализаторов называют также *сенсорными зонами*, *первичными* и *вторичными проекционными зонами,* которые частично перекрывают друг друга.

Для структурно-функциональной организации анализаторов характерны также такие общие принципы как *многоуровневость* и *многоканальность.* Многоуровневость – это последовательная переработка отдельных видов сенсорной информации на разных уровнях ЦНС, позволяющая организму более быстро реагировать на простые сигналы. Многоканальность проявляется в наличии большого количества параллельных афферентных

нервных волокон в проводниковых отделах анализаторов, что обеспечивает надежность и точность поступления и анализа сенсорной информации. Высший анализ и синтез поступающей информации осуществляется в корковых отделах анализаторов, в результате чего возникает полное и точное представление об окружающей среде.

По особенностям трансформирования энергии раздражителя в нервный импульс в периферическом отделе анализатора различают первичночувствующие и вторичночувствующие рецепторы. В первичночувствующих рецепторах под действием раздражителя происходит изменение ионной проницаемости мембраны и изменение электрического заряда на мембране, т.е. образование рецепторного потенциала. Когда рецепторный потенциал достигает достаточно большой величины, то он вызывает возникновение афферентного импульса в нервном волокне, идущем от рецептора (рис. 55).

Во вторичночувствующих рецепторах имеется специализированная клетка, например, фоторецептор (палочка, колбочка), имеющий синаптическую связь с окончанием дендрита сенсорного нейрона (рис. 55).

Во вторичночувствующих (вторичных) рецепторах местные потенциалы образуются дважды в течение одного восприятия раздражения: рецепторный потенциал раздражаемой рецепторной клетки и ВПСП чувствительного нейрона. Чтобы различать эти потенциалы, было предложено называть градуальный электрический ответ рецепторной клетки рецепторным потенциалом, а постсинаптический потенциал нервного волокна, связанного с рецепторной клеткой через синапс, *генераторным потенциалом*, имея в виду, что он генерирует в чувствительном нейроне потенциалы действия. В первичночувствующих рецепторах, рецепторный потенциал, являясь источником потенциала действия, выполняет функцию генераторного потенциала.

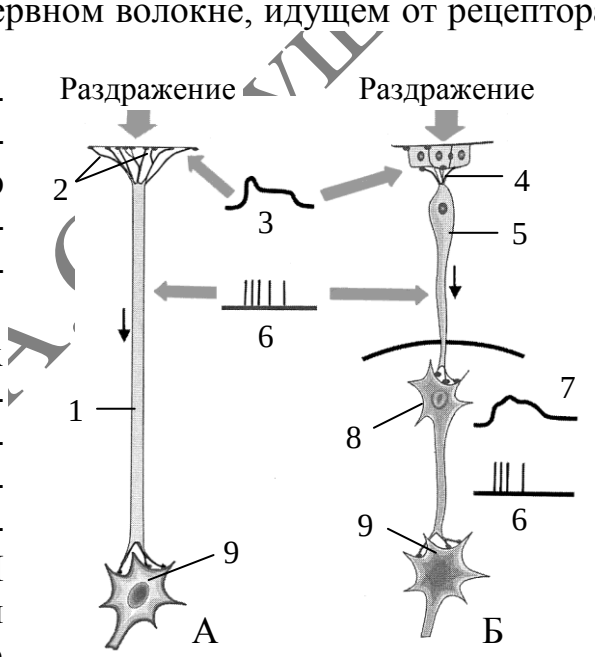

Рис. 55. Морфофункциональная организация первичночувствующих (*А*) и вторичночувствующих (*Б*) рецепторов:

1 – афферентное волокно; *2* – свободные нервные окончания; *3* – рецепторный потенциал; *4* – рецепторные окончания; *5* – рецепторная клетка; *6* – импульсный потенциал действия; *7* – генераторный потенциал; *8* – вставочный нейрон; *9* – эфферентный нейрон

Во вторичночувствующих рецепторах между рецепторной клеткой и афферентным нервным волокном имеется синапс. Рецепторный потенциал вызывает выделение медиатора из рецепторной клетки в синаптическую щель. В результате на постсинаптической мембране тела афферентного или вставочного нейрона возникает генераторный потенциал, который, нарастая, образует потенциал действия.

Анализаторам характерны следующие общие свойства.

1) *Высокая чувствительность к адекватным раздражителям.* Например, в ясную темную ночь человеческий глаз может различить свет свечи на расстоянии свыше 10 км. Для оценки чувствительности используют такие критерии как *порог ощущения* и *порог различения*. Порогом ощущения называют минимальную силу раздражения рецепторов анализатора, вызывающую едва заметное ощущение.

Порог различения – наименьшее изменение силы раздражения рецепторов анализатора, воспринимаемое субъективно в виде изменения интенсивности ощущения. Зависимость величины ощущения от силы раздражения выражает *закон Вебера – Фехнера*, согласно которому ощущение увеличивается пропорционально логарифму интенсивности раздражения. Однако этот закон недостаточно точен при малых силах раздражения.

2) *Адаптация анализаторов,* т.е. свойство приспосабливаться к постоянной интенсивности длительно действующего раздражителя. При действии сильного раздражителя возбудимость рецепторов анализатора уменьшается, и пороги раздражения возрастают. При действии слабого раздражителя возбудимость рецепторов анализатора может увеличиться, и пороги раздражения снижаются. Не все анализаторы обладают одинаковой способностью к адаптации. Хорошо адаптируются обонятельный, температурный, тактильный анализаторы, очень мало адаптируются вестибулярный, двигательный и болевой анализаторы.

Скорость и степень адаптации у разных анализаторов к разным раздражителям тоже различна. По скорости адаптации все рецепторы анализаторов делят на быстро и медленно адаптирующиеся. Например, темновая адаптация при переходе от яркого света к темноте развивается в течение часа, а световая адаптация при переходе от темноты к свету наступает в течение минуты. Физиологическое значение адаптации заключается в установлении оптимального количества сигналов, поступающих в ЦНС, и ограничении поступления импульсов, не несущих новую информацию.

3) *Иррадиация и индукция в нейронах анализатора.* Иррадиация – это распространение возбуждения на другие нейроны в корковом отделе того же анализатора. Ее можно наблюдать при рассматривании квадратов одинакового размера на разном фоне. Так, белый квадрат на черном фоне

кажется больше, чем таких же размеров черный квадрат на белом фоне (рис. 56).

Индукция бывает одновременной и последовательной. *Одновременная индукция* является процессом, противоположным иррадиации. Суть ее в том, что одновременно с развитием возбуждения в одних нейронах анализатора, в соседних вызывается торможение. *Последовательная индукция* состоит в том, что после прекращения возбуждения в нервных центрах анализатора развивается процесс торможения, а после прекращения торможения – процесс возбуждения. Процессы одновременной и последовательной индукции лежат в основе явлений контраста. Например, серая фигура на белом фоне кажется темнее, чем та же самая фигура на темном фоне (рис. 57), что обусловлено явлением одновременного зрительного контраста. Кислая пища после сладкой кажется еще более кислой, а теплая вода после холодной кажется горячей, причиной чему является последовательная индукция.

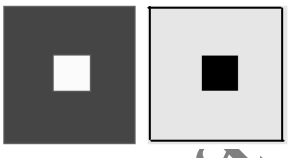

Рис. 56. Явление иррадиации

4) *Следовые процессы в анализаторах.* После прекращения раздражения рецепторов физиологические процессы в анализаторе еще длятся некоторое время в виде *положительных* и *отрицательных следовых явлений*. Положительные следовые процессы являются как бы кратковременным продолжением процессов, происходивших в анализаторах при действии раздражителя. Т.е. ощущение (зрительное, слуховое, вкусовое и т.д.) длится еще некоторое время после прекращения действия раздражителя на рецепторы. Благодаря положительным следовым явлениям возможно слитное восприятие раздельных кадров в кинофильме. В силу инерционности восприятия зрительное ощущение от одного кадра сохраняется до появления другого, отчего и возникает иллюзия непрерывности действия (при условии демонстрации 18–24 кадра в секунду).

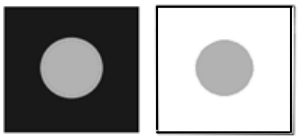

Рис. 57. Явление одновременной индукции

5) *Взаимодействие анализаторов.* Все анализаторы функционируют не изолированно, а во взаимодействии друг с другом. Их взаимодействие может усиливать или наоборот ослаблять ощущения. Например, звуковые раздражители воспринимаются лучше при сочетании их со световыми, на чем основана светомузыка. Благодаря взаимодействию анализаторов обеспечивается образное и целостное представление о предметах и явлениях. Например, качество пищи мы оцениваем с помощью зрительного, обонятельного, вкусового, тактильного и температурного анализаторов. При этом формируется представление как об отдельных качествах (запахе, вкусе, цвете и т.д.), так и о пище в целом.

Благодаря взаимодействию анализаторов возможна частичная *компенсация нарушенных функций* при повреждении одного из анализаторов. Например, у слепых повышается чувствительность слухового анализатора настолько, что они могут определить местоположение крупных предметов за счет улавливания отраженных от них звуковых волн.

Взаимодействие сенсорных систем проявляется на различных уровнях головного мозга. Особенно велика роль в этом ретикулярной формации и коры больших полушарий.

3. Сенсорные системы, их роль в познании окружающего мира

После исследований И.П. Павлова дальнейшее изучение механизмов восприятия и анализа информации, а также реакции на нее организма привело к появлению более общего, чем анализатор, понятия *сенсорные системы.* Сенсорная система включает в себя не только сложную многоуровневую систему передачи информации от рецепторов к коре больших полушарий и анализа ее, что И.П. Павлов назвал анализатором, но и включает процессы синтеза различной информации в коре и регулирующие влияния коры к ниже лежащим нервным центрам и рецепторам.

Организм человека и животных может нормально функционировать только при постоянном получении благодаря сенсорным системам информации о состоянии и изменениях внешней среды, в которой он находится, а также о состоянии внутренней среды и всех частей тела. Без информации, поступающей в мозг, не могут осуществляться простые и сложные рефлексы вплоть до психической деятельности человека. Сложные акты поведения человека во внешней среде требуют постоянного анализа внешней ситуации, а также осведомленности нервных центров о состоянии внутренних органов.

С помощью сенсорных систем осуществляется познание окружающего мира. При раздражении рецепторов в коре больших полушарий возникают ощущения, которые отражают отдельные свойства предметов и явлений. На основе ощущений формируются понятия и представления, отражающие взаимосвязи и зависимости между предметами и явлениями, делаются выводы и заключения, осуществляются адекватное поведение во внешней среде и практическая деятельность человека. Поэтому нарушения функции сенсорных систем, особенно зрительной и слуховой, чрезвычайно сильно затрудняют познание окружающего мира. Образное и целостное представление о предметах внешней среды обеспечивается в результате объединения информации, воспринимаемой несколькими сенсорными системами. Например, качество пищи мы оцениваем с помощью зрительной, обонятельной, тактильной и вкусовой сенсорных систем.

С. Пушкин

Необходимо отметить, что благодаря развитию науки и техники за последние 150 лет появились факторы, например, ионизирующее излучение, радиоволны, которые оказывают сильное воздействие на организм. Однако для их восприятия у человека нет соответствующих структур. Человек может ощутить влияние этих факторов лишь вторично, т.е. после того как они вызовут в организме определенные изменения.

Сенсорные системы при нормальном функционировании в пределах чувствительности своих рецепторов дают верное представление об окружающей действительности, что подтверждается практикой. Это дает возможность человеку познавать окружающий мир, достигать прогресса в областях знания, науки и техники.

Информация, поступающая от различных рецепторов в ЦНС, необходима для поддержания ее деятельного состояния и всего организма в целом. Искусственное выключение большинства органов чувств в специальных экспериментах на животных приводит к резкому снижению тонуса коры и сонному состоянию животного. Разбудить его можно только путем воздействия на не выключенные органы чувств. Специальные эксперименты на людях, помещенных в камеры, исключающие поступление зрительных, слуховых и других раздражений, показали, что резкое снижение поступления сенсорной информации отрицательно сказывается на способности концентрировать внимание, логически мыслить, выполнять умственные задачи. В ряде случаев появлялись зрительные и слуховые галлюцинации.

Информация, передаваемая в ЦНС от рецепторов интероцептивного анализатора, расположенных во внутренних органах, служит основой процессов *саморегуляции.* Так, например, если изменяется давление крови, то в барорецепторах стенок сосудов возникает возбуждение. Оно передается в сосудодвигательный центр продолговатого мозга, импульсы от которого вызывают расширение сосудов и восстановление кровяного давления до нормальной величины.

Помимо первичного сбора информации об окружающей среде и внутреннем состоянии организма важной функцией сенсорных систем является информирование нервных центров о результатах рефлекторной деятельности, т.е. осуществление *обратных связей.* Например, для точного выполнения ответной двигательной реакции на какое-либо раздражение ЦНС должна получать информацию от двигательной и вестибулярной сенсорных систем о силе и длительности выполняемых сокращений мышц, о скорости и точности перемещения тела, положении тела в пространстве, об изменениях темпа движений и т.д. Без этой информации невозможно формирование и совершенствование двигательных навыков, в том числе трудовых и спортивных.

Вопросы для самоконтроля

1. По каким признакам классифицируют анализаторы?
2. Какие отделы в анализаторе выделял И.П. Павлов?
3. Что применительно к анализаторам означают термины многоуровневость и многоканальность?
4. Охарактеризуйте первичночувствующие и вторичночувствующие рецепторы.
5. Что такое порог ощущения и порог различения?
6. Как проявляется адаптация анализаторов?
7. Как обнаруживается иррадиация и индукция в нейронах анализатора?
8. В чем заключаются следовые процессы в анализаторах и взаимодействие анализаторов?
9. Что означает понятие «сенсорные системы»?
10. Какова роль сенсорных систем в познании окружающего мира?

БрГУ имени А.С. Пушкина

Лекция 12. Зрительная, слуховая и вестибулярная сенсорные системы

План лекции:

1. Зрительная сенсорная система.
2. Слуховая сенсорная система.
3. Вестибулярная сенсорная система.

Основные термины на туркменском языке

1. Аккомодация глаза – gözüň öwrenişmegi
2. Астигматизм – astigmatizm
3. Барабанная перепонка – gulak perdesi
4. Бесцветный – reňksiz
5. Бинауральный слух (слушание двумя ушами) – (iki gulagyň bilen diňlemek)
6. Бинокулярное зрение – gözüň bilen görüş
7. Ближняя точка – ýakyndaky nokat
8. Близорукость – şowalyk
9. Верхняя височная извилина – ýokarky çekge beýniniň egri-bugry
10. Верхняя лестница – ýokarky basgançak
11. Взор – bakyş; serediş; nazar; garaýyş
12. Вестибулярный – westibulýar
13. Вибрация – wibrasiýa
14. Внутреннее ухо – içerki gulak
15. Водянистая влага – suwly yzgar
16. Вращательный – aýlanyş
17. Вращение – aýlama; pyrlama; aýlanma; pyrlanma
18. Врожденный – doga; dogabitdi
19. Глазодвигательный нерв – göz hereket ettiriji nerv
20. Головокружение – başaýlanma
21. Гребешок – darak
22. Громкость звука – sesiň güýçlüligi
23. Дальнозоркость – uzakdan görüjilik
24. Двояковогнутая линза – iki tarapy çöket linza
25. Двояковыпуклая линза – iki tarapy güberçek linza
26. Дилататор зрачка (радиальные мышцы радужной оболочки) – (älemgoşar bardajygy radial myşsalary)
27. Диоптрический аппарат – dioptrik apparat
28. Дрейф – dreýf
29. Желтое пятно – sary tegmil
30. Замедление – ýuwaşatma; gowşatma; haýallatma
31. Затухать – sönmek; öçmek

БрГУ имени А.С. Пушкина

32. Зрачковый рефлекс – göreç refleks
33. Зрачок – göreç
34. Зрительный нерв – görüş nerv
35. Идентификация – deň hasap etme; deň saýma; meňzetme; barabar etme
36. Идентичный – meňzeş; deňdeş; deň; barabar
37. Истерия – garaguş keseli; kakyn; tutgaý
38. Когнитивный процесс (познавательный процесс) – öwreniş prosesi
39. Колбочки – kolbajyklar
40. Кольцевая мышца – halka myşsa
41. Контактная линза – kontaktly linza
42. Контрастный – kontrast; gapma-garşy; ters
43. Корковый отдел – beýni barda bölüm
44. Краснослепой – gyzylkör
45. Кривизна хрусталика – hrustalik egriligi
46. Круглое окно – tegelek penjire
47. Куриная слепота – gijekörlük, gijesine görmezlik (kuroslep)
48. Лабиринт – egri öwrüm; egrem-bugram ýer
49. Листовидная мембрана – ýapraga meňzeş membrana
50. Молоточек – çekiçjige meňzeş süňk
51. Морская болезнь – deňiz keseli
52. Надбровные дуги – gaş ýaýy
53. Наковальня – nakowalnýa; sandal
54. Наркоз – narkoz; bihuş
55. Наружное ухо – daşky gulak
56. Неаккомодированный глаз (глаз без аккомодации) – (öwrenişmedik göz)
57. Нейросенсорные клетки (нервные и одновременно чувствительные клетки) – (nerw we bir wagytda duýgur kletkalar)
58. Непроизвольный – ygtyýarsyz; biygtyýar; erksiz; alaçsyz
59. Нос – burun
60. Носоглотка – burun-bokurdak
61. Овальная полость (маточка) – (süýrgült haltajyk)
62. Овальное окно – süýrgült deşik
63. Округлая полость (мешочек) – (tegelek haltajyk)
64. Округлый – tegelek
65. Оппонентный – opponent
66. Оптическая ось – optiki özen
67. Освещенность – yşyklanma derejesi; ýagtyldylmaklyk; ýagtylma dereje
68. Основная мембрана – esasy membrana
69. Острота зрения – ýiti gözler
70. Отолитовый аппарат – otolit apparaty

БрГУ имени А. С. Пушкина

71. Отолитовая мембрана – otolit membrana
72. Отолиты (кристаллы карбоната кальция) – otolitlary (karbonat kalsiý kristallary)
73. Палочки – taýajyklar
74. Передняя камера глаза – gözüňi öň kamerasy
75. Переутомление – gaty ýadama; halys bolma; sütüniň süýnme
76. Перилимфа (жидкость между стенками перепончатого и костного лабиринтов) – (perdäniň diwarjyklaryndaky suwuklyk we çylşyrymly süňkiň)
77. Периферическое зрение – daşky görüş
78. Пигментный слой – pigment gatlagy
79. Покровная мембрана – örtük membranasy
80. Поле зрения – göze görünýän ýer
81. Полукружные каналы – ýarym aýlaw akarlar
82. Поступательное движение – güýjeýän hereket
83. Преддверие – bosagasy; başlangyjy; öňüsyrasy; öň ýany
84. Преддверно-улитковый нерв – ulitka nerw-başlangyjy
85. Преломление лучей, лучепреломление – şöhle döwülme
86. Преломляющая сила (сила преломления) – (döwülme güýyi)
87. Приобретенный – satyn alnan
88. Прямолинейное движение – göni hereket
89. Психоз – psihoz; dälilik; ruhy ňähoşluk
90. Радиальная мышца – radial myşsa
91. Радужная оболочка – älemgoşar bardajygy
92. Разноудаленные (расположенные на разном расстоянии) – (dürli aralykda ýerleşýän)
93. Резонансная теория слуха – eşidiş rezonans teoriýa
94. Резонировать – rezonans bermek; seslenmek; ýaňlanmak
95. Расплывчатое изображение – aýdyň bolmadyk şekil
96. Рассеивающая линза – ýaýratmy linza
97. Рассматривание – görme; seretme; seredip görme; saýgarma
98. Ресничная мышца – kirpikjimek myşsa
99. Ресничное тело – kirpijekly jisim
100. Рефракция – refraksiý
101. Роговица – göz perdesi
102. Светобоязнь – gözüň ýagtylyga; yşyga agyrmagy
103. Светопреломляющий (преломляет свет) – (ýagtylygy döwmek)
104. Светорассеяние (рассеяние света) – (şöhle ýaýratma)
105. Светочувствительный – ýagta duýgur
106. Сетчатка, сетчатая оболочка – setçatka gabyk; torly gabyk
107. Симметричный – simmetrik

БрГУ имени А. С. Пушкина

108.Скачок – towsuş
109.Скуловая кость – cekge süňki
110.Слепое пятно – kör tegmil
111.Слуховая труба – eşidiş turba
112.Слуховой проход – eşidiş deşigi, gulagyň deşigi
113.Слуховые косточки – eşidiş süňkjagazlary
114.Собирательная линза – umumylaşdyrylan linza
115.Сосудистая оболочка – damar bardajygy
116.Спектр – spektr
117.Спиральный ганглий – burum-burum gangliý
118.Среда глаза – gözüň gurşawy
119.Среднее ухо – orta gulak
120.Старческая дальнозоркость – garrynyň uzakdan görüjiligi
121.Стекловидное тело – aýna görnüşli beden
122.Стремечко – üzeňňi
123.Сумеречный – alagaraňky
124.Сферическая аберрация – şar görnüşli aberrasiýa
125.Сферический – şar görnüşli
126.Сфероцилиндрическая линза – şar görnüşli we silindr linza
127.Сфинктер зрачка (кольцевая мышца вокруг зрачка) – (halka görnüşli myşsa görejiň töweregindäki)
128.Тембр – äheňi; tembr; basyn
129.Теория бегущей волны – hereketli tolkunuň teoriýasy
130.Тошнота – ýürek bulanmaklyk; gaýtarasyň gelmeklik
131.Трехкомпонентный (включает три компонента) – (üç bölekden ybarat)
132.Угловое ускорение – burç tizlenme
133.Удушье – demgysma; demikme; bogulma; demiň tutulma
134.Улитка – ulitka
135.Унисон – unison; sazlaşyk
136.Ускорение – tizlenme; tizlik
137.Укачивание – çaýkama
138.Ушная раковина – gulak
139.Фокусироваться – fokusirlenmek
140.Фоторецептор – fotoreseptor
141.Фотохимический процесс – fotohimiki proses
142.Хрусталик – hrustalik
143.Цветоощущение (ощущение цвета) – (şöhle duýgurlyk)
144.Циннова связка (ресничный поясок) – (kirpijekly guşak)
145.Эластичная сумка – süýngüç haltajygyk
146.Электромагнитное излучение – elektromagnetizm saçma
147.Эллиптический – elliptik

БрГУ имени А.С. Пушкина

148.Эндолимфа (жидкость внутри перепончатого лабиринта) – (çylşyrymly perdäniň içindäki, diwarjyklaryndaky suwuklyk)
149.Ясное видение (отчетливое видение) – (aýdyň görnüş)

1. Зрительная сенсорная система

Зрительная сенсорная система является важнейшей в организме человека, т.к. она поставляет около 90 % информации, идущей от всех рецепторов к головному мозгу. Благодаря деятельности зрительной сенсорной системы различают освещенность предметов, их цвет, форму, величину, направление передвижения, расстояние, на которое предметы удалены от глаза и друг от друга. Все это позволяет оценивать пространство, ориентироваться в окружающем мире, выполнять различные виды целенаправленной деятельности.

Формирование изображения в глазу человека. При попадании световых лучей в глаз происходит их преломление, или *рефракция,* т.е. изменение направления их хода. Основными преломляющими средами глаза являются роговица (коэффициент преломления ею лучей у человека 1,37 диоптрии) и хрусталик (коэффициент преломления ≈1,42 диоптрии). В преломлении световых лучей также участвуют, но в малой степени, водянистая влага передней камеры глаза и стекловидное тело (рис. 58).

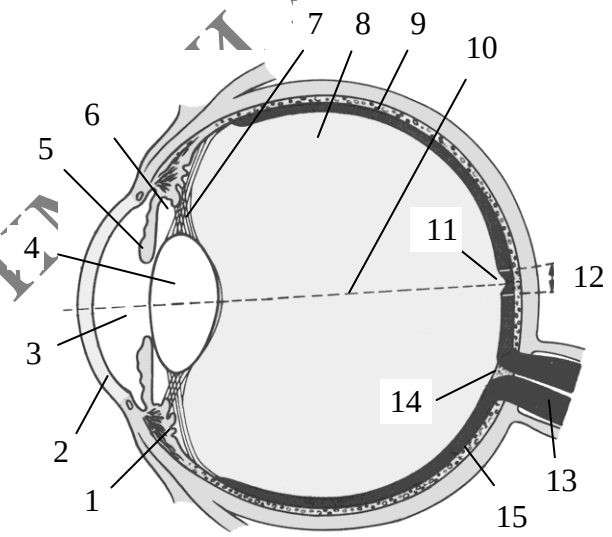

Рис. 58. Схема строения глаза:
1 – ресничная мышца; *2* – роговица; *3* – передняя камера; *4* – хрусталик; *5* – радужная оболочка; *6* – задняя камера; *7* – цинновы связки; *8* – стекловидное тело; *9* – сетчатка; *10* – зрительная ось; *11* – центральная ямка; *12* – желтое пятно; *13* – зрительный нерв; *14* – слепое пятно; *15* – сосудистая оболочка

БрГУ имени А.С. Пушкина

При нормальной рефракции глаза и нормальных его размерах световые лучи, идущие от далеко расположенных предметов (далее 65 м) и являющиеся практически параллельными, после прохождения через светопреломляющую систему глаза собираются в фокусе на сетчатке. Изображение получается четким, но уменьшенным и перевернутым (рис. 59, А). Нормальная рефракция глаза носит название *эмметропии,* и такой глаз называют эмметропическим. Наряду с нормальной рефракцией могут наблюдаться ее аномалии: *близорукость (миопия)* и *дальнозоркость (гиперметропия).* И близорукость, и дальнозоркость могут быть как врожденными, так и приобретенными.

При *врожденной близорукости* преломляющая сила оптических структур глаза имеет нормальную величину, но глазное яблоко не шаровидно, а вытянуто вдоль оптической оси. Поэтому лучи от каждой точки удаленного предмета после прохождения через светопреломляющий аппарат глаза фокусируются не на сетчатке, а перед ней (ближе нее) в стекловидном теле. На сетчатке же вместо точки возникает раздвоенное расплывчатое изображение, т.к. лучи после фокусирования уже разошлись (рис. 59, Б).

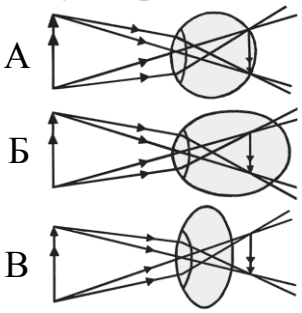

Рис. 59. Ход лучей в глазу

При *врожденной дальнозоркости* преломление диоптрическим аппаратом глаза осуществляется нормально, но глазное яблоко уменьшено вдоль оптической оси. В результате лучи от каждой точки близко расположенного предмета после их преломления фокусируются в точки за сетчаткой. На сетчатке же вместо точки получается нечеткое размытое изображение, т.к. лучи еще в точку не собрались (рис. 59, В).

Причиной приобретенной как близорукости, так и дальнозоркости является нарушение аккомодационных способностей глаза. Настройка преломляющего аппарата глаза на определенное расстояние до рассматриваемого объекта, позволяющая его ясно, четко видеть, называется *аккомодацией.* Основной механизм аккомодации глаза у человека заключается в непроизвольном изменении кривизны хрусталика, особенно его передней поверхности.

Изменение кривизны хрусталика осуществляется следующим образом. Хрусталик заключен в прозрачную эластичную сумку (капсулу), которая по краям слева и справа переходит в фиксирующие хрусталик *цинновы связки,* соединенные с волокнами *ресничных (цилиарных) мышц*, расположенных в ресничном теле сосудистой оболочки глаза. Когда человек смотрит вдаль, ресничные мышцы расслаблены и цинновы связки находятся в натянутом состоянии. Это приводит к растягиванию сумки хрусталика, которая сжимает хрусталик и делает его более плоским (рис. 60, А).

БрГУ имени А.С. Пушкина

При сокращении цилиарных мышц натяжение цинновых связок и капсулы уменьшается, а хрусталик вследствие своей эластичности становится более выпуклым (рис. 60, Б). Его преломляющая сила увеличивается, и глаз настраивается на видение близко расположенных предметов.

В случае *приобретенной близорукости* форма глазного яблока остается нормальной, но наблюдается повышенная аккомодация, т.е. хрусталик более округлый, чем следует, и преломляет лучи более сильно. Для коррекции врожденной и приобретенной близорукости необходимо носить очки с рассеивающими двояковогнутыми линзами, увеличивающими угол поступления световых лучей в глаз.

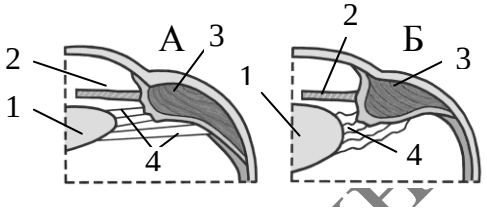

Рис. 60. Механизм аккомодации глаза:
1 – хрусталик; *2* – радужная оболочка; *3* – ресничная мышца; *4* – цинновы связки

Причиной *приобретенной дальнозоркости* является недостаточная аккомодация, т.е. преломляющая способность хрусталика, который менее округлый, чем следует. При этом форма глазного яблока остается нормальной. Для коррекции врожденной и приобретенной дальнозоркости необходимо носить очки или контактные линзы с двояковыпуклыми линзами, преломляющую силу которых должен подбирать врач.

Степень аккомодации хрусталика тем больше, чем ближе к глазу рассматриваемый объект. Однако ближе какого-то минимального расстояния нельзя четко видеть предметы даже при максимальной аккомодации. Это минимальное расстояние от глаза, на котором человек начинает четко видеть предмет, получило название *ближней точки ясного видения*. К старости хрусталик, вследствие уменьшения своей эластичности, не может становиться достаточно округлым даже при полном ослаблении натяжения цинновых связок. В результате ближняя точка ясного видения отодвигается от глаза и развивается *старческая дальнозоркость*. В этом случае для рассматривания близко расположенных предметов, чтения необходимо ношение очков с двояковыпуклыми линзами.

Поверхность роговицы даже нормального глаза не является идеально сферической поверхностью относительно оптической оси. Обычно кривизна ее в вертикальной плоскости несколько больше, чем в горизонтальной. Это различие вызывает неодинаковое преломление лучей, поступающих в глаз под разными углами, что получило название *астигматизма*. При чрезмерно выраженном астигматизме изображение предметов в глазу искажается, вытягивается или сплющивается, что требует применения очков со специальными сфероцилиндрическими линзами.

БрГУ имени А.С.Пушкина

Зрачковый рефлекс, острота зрения, поле зрения. В центре радужной оболочки глаза имеется отверстие – зрачок, через который лучи света проникают в глаз (см. рис. 58). Зрачок способствует четкости изображения на сетчатке, пропуская только центральные лучи и не пропуская на периферические части хрусталика лучи, которые вызывают светорассеяние в глазу, так называемую *сферическую абберацию*. Сферическая абберация обусловлена тем, что лучи, попавшие на периферические части роговицы и хрусталика, преломляются сильнее центральных лучей, что делает изображение нерезким из-за кругов светорассеяния.

Кроме сферической аберрации для преломляющей системы глаза присуща и хроматическая аберрация. Хроматическая аберрация глаза обусловлена неодинаковым преломлением оптической системой глаза световых лучей с различной длиной волн. У разных людей она не одинакова. В результате хроматической аберрации изображения объектов на сетчатой оболочке глаза оказываются окруженными цветной каймой. Однако из-за избирательной чувствительности сетчатой оболочки глаза к излучениям различной длины волн человек не замечает окрашенности контуров объектов.

Чем меньше диаметр зрачка, тем меньше искажения, вызываемые сферической абберацией. Кроме того, изменение диаметра зрачка может изменять до 17 раз интенсивность светового потока, проходящего к хрусталику и далее к сетчатке. Диаметр зрачка у молодых людей может колебаться от 1,5 до 8,0 мм. Средний диаметр зрачка уменьшается с возрастом.

Диаметр зрачка изменяется рефлекторно, что называется *зрачковым рефлексом.* Сужение зрачка происходит при увеличении освещенности, а также при рассматривании близко расположенного предмета и во сне. Расширение зрачка наблюдается при уменьшении освещенности, при возбуждении рецепторов и любых афферентных нервов. Также зрачок расширяется при эмоциях, связанных с повышением тонуса симпатического отдела автономной нервной системы (боль, гнев, страх, радость и т.д.), при психических возбуждениях (психозы истерии и т.д.), при удушье, наркозе.

Как правило, когда человек видит что-то интересное или стимулирующее, его зрачки расширяются. Размер зрачка также связан с психической активностью при решении проблем. Максимально зрачки расширяются в момент нахождения решения проблемы.

Зрачковый рефлекс осуществляется двумя системами гладких мышц, расположенных в радужной оболочке. При сокращении *кольцевой мышцы-сфинктера*, волокна которой идут по кругу вокруг зрачка, зрачок сужается. При сокращении *мышцы-дилататора*, волокна которой отходят от зрачка в радужной оболочке радиально, зрачок расширяется. Кольцевые мышцы радужной оболочки иннервируются парасимпатическими волок-

БрГУ имени А.С. Пушкина

нами глазодвигательного нерва, а радиальные мышцы – симпатическими волокнами.

Остротой зрения называется его максимальная способность различать отдельные объекты. Острота зрения определяется наименьшим углом зрения, под которым глаз еще способен видеть раздельно две точки. Нормальный глаз способен различать две светящиеся точки под углом зрения в 1 минуту (1′), при этом величина изображения на сетчатке равна 4 мкм. Острота зрения зависит от оптических свойств глаза, структурных особенностей сетчатки и функциональной деятельности нейронов проводникового и центрального отделов зрительного анализатора.

Определение остроты зрения осуществляется с помощью буквенных или с изображением различного вида фигур специальных таблиц. Острота зрения, определенная по таблице с изображением рядов букв или фигур разной высоты, выражается обычно в относительных величинах, причем нормальная острота принимается за единицу.

У новорожденных размеры глазного яблока меньше, чем у взрослых (диаметр глазного яблока – 17,3 мм, а у взрослого – 24,3 мм). В связи с этим лучи света, идущие от удаленных предметов, сходятся за сетчаткой, т.е. новорожденным характерна естественная дальнозоркость. С 2 лет глазное яблоко увеличивается на 40 %, к 5 годам – на 70 % первоначального объема, а к 12–14 годам оно достигает величины глазного яблока взрослого.

Острота зрения у новорожденных очень низка, но затем постепенно увеличивается и в 6 месяцев составляет 0,1, в возрасте 1 года – 0,2, к двум годам она составляет 0,5, а в 5-летнем возрасте приближается к норме (0,8–1), затем в большинстве случаев (80–90 %) у детей и подростков остается несколько выше (0,9–1,1), чем у взрослых. В возрасте 18–60 лет в большинстве случаев острота зрения остается практически неизменной и равна 0,8–1.

Пространство, видимое глазу при неподвижном устремленном вперед взоре, называется *полем зрения*. Различают отдельно поле зрения левого и правого глаза, а также общее поле зрения для двух глаз. В пределах общего поля зрения выделяется область, которую могут видеть два глаза одновременно. Это *бинокулярное зрительное поле*.

Поле зрения правого глаза человека вытянуто больше вправо и вниз, левого глаза – влево и вниз. Поле зрения наибольшее кнаружи (к виску), достигая здесь для лучей белого цвета 90°–100°, кнутри (к носу) – 55°–60°, кверху (к бровям) – 60°, книзу – 65°–70°. Величина поля зрения у людей зависит от глубины положения глазного яблока, расстояния между глазами, формы и размеров надбровных дуг, носа, скуловых костей.

Различают *центральное зрение*, когда изображение проецируется на сетчатку в область желтого пятна, и *периферическое зрение*. Острота зре-

БрГУ им. А.С. Пушкина

ния наибольшая в области центральной ямки, находящейся в центре желтого пятна. Периферическое (боковое) зрение отличается меньшей остротой. Оно плохо различает детали предметов, но хорошо воспринимает их движение.

Поле зрения больше всего для лучей белого цвета. Для цветовых лучей оно значительно меньше, т.к. количество рецепторов, воспринимающих цвет (колбочек), быстро уменьшается во все стороны от желтого пятна, а на периферии сетчатки колбочек почти нет. Среди цветовых лучей самое малое поле зрения для зеленого цвета, больше для красного, еще больше для синего цвета.

Глаз способен воспринимать размер, форму, объем предмета, его цвет, яркость, движение, положение в пространстве и расстояние до него. *Бинокулярное зрение* (зрение двумя глазами) играет важную роль в восприятии разноудаленных предметов, в достаточно точном определении расстояния между ними и до них, т.е. ощущении глубины пространства, если расстояние до предметов не превышает 200 м.

Восприятие скорости движения предметов в пространстве обеспечивается скоростью перемещения изображения на сетчатке, а также импульсами, поступающими в ЦНС от мышц глаза при его движениях вслед за предметом.

При рассматривании предмета обоими глазами его изображение попадает на идентичные (симметричные) точки сетчаток обоих глаз, возбуждение от которых объединяется в корковом отделе анализаторов в единое целое. В итоге в восприятии человека эти два изображения (одно от левого, другое от правого глаза) сливаются в одно. Однако при рассматривании близких предметов левый глаз их видит чуть больше слева, а правый – справа. Вот эта степень смещения изображения на сетчатке правого и левого глаз позволяет на основании жизненного опыта определять объемы предметов, расстояние до них и взаимную глубину их расположения. При сильном переутомлении или отравлении (например, алкоголем) бинокулярное зрение ухудшается и может появиться раздвоение изображения.

При рассматривании неподвижного предмета для обеспечения ясного видения глаза человека совершают мелкие непроизвольные движения. Если заблокировать эти движения глаз, то окружающие нас неподвижные предметы вследствие адаптации рецепторов сетчатки станут трудно различимыми. Например, у лягушки глаза неподвижны, поэтому она хорошо различает только движущиеся предметы, в том числе насекомых или движущийся язык змеи, который лягушка принимает за летающую бабочку и сама прыгает к змее.

Свето- и цветовосприятие. Место выхода зрительного нерва из сетчатки не содержит фоторецепторов и называется *слепым пятном*. Напро-

БрГУ имени А. С. Пушкина

тив зрительной (оптической) оси расположено желтое пятно (см. рис. 58). В центральной ямке желтого пятна сетчатки содержатся только колбочки, где их плотность самая высокая. К периферии сетчатки количество колбочек уменьшается, а палочек – возрастает. Колбочки воспринимают цвета и функционируют в условиях яркой освещенности объектов. Они обеспечивают цветное, или хроматическое, зрение. Палочки являются рецепторами сумеречного зрения, воспринимающими белый цвет и оттенки серого цвета в условиях слабой освещенности, т.е. обеспечивают бесцветное, или ахроматическое, зрение.

Фоторецепторы обладают очень высокой чувствительностью. Полагают, что они возбуждаются при действии на них 1–2 квантов света. Это обусловлено особенностью строения рецепторов и протекающих в них под действием света физико-химических процессов. В фоторецепторах находятся светочувствительные пигменты. В палочках на мембране наружных сегментов содержится *родопсин*, в колбочках – *йодопсин* и другие родственные ему пигменты.

Родопсин состоит из *ретиналя* (альдегида витамина *А*) и белка *опсина*. Под действием света родопсин (зрительный пурпур), придающий сетчатке красный свет, обесцвечивается и расщепляется на ретиналь и опсин, в результате чего возникает нервный импульс. В темноте родопсин опять восстанавливается. При недостатке витамина *А* в пище возникает заболевание *«куриная слепота»,* или гемеролопия. При этой болезни человек днем видит нормально, т.к. много цветовых лучей и функционируют колбочки. В сумерках из-за нарушения функционирования рецепторов сумеречного зрения – палочек больной человек ничего не видит. Фотохимические процессы в сетчатке протекают весьма экономно. Даже при действии яркого света расщепляется всего около 0,006 % имеющегося в палочках родопсина.

Механизм цветового зрения объясняют две взаимодополняющие теории. Согласно *трехкомпонентной теории цветоощущения* Ломоносова – Юнга – Гельмгольца в сетчатке глаза имеются три типа колбочек. Одни из колбочек обладают максимальной чувствительностью к красному цвету, другие – к зеленому, третьи – к сине-фиолетовому. Если одновременно и с одинаковой интенсивностью действуют на фоторецепторы все три цвета, то получается ощущение белого цвета.

Однако трехкомпонентная теория цветового зрения не способна объяснить явления одновременного и последовательного контраста. Если яркое зеленое кольцо окружает серый круг, то последний в результате одновременного цветового контраста приобретает красный цвет. Если же достаточно долго смотреть на окрашенную в красный цвет поверхность, а за-

БрГУ имени А.С. Пушкина

тем перевести взор на белую, то последняя приобретает зеленоватый оттенок. Это явление последовательного контраста.

Явления контраста послужили основой для *теории оппонентных (контрастных) цветов*, предложенной Э. Герингом. Согласно этой теории, существуют три антагонистических, или оппонентных, нейронных механизма: один – для ощущения красного и зеленого цвета, второй – для желтого и синего, третий, отличающийся от двух первых механизмов, – для ощущения черного и белого цвета. Например, если нейрон из такого механизма возбуждается под действием зеленого цвета, то красный цвет вызывает его торможение.

Полученные к настоящему времени данные позволяют считать, что процессы в колбочках более соответствуют трехкомпонентной теории цветоощущения, тогда как для нейронных сетей сетчатки и вышележащих зрительных центров больше подходит теория контрастных цветов Геринга.

Существуют аномалии цветового зрения, которые могут проявляться в виде частичной или полной цветовой слепоты. Людей, совсем не различающих цвета, называют ахроматами, а болезнь – *светобоязнью*. Такие люди видят мир черно-белым и только при слабом освещении, а яркий свет их слепит. Встречаются три вида частичной цветовой слепоты: 1) протанопия (дальтонизм) – слепота в основном на красный цвет; таких людей называют еще «краснослепыми»; 2) дейтеранопия – «зеленослепые» люди, плохо воспринимающие зеленый цвет; 3) тританопия – «фиолетовослепые» люди, встречающиеся редко, не воспринимающие синий и фиолетовый цвета.

Если человек находится на ярком свете в течение нескольких часов, и в палочках, и в колбочках происходит разрушение фоточувствительных веществ до ретиналя и опсинов. Кроме того, большое количество ретиналя в обоих типах рецепторов превращается в витамин *А*. В результате концентрация фоточувствительных веществ в рецепторах сетчатки значительно уменьшается, и чувствительность глаз к свету снижается. Этот процесс называют *световой адаптацией*.

Наоборот, если человек длительно находится в темноте, ретиналь и опсины в палочках и колбочках снова превращаются в светочувствительные пигменты. Кроме того, витамин *А* переходит в ретиналь, пополняя запасы светочувствительного пигмента, предельная концентрация которого определяется количеством опсинов в палочках и колбочках, способных соединяться с ретиналем. Этот процесс называют *темновой адаптацией.*

Адаптацию обеспечивают периферические и центральные механизмы. На периферии процесс адаптации к свету начинается с участием век и ресниц. На ярком свете человек щурится, что помогает прикрыть глаза от излишнего света. Осуществляется зрачковый рефлекс. Так, на ярком свету

ЧИ А.С. Пушкина

диаметр зрачка уменьшается до 1,8 мм, а при средней дневной освещенности у взрослого человека он составляет около 2,4 мм.

Происходит в течение нескольких миллисекунд при сильном увеличении освещенности переход с палочкового зрения на колбочковое. При этом чувствительность колбочек уменьшается для восприятия большей яркости, а палочки в это время углубляются немного в слой колбочек. Этот процесс является обратным тому, что происходит при темновой адаптации. Наружный сегмент палочки намного длиннее, чем колбочки, и содержит больше зрительного пигмента. Это частично объясняет более высокую чувствительность палочки к свету: палочку может возбудить всего один квант света, а для активации колбочки требуется больше сотни квантов.

В процессе световой адаптации происходит выцветание родопсина. Достаточно поглощения одной молекулой родопсина одного кванта света для ее расщепления на ретиналь и опсин. На свету ретиналь превращается в витамин *A*, который перемещается в клетки пигментного слоя (весь этот процесс и называется выцветанием родопсина). Процесс восстановления родопсина протекает медленно и завершается только к к концу первого часа пребывания в темноте, в результате чего зрение улучшается.

Центральные механизмы адаптации к освещенности обеспечиваются влияниями ЦНС. Так, раздражение некоторых участков ретикулярной формации ствола мозга повышает частоту импульсов в волокнах зрительного нерва. Влияние ЦНС на адаптацию сетчатки к свету проявляется также в том, что освещение одного глаза понижает световую чувствительность другого, неосвещенного глаза. Процессы адаптации сетчатки к освещенности находятся и под влиянием симпатического отдела вегетативной нервной системы. Одностороннее удаление у человека шейных симпатических ганглиев вызывает снижение скорости темновой адаптации глаза с этой же стороны. Введение адреналина, стимулирующего симпатическую активность, приводит к противоположному эффекту.

2. Слуховая сенсорная система

Слуховая сенсорная система воспринимает звуковые сигналы, представляющие собой колебания воздуха с разной частотой и силой, трансформирует механическую энергию этих колебаний в нервное возбуждение, которое субъективно воспринимается как звуковое ощущение.

Проведение звуковых волн в ухе и их восприятие. Звуковые колебания улавливаются ушной раковиной и проходят по наружному слуховому проходу к барабанной перепонке, которая начинает колебаться в соответствии с частотой звуковых волн. Колебания барабанной перепонки передаются цепью *слуховых косточек*, т.е. молоточком, наковальней и стремечком, расположенных в среднем ухе, на мембрану овального окна, которая отделяет внутреннее ухо от среднего (рис. 61). Площадь барабанной перепонки во много раз больше площади овального окна, вследствие чего

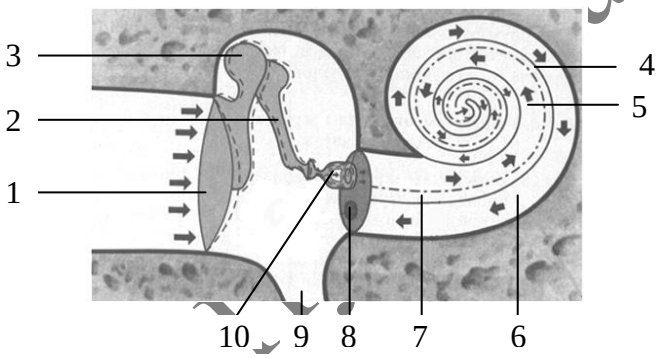

Рис. 61. Проведение звуковых волн в ухе:

1 – барабанная перепонка; *2* – наковальня; *3* – молоточек; *4* – основная мембрана; *5* – верхняя лестница; *6* – нижняя лестница; *7* – средняя лестница; *8* – круглое окно; *9* – слуховая труба; *10* – стремечко

давление звуковых волн на мембрану овального окна усиливается примерно в 25 раз. Слуховые косточки, работая как рычаги, уменьшают амплитуду колебаний, передаваемых на мембрану овального окна, но увеличивают (до 60 раз) их силу. С учетом усиливающего эффекта наружного уха суммарное давление звуковых колебаний на мембрану овального окна возрастает в 180–200 раз.

В среднем ухе расположены две мышцы, которые при очень сильных звуках сокращаются и ограничивают амплитуду колебаний барабанной перепонки и движение стремечка. Это уменьшает энергию колебаний, передаваемых на внутреннее ухо, и предохраняет его от повреждений. Сокращение этих мышц возникает безусловнорефлекторно сразу же после начала действия сильных звуков. При мгновенных взрывах, ударах этот механизм не успевает сработать, и возможна потеря слуха.

Слуховая (евстахиева) труба, соединяющая полость среднего уха, или барабанную полость, с носоглоткой, способствует выравниванию давлений воздуха на барабанную перепонку со стороны наружного слухового прохода и барабанной полости. При глотании, зевании вход из носоглотки в евстахиеву трубу открывается, вентилируя полость среднего уха и уравнивая давление в нем с атмосферным. Если внешнее давление быстро меняется (быстрый подъем вверх или спуск на самолете), а глотания не происходит, то разность давлений между атмосферным воздухом и воздухом в барабанной полости приводит к натяжению барабанной перепонки, снижению восприятия звуков и возникновению неприятных ощущений. При раскрытом рте звуковые волны вызывают меньший прогиб барабанной пе-

репонки и уменьшают опасность ее разрыва при очень сильных звуках. Например, артиллеристам рекомендуют открывать рот при стрельбе.

У новорожденного в барабанной полости воздуха нет, она заполнена слизистой жидкостью. Постепенно в течение месяца после рождения барабанная полость через слуховую трубу заполняется воздухом, чему способствуют дыхательные и глотательные движения. Слуховая труба у маленьких детей короткая и широкая, что благоприятствует проникновению возбудителей инфекции из носоглотки при простудных заболеваниях. Это может привести к отиту – воспалению среднего уха.

Кроме воздушной проводимости существует еще и *костная проводимость звуковых волн.* Это вызвано тем, что звуковые волны могут вызывать колебания в костях черепа, которые, минуя наружное и среднее ухо, передаются непосредственно улитке внутреннего уха. На этом принципе работают некоторые слуховые аппараты для глухих. Под водой костная проводимость увеличивается, особенно для низких звуков.

Восприятие высоты и силы звука, локализации источника звука начинается с попадания звуковых волн в наружное ухо, где они приводят в движение барабанную перепонку (рис. 61). Колебания барабанной перепонки передаются слуховыми косточками на *мембрану овального окна*, расположенного на наружной стенке *преддверия,* которым начинается внутреннее ухо. Преддверие сообщается сзади с полукружными каналами, являющимися частью вестибулярного аппарата, а спереди – с каналом улитки, в которой находятся слуховые рецепторы.

Костный канал улитки спирально закручен на 2,5 завитка и разделен по всей длине вестибулярной мембраной (мембраной Рейснера) и основной мембраной на три узких хода, или *лестницы* (рис. 62, А): верхнюю (вестибулярную), среднюю и нижнюю (барабанную). Верхняя лестница начинается от овального окна и соединяется с нижней лестницей через отверстие в верхушке улитки – геликотрему. В результате верхний и нижний ходы являются как бы единым каналом, идущим от овального до круглого окна. Оба этих хода, или лестницы, заполнены перилимфой.

Вестибулярная и основная мембрана герметически ограничивают среднюю лестницу, которая заполнена эндолимфой. В эндолимфе средней лестницы на основной мембране расположен звуковоспринимающий рецепторный аппарат – *кортиев орган* (орган Корти, спиральный орган).

Кортиев орган состоит из одного ряда внутренних и 3–4 рядов наружных *рецепторных волосковых клеток* (рис. 62, Б). Нижний конец волосковых клеток фиксирован в основной мембране. Волосковые клетки омываются эндолимфой. Верхние их концы покрыты мелкими микроволосками и соприкасаются с нависающей над ними студенистой *покровной (текториальной) мембраной.*

Колебания, переданные слуховыми косточками мембране овального окна, вызывают колебание перилимфы верхней (вестибулярной) лестницы. Эти колебания через геликотрему передаются перилимфе нижней лестницы и доходят до круглого окна, слегка выпячивая его мембрану в полость среднего уха.

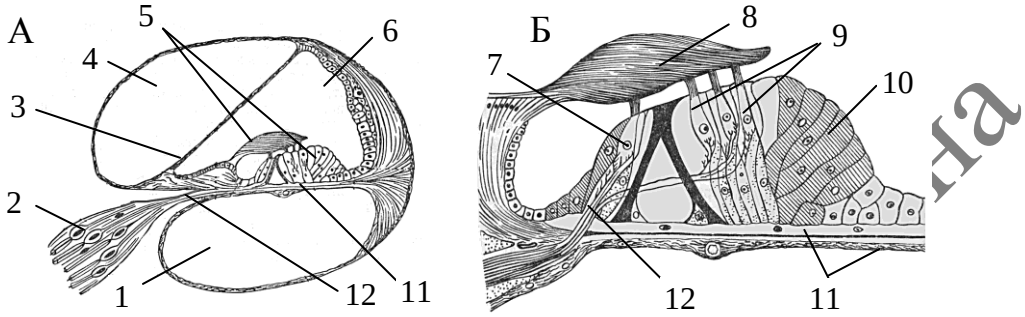

Рис. 62. Схема поперечного разреза канала улитки (*А*) и строения кортиева органа (*Б*):

1 – нижняя лестница; *2* – спиральный ганглий; *3* – вестибулярная мембрана; *4* – верхняя лестница; *5* – кортиев орган; *6* – средняя лестница; *7* – внуренние волосковые клетки; *8* – покровная мембрана; *9* – наружные волосковые клетки; *10* – опорные клетки; *11* – основная мембрана; *12* – нервные волокна

Колебания перилимфы передаются также на эндолимфу средней лестницы, что приводит в колебательные движения основную мембрану с расположенными на ней рецепторными волосковыми клетками кортиева органа. При этом микроволоски рецепторных клеток, соприкасающиеся с текториальной мембраной, изгибаются. В рецепторных клетках возникает нервный импульс, который передается по дендритам нейронов спирального ганглия, проходящим в основной мембране. Нейроны спирального ганглия, расположенного в стенке улитки, являются первыми афферентными нейронами проводникового отдела слухового анализатора.

Центральный, или корковый отдел слухового анализатора находится в верхней височной извилине височной доли коры больших полушарий. По нисходящим путям слуховая сенсорная система посылает эфферентные импульсы, которые настраивают рецепторные волосковые клетки кортиева органа на восприятие определенных звуковых сигналов.

Теории слуха. Еще во второй половине 19-го века А. Гельмгольц сформулировал *резонансную теорию слуха*. Согласно этой теории, основная мембрана представляет собой набор поперечно натянутых эластичных волокон, каждое из которых настроено и резонирует на звук определенной частоты. Длина этих волокон не одинакова, потому что не одинакова по ширине основная мембрана. У человека у овального окна, т.е. возле основания улитки, ширина основной мембраны составляет 0,04 мм. Дальше по

направлению к вершине улитки она постепенно расширяется и достигает в конце 0,5 мм.

Самые короткие волокна расположены в узкой части основной мембраны возле овального окна. Они резонируют, т.е. колеблются в унисон, с высокочастотными звуковыми колебаниями. В результате возбуждаются находящиеся на них рецепторные волосковые клетки. В унисон со звуковыми колебаниями низкой частоты колеблются длинные волокна основной мембраны, расположенные ближе к верхушке улитки. При действии сложного звука возникают колебания различных волокон основной мембраны.

В основе резонансной теории лежит представление о том, что волокна основной мембраны натянуты по ее ширине, а механическая связь волокон по длине мембраны отсутствует, т.е. колебание одной части мембраны не должно передаваться соседним участкам. Однако в 50–60-е годы 20-го века венгерский биофизик Г. Бекеши доказал, что волокна основной мембраны не натянуты изолировано в поперечном направлении и что они механически связаны по всей длине мембраны. Поэтому он предложил новую теорию, которую называют *теорией бегущей волны* (теорией места).

Г. Бекеши было установлено, что основная мембрана жестче всего у основания улитки возле овального окна, т.е. там, где она у́же. По направлению к вершине улитки ее жесткость постепенно уменьшается. При колебаниях основной мембраны волны бегут от овального окна к вершине улитки (рис. 63). Градиент жесткости мембраны всегда заставляет волны двигаться от овального окна к вершине и никогда в обратном направлении. Высокочастотные колебания продвигаются по основной мембране лишь на короткое расстояние и затухают недалеко от основания улитки. Длинные же низкочастотные волны распространяются по всей основной мембране до вершины улитки. Начальная, самая жесткая часть основной мембраны служит высокочастотным фильтром.

БрГУ

Бегущая волна имеет наибольшую амплитуду на строго определенном участке мембраны, что зависит от ее частоты. И хотя сама волна движется, ее огибающая для данной частоты постоянна. Смещения пиков для высоких частот направлены к основанию, а для низких частот – к вершине улитки. Ощущение той или иной высоты звука зависит от длины колеблющегося участка основной мембраны и, следовательно, от числа раздражаемых и возбуждающихся рецепторных волосковых клеток, а также от места их расположения. Чем меньше колеблющихся волосковых клеток и чем ближе они расположены к овальному окну, тем более высоким воспринимается звук.

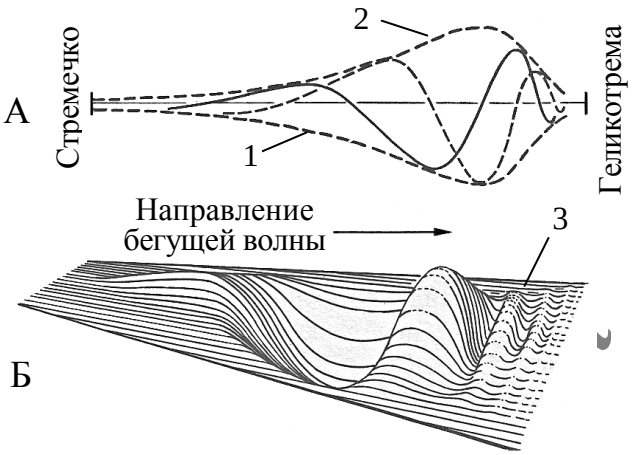

Рис. 63. Схема бегущей волны (*А*) и трехмерная реконструкция волны (*Б*) по W.D. Keidel, W.D. Neef:
1 – огибающая волны показывает максимальную амплитуду волны (*2*), вызванную постоянной частотой, в различных участках основной мембраны (*3*) улитки

Человек может воспринимать звуки с частотой колебаний от 15–20 Гц до 20 000 Гц. Звуки, используемые в речи, содержат частоту колебаний от 150 до 2500 Гц. Максимальная чувствительность слуха человека в возрасте до 40 лет приходится на частоту 3000 Гц, в 40–50 лет – 2000 Гц, после 50 лет – 1000 Гц. Восприятие звуков высокой частоты ухудшается к старости и снижается верхняя граница воспринимаемых звуковых колебаний.

Ощущение силы (интенсивности) звука связано с различным соотношением числа возбужденных внутренних и наружных волосковых рецепторных клеток. Поскольку внутренние клетки менее возбудимы, чем наружные, то они начинают возбуждаться только при более сильных звуках. Диапазон громкости звуков, воспринимаемых человеком, от 1 до 140 децибел (дБ). Например, крик человека имеет громкость 80 дБ.

Слуховая сенсорная система может *адаптироваться* к действию звука. Чувствительность его к тихим звукам может повышаться, а при действии сильных – во много раз снижаться.

Определение положения источника звука в пространстве облегчается с помощью *бинаурального слуха*, т.е. способности слышать одновременно двумя ушами. При бинауральном слухе если источник звука находится справа или слева от средней линии головы, то в правое и левое ухо поступают звуковые волны, отличающиеся по фазе, громкости и времени по-

ступления. Точность определения направления звука с помощью бинаурального слуха достигает 1°. При моноуральном слухе (слушании одним ухом) определение направления звука хуже (5–10°) и при этом человек вынужден крутить головой.

Дефекты слуха чаще всего связаны либо с ухудшением слуховой проводимости (кондуктивными нарушениями слуха), либо с сенсоневральными нарушениями.

Кондуктивный тип нарушений возникает, когда звуковые волны не могут пройти из наружного или среднего уха во внутреннее: это перекрытие слухового канала, отверстие в барабанной перепонке, инфекция среднего уха или другие отклонения, мешающие вибрировать барабанной перепонке либо слуховым косточкам.

Сенсоневральное нарушение слуха появляется во внутреннем ухе (сенсорная часть) или в слуховом нерве. Когда звук достигает внутреннего уха, но неправильно воспринимается или воспринимается правильно, но не может достичь мозга, возникающее в результате нарушение слуха называется сенсоневральным. Причиной может быть повреждение рецепторных волосковых клеток кортиева органа, нервных клеток в улитке, а также слухового нерва либо нейронов в слуховой зоне коры больших полушарий.

3. Вестибулярная сенсорная система

Вестибулярная сенсорная система играет важную роль в пространственной ориентировке человека. Она воспринимает и анализирует информацию об *ускорениях* или *замедлениях*, возникающих в процессе прямолинейного или вращательного движения, а также при *изменении положения головы* в пространстве. При равномерном движении или в условиях покоя рецепторы вестибулярного анализатора не возбуждаются. Импульсы от вестибулорецепторов вызывают перераспределение тонуса скелетной мускулатуры, что обеспечивает сохранение равновесия тела. Эти влияния осуществляются рефлекторным путем через ряд отделов ЦНС.

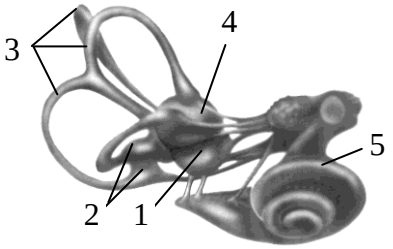

Рис. 64. Лабиринт височной кости:
1 – мешочек; *2* – ампулы; *3* – полукружные каналы; *4* – маточка; *5* – улитка

Периферическим отделом вестибулярного анализатора является вестибулярный аппарат, находящийся в лабиринте пирамиды височной кости (рис. 64). Он состоит из *преддверия* и трех *полукружных каналов*. Лабиринт имеет костные и перепончатые стенки. Полость между костными и перепончатыми стенками заполнена перилимфой. Внутри перепончатого лабиринта находится эндолимфа.

А.С. Пушкина

Преддверие разделяется костным гребешком на две полости: переднюю (округлую, сферическую), называемую *мешочком*, и заднюю (овальную, эллиптическую), называемую *маточкой.* Обе полости сообщаются между собой. Мешочек соединяется узким каналом с перепончатым каналом улитки, а маточка сообщается с полукружными перепончатыми каналами.

В мешочке и маточке находится *отолитовый аппарат* (рис. 65). Он представляет собой скопления рецепторных волосковых клеток, образующих возвышения – *пятна*. Выступающая в полость мешочка или маточки часть рецепторной клетки оканчивается одним более длинным подвижным волоском и 50–100 склеенными неподвижными волосками. Эти волоски погружены в желеобразную мембрану, на поверхности и внутри которой находятся кристаллики карбоната кальция – *отолиты*. Поэтому мембрану тоже часто называют *отолитовой мембраной.*

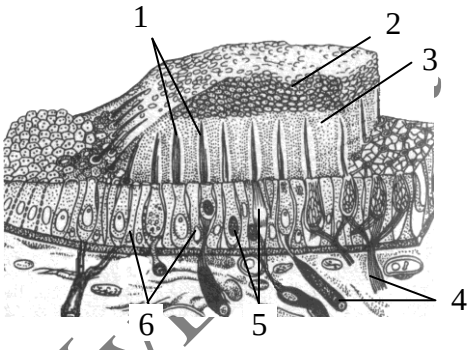

Рис. 65. Отолитовый аппарат:
1 – волоски; *2* – отолиты; *3* – отолитовая мембрана; *4* – нервные волокна; *5* – волосковые клетки; *6* – опорные клетки

При изменении положения головы, а также ускорении или замедлении прямолинейного движения тела отолитовая мембрана скользит в эндолимфе мешочка или маточки и сгибает волоски, что вызывает возбуждение рецепторных волосковых клеток. В результате изменяется характер нервной сигнализации от отолитового аппарата в ЦНС.

Полукружные каналы находятся в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Около места соединения с преддверием один конец каждого канала образует расширение – *ампулу*. В полукружных каналах рецепторные и опорные клетки сконцентрированы только в ампулах в виде *гребешков*, или *крист*. Волоски рецепторных клеток окружены желеобразным веществом, не содержащим солей кальция и образующим особый колпачок – *листовидную мембрану (купулу),* способную колебаться при движении эндолимфы.

Движение эндолимфы наблюдается при вращательных (угловых) ускорениях и торможениях. В начале движения или при увеличении его скорости эндолимфа полукружных каналов отстает от движения костной части, вследствие чего давление в ампуле увеличивается (эндолимфа как бы движется назад). При уменьшении скорости или прекращении движения или вращения эндолимфа в силу инерции продолжает поступательное движение, в связи с чем давление в ампуле снижается.

Движение эндолимфы в противоположных направлениях вызывает либо возбуждение, либо торможение волосковых клеток. Вследствие этого изменяется нервная импульсация в подходящих к этим клеткам волокнах вестибулярного нерва. Поскольку полукружные каналы расположены во всех трех взаимно перпендикулярных плоскостях, то при ускорении или замедлении движения тела человека в любую сторону обязательно происходит изменение давления хотя бы в одной из ампул полукружных каналов, воспринимаемое рецепторными волосковыми клетками вестибулярного анализатора.

Вестибулярный нерв входит составной частью в преддверно-улитковый нерв, ядро которого расположено в продолговатом мозге. Оно имеет связи со спинным мозгом, мозжечком, центрами, регулирующими работу внутренних органов, с ядрами глазодвигательных нервов. Корковый отдел вестибулярного анализатора находится в височной доле коры больших полушарий. Поэтому раздражение рецепторов вестибулярного аппарата сопровождается перераспределением тонуса мышц, с целью установления исходного положения тела. Одновременно возникает ряд *вегетативных рефлексов*: изменение кровяного давления, температуры кожи, частоты сокращения сердца, частоты дыхания и др.

При поражении вестибулярного анализатора исчезает способность сохранять вертикальное положение тела, возникает головокружение и тошнота, слабость, потливость и т.д. Такая же картина наблюдается при чрезмерном раздражении вестибулярного аппарата, приводящем к состоянию укачивания, или *«морской» болезни*.

Организм также плохо переносит не только перераздражение, но и отсутствие раздражения рецепторов вестибулярного аппарата, что наблюдается при невесомости в космосе. Поэтому космонавты проходят специальные тренировки (свободное падение с самолета), чтобы предотвратить расстройство физиологических функций и резкое ухудшение самочувствия в предстоящих длительных космических полетах.

Вопросы для самоконтроля

1. Как нарушается построение изображения на сетчатке при врожденной близорукости и дальнозоркости?
2. Каков механизм аккомодации глаза у человека?
3. Что такое старческая дальнозоркость, астигматизм?
4. Какое значение имеет зрачковый рефлекс и как он осуществляется?
5. Дайте характеристику центральному, периферическому и бинокулярному зрению.
6. Раскройте суть теорий цветовосприятия.

БрГУ имени

7. Как осуществляется и какие механизмы адаптации к изменению освещенности?
8. Как осуществляется проведение звуковых волн в ухе человека?
9. Каково строение внутреннего уха и кортиева органа?
10. Охарактеризуйте теории слуха.
11. Какое строение имеет отолитовый аппарат и какую информацию он воспринимает?
12. Как устроены полукружные каналы и о чем они сигнализируют в ЦНС?

Лекция 13. Обонятельная, вкусовая, кожная, двигательная и висцеральная сенсорные системы

План лекции:

1. Обонятельная и вкусовая сенсорные системы.
2. Кожная сенсорная система.
3. Двигательная и висцеральная сенсорные системы.

Основные термины на туркменском языке

1. Автоматизация – awtomatlaşdyrma; awtomatlaşdyrylma
2. Аналитико-синтетическая функция – analitiki-sintez funksiýa
3. Барабанная струна – deprek gylyk
4. Бедро – bykyn; ýanbaş
5. Блуждающий нерв – aýlanyp ýören nerw
6. Болевые рецепторы (ноцицепторы) – agyry reseptorlary
7. Брыжейка – çöz
8. Верхняя носовая раковина – ýokarky burun boslygy
9. Вкусовой – tagam

БрГУ имени

10. Вкусовые почки – tagam böwrejikleri
11. Волосяная луковица – saç kök
12. Глотка – damak
13. Голень – injik
14. Голод – açlyk
15. Горький – ajy
16. Грибовидный – güberçek; kömelek görnüşli
17. Губы – dodak
18. Дезодорант – dezodorant
19. Дерма – derma; deri
20. Диск – disk
21. Желеобразный (железистый) – (sostawynda demir elementi bolan)
22. Желобоватый (похожий на жёлоб) – (meňzeş ternaw)
23. Желудочно-кишечный тракт – garyň-içege trakty
24. Желчный пузырь – öt haltasy
25. Живот – garyn
26. Зона комфорта – oňaýly zona
27. Кисловатый запах (слегка кислый запах) – turşumtyk ys (çalaja turşy)
28. Кислый – turşy
29. Кожа – deri
30. Кожный – deri
31. Колбовидная форма – kolba meňzeş
32. Корень языка – dili köki
33. Кулинар – ökde aşpez
34. Ладонная сторона – aýa tarap
35. Летучее вещество – uçýan madda
36. Лицевой нерв – ýüz nerv
37. Малый таз – kiçi çanaklyk
38. Матка – ýatgy
39. Миндалина – badam şekilli mäz
40. Мягкое нёбо – ýumşak kentlewük
41. Надавливание – basmak
42. Надгортанник – bogazüsti kekirdewik; bokurdak galkan gemirçegi
43. Настройка – düzme; gurma; sazlama
44. Нейтрализация – gowşatma; güýçden düşürme
45. Несвободный (без свободы) – (azatlyksuz)
46. Ногтевая фаланга – dyrnak hatanlary
47. Ноздря – burun deşigi
48. Носовая полость – burun boşlugy
49. Ноцицептивный (болевой) – (agyry)
50. Обонятельная булава – dem alyş bulawa

БрГУ имени А. С. Пушкина

51. Обонятельная луковица – dem alyş lukowisasy
52. Обонятельный – dem alyş; duýgy
53. Опорные клетки – daýanç kletkalary
54. Острый запах – ýiti ys
55. Осязательный – duýýan; syzýan; syzyjy
56. Отвращение – ýigrenç
57. Очаг возбуждения – oýatma ojagy
58. Парфюмерия – parfýumeriýa
59. Передняя центральная извилина – daşky beýniniň egri-bugry gasyn
60. Перераспределение – täzeden paýlama; ýaňadandan bölme; başgaça bölme
61. Перпендикулярный – perpendikulýar
62. Печень – bagyr
63. Подкожная жировая клетчатка – deri ýag kletçatka
64. Подошва – daban
65. Подушечка пальца – barmagyň ýassyjak ýeri
66. Постцентральная извилина (задняя центральная извилина) – (beýniniň egri-bugry gasyn artky merkezi)
67. Почки – böwrek
68. Преддверие – bosagasy; başlangyjy; öňüsyrasy; öň ýany
69. Преддверно-улитковый нерв – ulitka nerw-başlangyjy
70. Прикосновение – ýanaşma; ilteşme; galtaşma; çalaja degme
71. Провисать – agramyna sallanmak; agramyna çökmek; agramyna egilmek
72. Расширение – giňeltme; ulaltma; giňelme; ulalma
73. Рецепторные волосковые клетки – reseptorly gyldyrganly kletkalary
74. Решетчатая кость – gözenek sekilli sunk
75. Самочувствие – hal-ahwal; ýagdaý; özüňi duýuş
76. Связка – siňir damary; bogny birleşdiriji damar
77. Слабость – gowşaklyk; ysgynsyzlyk
78. Сладкий – süýji
79. Слюнная железа – tüýkülik mäzi
80. Соленый – duzly
81. Соски груди – göwüs emzikleri
82. Сосочки языка – diliň çişjagazlary
83. Сосочковый слой – çişjagaz gatlak
84. Спина – arka; ýagyrny
85. Суставная сумка – bogun sumkasy
86. Сухожилие – damar; siňir
87. Съедобность пищи – nahar bolýanlyk
88. Тазовый нерв – çanaklyk nerw
89. Тактильный (осязательный) – taktil (duýýan; syzýan; syzyjy)
90. Тельце – bedenjik

БрГУ имени А.С. Пушкина

91. Терморецептор – termoreseptor
92. Тошнота – ýürek bulanmaklyk; gaýtarasyň gelmeklik
93. Фармакологический – farmakologik; farmakologiýa degişli
94. Фасция (соединительнотканная оболочка, покрывающая органы) – (birleşdiriji dokuma organlary örtýän)
95. Хеморецептор – hemoreseptor
96. Холодовые рецепторы (рецепторы к холоду) – (reseptorlary sowuk üçin)
97. Чревный нерв – garyn nerw
98. Щекотка – gyjyk
99. Эллиптический – elliptik
100. Эпидермис – epidermis
101. Языкоглоточный нерв – dil damak nerv

Лушкина

1. Обонятельная и вкусовая сенсорные системы

Рецепторы обонятельной и вкусовой сенсорных систем относятся к хеморецепторам, т.е. они способны анализировать внешние химические раздражения и инициировать формирование соответствующих обонятельных и вкусовых ощущений. Эти рецепторы обладают высокой избирательностью и специфичностью по отношению к молекулам некоторых химических веществ. Возбуждение обонятельных и вкусовых хеморецепторов происходит в результате слабого химического взаимодействия между молекулой раздражителя и специализированными белками, встроенными в мембрану рецепторной клетки. По сравнению с другими анализаторами обонятельная и вкусовая сенсорные системы обладают более высокой способностью к адаптации.

Обонятельная сенсорная система. С участием обоняния осуществляется, особенно у животных, ориентация в окружающем мире. Обонятельная сенсорная система оказывает влияние на пищевое поведение, принимает участие в определении съедобности пищи, а также влияет на оборонительное поведение, помогая избежать опасности благодаря способности различать вредные для организма вещества.

Периферический отдел обонятельного анализатора, т.е. обонятельные рецепторы, расположены в слизистой оболочке *верхней носовой раковины*. Количество обонятельных рецепторов у человека примерно 10 млн. Каждая обонятельная рецепторная клетка расположена между опорными и базальными клетками (рис. 66). Она веретеновидной формы с двумя отростками на концах. Один из

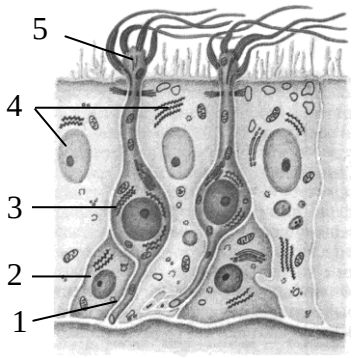

Рис. 66. Слизистая оболочка носовой раковины:

1 – аксон; *2* – базальная клетка; *3* – рецепторная клетка; *4* – опорные клетки; *5* – обонятельная булава

этих отростков является дендритом, образующим в слизистой оболочке носовой полости сферическое утолщение – *обонятельную булаву*. Обонятельная булава покрыта 6–12 микроскопическими волосками, толщиной 0,3 мкм и длиной 10 мкм, что увеличивает площадь контакта с молекулами газообразных пахучих веществ. Движение волосков обеспечивает активный процесс захвата молекул пахучего вещества и контакта с ним, что лежит в основе целенаправленного восприятия запахов. Рецепторы обонятельного анализатора обладают очень высокой чувствительностью. Для некоторых веществ достаточно попадания нескольких молекул на рецепторную клетку, чтобы вызвать ее возбуждение.

Таким образом, сейчас считается, что обонятельная рецепция основана на прямом узнавании молекулярной структуры пахучего вещества белком, встроенным в мембрану рецепторной обонятельной клетки, и реализуется посредством слабых взаимодействий. Детальный механизм процесса остается пока неизвестным.

Вторые отростки рецепторных клеток являются аксонами (рис. 66) и представляют собой немиелинизированные нервные волокна. Эти волокна собираются в пучки (обонятельные нервы) и, пройдя через отверстия в решетчатой кости черепа, направляются в две *обонятельные луковицы* головного мозга. От нейронов обонятельных луковиц отходят волокна, образующие обонятельные пути, идущие в лимбическую долю коры и гиппокамп, где находится центральный отдел обонятельного анализатора. Особенность обонятельного анализатора состоит в том, что его афферентные волокна не переключаются в таламусе и не переходят на противоположную сторону большого мозга.

В обонятельном восприятии у человека всегда присутствует эмоциональный компонент. Запах может вызывать ощущение удовольствия или отвращения, при этом меняется состояние организма. Имеется несколько классификаций запахов. Обычно (по Дж. Эймуру) выделяют 7 первичных запахов: камфорный (камфора), мускусный (пентадеканолактан), цветочный (фенилметилэтилкарбинол), мятный (ментол), эфирный (дихлорэтилен), едкий и острый (муравьиная кислота), гнилостный (бутилмеркаптан).

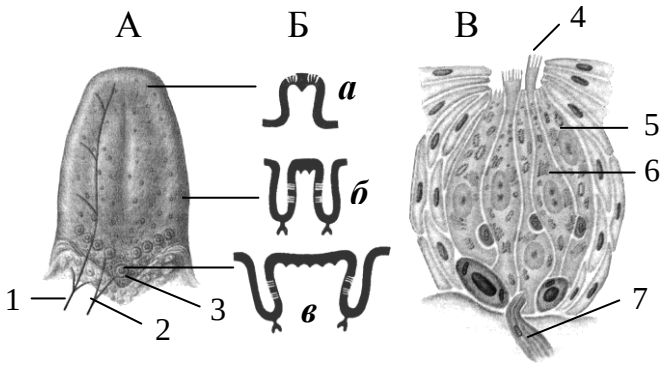

Рис. 67. Расположение вкусовых рецепторов на языке (*А*), строение вкусовых сосочков (*Б*) и вкусовой почки (*В*):
а – грибовидный сосочек; *б* – листовидный сосочек; *в* – желобоватый сосочек; *1* – барабанная струна; *2* – языкоглоточный нерв; *3* – корень языка; *4* – вкусовые волоски; *5* – опорная клетка; *6* – рецепторная клетка; *7* – нервные волокна

Вкусовая сенсорная система. Периферический отдел вкусового анализатора представлен *вкусовыми почками*,

или вкусовыми луковицами, которые расположены на сосочках языка, а также в меньшей степени на задней стенке глотки, мягком нёбе, миндалинах и надгортаннике. Всего у человека около 2 тысяч вкусовых почек, каждая из которых содержит до 40 рецепторных клеток, окруженных опорными клетками. Вкусовые сосочки языка имеют три разные формы: *грибовидную, листовидную* и *желобоватую* (рис. 67). Около половины вкусовых почек находится на желобоватых сосочках.

Вкусовая почка имеет колбовидную форму и соединяется с поверхностью языка через *вкусовую пору.* Вкусовые рецепторные клетки усеяны на своем конце *вкусовыми волосками (микроворсинками)*, которые выступают на поверхность языка через вкусовые поры (рис. 67, В). Предполагают, что в области микроворсинок расположены активные центры – стереоспецифические участки рецептора, избирательно воспринимающие разные адсорбированные вещества.

Европейцы выделяют четыре типа вкусовых ощущений: горький, сладкий, соленый, кислый. У японцев и других азиатских народов существует пятый специфический тип – умами. Это вкус высокобелковой пищи. Приятный солоноватый вкус умами хорошо ощущается при употреблении продуктов, богатых белком: сыров, орехов, грибов, тофу. Также выделяют второстепенные вкусы: пряный, острый, жирный и др.

Иногда люди после приема пищи ощущают во рту металлический привкус, связанный с тем, что в употребленной еде присутствовали частицы крови. Также спровоцировать металлический привкус способны продукты, приготовленные в посуде из определенных видов металла, и некоторые медикаменты.

Следует отметить, что компоненты пищи, вызывающие ощущение сладости и горечи, совершенно безвредны, а вот вещества, дающие соленый и кислый вкус, способны повредить слизистые покровы языка и ротовой полости. Связано это с тем, что кислая и соленая еда содержит кислоты.

Чтобы возникло вкусовое ощущение, раздражающее вещество должно находиться в растворенном состоянии. Сладкое или горькое вкусовое вещество, растворяющееся в слюне до молекул, проникает в поры вкусовых луковиц, вступает во взаимодействие с гликокаликсом и адсорбируется на клеточной мембране микроворсинки, в которую встроены «сладкочувствующие» или «горькочувствующие» рецепторные белки. При воздействии соленых или кислых вкусовых веществ изменяется концентрация электролитов около вкусовой клетки. Во всех случаях повышается проницаемость клеточной мембраны микроворсинок и ионы натрия поступают внутрь клетки. Происходят деполяризация мембраны и образование рецепторного потенциала, который распространяется к основанию вкусовой

клетки. В рецепторно-афферентном синапсе возникает генераторный потенциал, а затем и нервный импульс.

Нервные импульсы, возникшие при действии вкусового раздражителя, поступают по волокнам *языкоглоточного нерва* и ветви лицевого нерва *барабанной струне* в продолговатый мозг и далее по проводящим путям в кору больших полушарий. Корковый отдел вкусового анализатора находится в нижней части задней центральной извилины в теменной доле.

В среднем через 10 суток каждая вкусовая рецепторная клетка сменяется новой. Разные вкусовые клетки человека обладают разной чувствительностью к кислому, сладкому, соленому и горькому. Кончик языка особенно чувствителен к сладкому, боковые поверхности передней части языка – к соленому, боковые поверхности средней части языка – к кислому, корень языка – к горькому.

Если человек ощущает горький, соленый, кислый и сладкий вкус, то это означает, что его вкусовой анализатор работает исправно. Однако ощущение вкуса зависит не от языка, а от головного мозга. Нередки случаи, когда вкусовые рецепторы у человека находится в абсолютно здоровом и функциональном состоянии, но нарушения работы головного мозга не дают возможности достоверно воспринимать тот или иной вкус.

Вкусовые раздражения рефлекторным путем изменяют работу сердца, кровяное давление, кровенаполнение головного мозга, рук и ног, температуру кожи. Так, кислые вещества вызывают учащение сердечных сокращений, повышение кровяного давления, сужение кровеносных сосудов кожи и конечностей, понижение температуры кожи. Сладкая пища, наоборот, рефлекторно расширяет сосуды и увеличивает кровенаполнение головного мозга и конечностей, повышает температуру кожи.

При длительном действии вкусового вещества наблюдается адаптация к нему и интенсивность вкусового ощущения снижается. Продолжительность адаптации пропорциональна концентрации раствора. Адаптация к сладкому и соленому развивается быстрее, чем к горькому и кислому. Обнаружена и перекрестная адаптация, т.е. изменение чувствительности к одному веществу при действии другого. Применение нескольких вкусовых раздражителей одновременно или последовательно дает эффекты вкусового контраста или смешения вкуса. Например, адаптация к горькому повышает чувствительность к кислому и соленому, адаптация к сладкому обостряет восприятие всех других вкусовых стимулов. При смешении нескольких вкусовых веществ может возникнуть новое вкусовое ощущение, отличающееся от вкуса составляющих смесь компонентов.

В условиях голода наблюдается повышенная чувствительность к различным вкусовым веществам, а после приема пищи вкусовая чувствительность снижается. У студентов перед экзаменом значительно уменьша-

ется способность воспринимать различные вкусовые вещества. С возрастом происходит снижение вкусовой чувствительности, уменьшается способность различать вкусовые вещества. Снижают вкусовую чувствительность заболевания полости рта, желудочно-кишечного тракта, органов дыхания, болезни крови и центральной нервной системы.

2. Кожная сенсорная система

Кожную сенсорную систему часто подразделяют на тактильный и температурный анализаторы. Кроме того, в коже имеются рецепторы, воспринимающие болевые воздействия. Периферический отдел кожного анализатора представлен различными рецепторами, раздражение которых приводит к формированию специфических ощущений.

В зависимости от строения рецепторы кожи делят на две группы: *свободные* и *несвободные.* Свободные рецепторы представляют собой окончания разветвлений дендритов чувствительных нейронов. Несвободные рецепторы (тельца Пачини, Мейснера, Руффини, колбы Краузе) образованы разветвлениями дендритов и окружающими их клетками нейроглии.

Тактильный анализатор, являющийся частью кожного анализатора, обеспечивает ощущения прикосновения, давления, вибрации и щекотки. Рецепторами, воспринимающими давление, являются *диски Меркеля*, расположенные небольшими группами в глубоких слоях кожи и слизистых оболочек (рис. 68). Рецепторами прикосновения являются *тельца Мейснера*, расположенные в сосочковом слое кожи. На коже, покрытой волосами, на прикосновение также реагируют рецепторы волосяных луковиц. Ощущение давления и прикосновения возникает только при раздражении некоторых точек кожи, которые называются осязательными. Очень много осязательных рецепторов находится на подушечках пальцев и губах, меньше всего их на плечах и спине.

Вибрацию воспринимают *тельца Пачини*, располагающиеся в слизистой оболочке, в коже, не покрытой волосами, в подкожной жировой клетчатке, а также в суставных сумках и сухожилиях. Щекотание воспринимают свободные нервные окончания, расположенные непосредственно под эпидермисом в верхних слоях дермы.

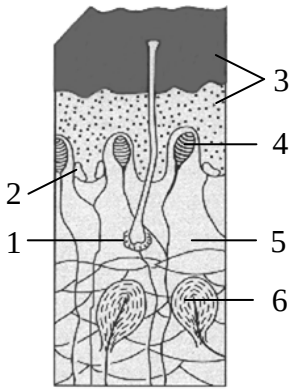

Рис. 68. Положение тактильных рецепторов в коже: *1* – рецепторы волосяных луковиц; *2* – диски Меркеля; *3* – эпидермис; *4* – тельце Мейснера; *5* – дерма; *6* – тельце Пачини

Если одновременно прикасаться к двум соседним точкам кожи, то в зависимости от расстояния между ними можно получить ощущение либо одного, либо двух раздельных прикосновений. По наимень-

шему расстоянию между раздражаемыми точками кожи, при котором еще ощущается двойное прикосновение, можно судить о пороге пространственного различения тактильных раздражений. Исследования показали, что порог пространственного различения примерно равен: на кончике языка 1 мм, на ладонной стороне ногтевой фаланги пальцев руки 2 мм, на кончике носа 6–7 мм, на лбу 20–25 мм, на плече и предплечье 25–40 мм, на спине и груди 40–70 мм.

Кожные рецепторы проявляют резко выраженную адаптацию к непрерывно длящимся раздражениям. Надавливание на кожу или прикосновение к ней вызывает появление в соответствующих рецепторах и афферентных волокнах нервных импульсов, следующих друг за другом с большой частотой. Однако почти тотчас же импульсы начинают становиться все более редкими, а спустя несколько секунд совсем исчезают. Соответственно прекращается и ощущение давления или прикосновения.

Периферический отдел *температурного анализатора*, также являющегося частью кожного анализатора, представлен тепловыми и холодовыми рецепторами. Тепловые рецепторы – это *тельца Руффини*, а холодовые – *колбы Краузе* (рис. 69). Холодовые рецепторы расположены непосредственно под эпидермисом, а тепловые рецепторы – преимущественно в нижнем и верхнем слоях дермы (собственно кожи) и слизистых оболочек.

Существует диапазон температуры кожи, в пределах которой в результате адаптации к температуре внешней среды происходит полное исчезновение температурных ощущений. Этот диапазон температур получил название *зоны комфорта*, или *нейтральной зоны*. Например, погрузившись в теплую ванну с температурой воды около 33 ºС, человек сначала отчетливо испытывает ощущение тепла. Однако вскоре это ощущение угасает. Если ненадолго человек вылезет из ванны, а затем снова погрузится в нее, то ощущение тепла возобновится.

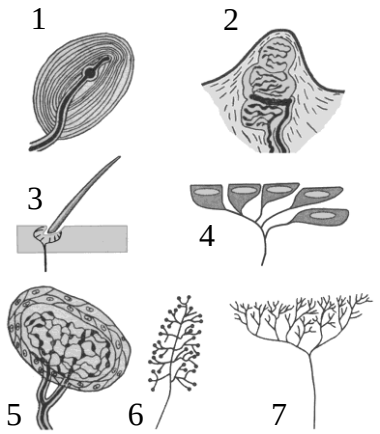

Рис. 69. Рецепторы кожи:
1 – тельца Пачини; *2* – тельца Мейснера; *3* – рецепторы волосяной луковицы; *4* – диски Меркеля; *5* – колба Краузе; *6* – тельца Руффини; *7* – свободные нервные окончания

В диапазоне зоны комфорта происходит полная адаптация температурного анализатора к новой температуре кожи. В опытах, в которых обнаженный человек находится в помещении с регулируемой температурой, зона комфорта лежит в пределах 33–35 ºС. Изменения температуры кожи и отклонения от зоны комфорта сопровождаются возникновением ощущения тепла или холода.

Относительную адаптацию к теплу и холоду легко обнаружить. Если одну руку опустить в воду, охлажденную до 15 °С, а другую – в воду, нагретую до 45 °С, то при последующем переносе обеих рук в воду, имеющую температуру 30 °С, получается ясное ощущение, что одна рука находится в теплой воде, а другая – в холодной. Опыты показывают, что температурные ощущения зависят не только от абсолютной температуры раздражителя, но также и от состояния кожи, т.е. ее температуры и адаптации к теплу или холоду.

Холодовые рецепторы располагаются ближе к поверхности кожи (на глубине примерно 0,17 мм), чем тепловые (на глубине 0,3–0,6 мм), поэтому холодовые рецепторы возбуждаются быстрее.

Исходная температура кожи определяет уровень возбудимости терморецепторов. Чем ниже температура кожи, тем выше возбудимость холодовых и ниже – тепловых рецепторов и наоборот. Интенсивность температурных ощущений возрастает при увеличении скорости изменения температуры внешней среды, а также увеличении площади участка кожи, на который действует температурный раздражитель.

Количество различного типа рецепторов, приходящихся на единицу поверхности кожи, неодинаково. В среднем на 1 см^2 кожи приходится 50 болевых, 25 тактильных, 12 холодовых и 2 тепловых рецептора. Больше всего рецепторов расположено в коже пальцев рук, ладоней, подошв, губ, сосков груди и половых органов. Эти участки тела обладают наибольшей чувствительностью.

Разное количество чувствительных рецепторов в отдельных участках кожи, а также особенности их структуры и глубины залегания обусловливают неодинаковые пороги адекватного раздражения разных участков кожи. Так, порог тактильного раздражения для кожи кончика носа или ладонной стороны ноттевой фаланги пальцев руки раз в 10–15 меньше, чем для кожи живота и спины. Относительно редкое расположение холодовых и особенно тепловых точек приводит к тому, что температурное раздражение очень ограниченного участка кожи может совсем не вызвать соответствующего ощущения. В области голени, бедра и живота ощущение тепла иногда отсутствует даже в том случае, если площадь раздражаемого участка кожи превышает 1 см^2. Чувствительность к теплу и холоду далеко не одинаковая у разных людей и в сильной степени зависит от адаптации кожи к этим раздражителям.

Обычно раздражения, воспринимаемые кожей, носят комплексный характер, так как действуют на разные виды рецепторов, причем получается единое обобщенное ощущение, характер которого зависит от степени вовлечения в реакцию различных видов рецепторов. Приложение к коже холодного или теплого предмета в первый момент вызывает отчетли-

БрГУ имени

вое ощущение прикосновения, к которому быстро присоединяется и становится доминирующим ощущение холода или тепла. Объясняется это тем, что импульсы от тактильных рецепторов быстрее достигают центральной нервной системы.

Сила очагов возбуждения, возникающих в коре под влиянием импульсов от тактильных и болевых рецепторов, зависит от характера и интенсивности раздражения, причем более сильный (доминирующий) очаг способен понижать возбудимость слабого очага. Этим объясняется ослабление или отсутствие тактильных ощущений при сильном болевом раздражении, или, наоборот, уменьшение болевых ощущений, если потирать рукой ушибленное место, прикладывать к нему холодный или теплый предмет. Болевые ощущения могут совсем отсутствовать, когда одновременно относительно слабо раздражаются болевые и сильно стимулируются тактильные рецепторы. Аналогичный корковый механизм лежит в основе подавления болевых ощущений путем интенсивного сжимания рук. В этом случае сильный очаг возбуждения возникает не только в кожном, но и в двигательном анализаторе.

Существенное влияние на чувствительность кожного анализатора оказывают температура кожи и состояние кровообращения в ней, обусловленное сужением или расширением кожных сосудов. Известно, что при повышении температуры кожи ее чувствительность к тактильному и болевому раздражениям повышается, а при охлаждении понижается.

Проводниковый отдел кожного анализатора составляют многие нервы, идущие от рецепторов кожи, и нервные пути, которые заканчиваются в основном в *задней центральной извилине*. Она находится в теменной доле коры каждого полушария и здесь локализован центральный отдел кожного анализатора.

От состояния центрального отдела кожного анализатора зависят изменения кожной чувствительности. Во-первых, центральная нервная система, реагируя на поступающие с периферии импульсы, оказывает рефлекторные влияния на кожу: изменяет ее функциональное состояние, а тем самым и чувствительность. Во-вторых, меняется возбудимость нейронов центрального отдела кожного анализатора. Она повышается, если афферентные импульсы достаточно интенсивны и жизненно важны. Этим объясняется повышение кожной чувствительности под влиянием профессиональных навыков, а также при нарушении функции других анализаторов, что имеет место у слепых и слепоглухонемых. Слабые тактильные и температурные раздражения, в особенности длительно и часто повторяющиеся, наоборот, понижают возбудимость корковых клеток и приводят к развитию в них процесса торможения.

Изменение возбудимости коркового отдела анализатора может про-

БрГУ им. А.С. Пушкина

исходить и под влиянием сдвигов функционального состояния корковых отделов других анализаторов. Установлено, что чувствительность к тактильным раздражениям в условиях освещения выше, чем в темноте. Чувствительность к раздражениям кожи может, наоборот, снижаться под влиянием сильного очага возбуждения в корковом отделе другого анализатора. Так, значительное мышечное напряжение резко повышает порог болевых и тактильных воздействий, т.е. понижает чувствительность к ним. Аналогичное влияние, особенно на порог пространственного различения тактильных раздражений, оказывает утомление.

В коже располагается большое количество болевых рецепторов – *ноцицепторов* (от лат. *nocere* – разрушать). Следует отметить, что ощущение боли может возникать как при раздражении ноцицепторов, так и при очень сильных воздействиях на другие рецепторы организма.

Ноцицепторы относятся к группе высокопороговых рецепторов, т.е. рецепторов, возбуждающихся при воздействии сильных повреждающих раздражителей (удары, сильные сжатия, уколы, разрезы, сильные температурные воздействия, воздействия химических веществ и т.д.). По механизму возбуждения выделяют два основных типа болевых рецепторов – механоноцицепторы и хемоноцицепторы.

Механоноцицепторы расположены преимущественно в коже, фасциях мышц и сухожилиях, суставах и слизистых оболочках пищеварительного тракта. Они образованы свободными нервными окончаниями миелинизированных волокон со скоростью проведения возбуждения 4–30 м/с. Механоноцицепторы реагируют на раздражители, вызывающие деформацию и повреждение их мембраны при сжатии или растяжении тканей. Большинство этих рецепторов способны быстро адаптироваться.

Хемоноцицепторы имеются в коже, мышцах, слизистых оболочках и особенно в стенках мелких артерий внутренних органов. Они представлены свободными нервными окончаниями немиелинизированных волокон со скоростью проведения возбуждения 0,4–2 м/с. Специфическими раздражителями для хемоноцицепторов являются химические вещества, особенно те, которые нарушают процессы окисления в клетках тканей. Эти вещества могут воздействовать на клетки организма из внешней среды, например, кислоты, щелочи, а также могут образоваться и выделяться при разрушении клеток тканей и нервных окончаний (гистамин, серотонин и др.).

Импульсы от ноцицепторов туловища и конечностей поступают в спинной мозг и далее проводятся в головной мозг по специфическому и неспецифическому путям. Специфический путь заканчивается в первичной и вторичной соматосенсорных зонах коры больших полушарий. Первичная соматосенсорная зона находится в задней центральной извилине. Здесь осуществляется анализ болевых воздействий, формируется ощущение

острой, точно локализованной боли. Вторичная соматосенсорная зона расположена в глубине боковой борозды. Она принимает участие в осознании и выработке программы поведения при болевом воздействии. По неспецифическому пути импульсы от ноцицепторов распространяются на различные структуры головного мозга.

На болевые воздействия организм отвечает генерализованной реакцией. В болевое возбуждение вовлекаются различные уровни ЦНС, начиная от спинного мозга и кончая корой больших полушарий. Благодаря такому интегративному восприятию формируется комплекс эмоциональных, защитных и адаптивных реакций, направленных на устранение боли.

3. Двигательная и висцеральная сенсорные системы

Двигательная сенсорная система обеспечивает мышечное чувство при изменении напряжения мышц, их фасций, суставных сумок, связок и сухожилий. Благодаря мышечному чувству человек может определить положение своих конечностей, их отделов и других частей тела относительно друг друга, осознавать скорость и направление движения, может оценить мышечную силу, необходимую для движения, удерживания или перемещения груза. Двигательный анализатор имеет исключительно важное значение для выполнения и разучивания движений. Он контролирует правильность и точность движений. Двигательный анализатор совместно с кожным, зрительным и вестибулярным анализаторами дает информацию о положении тела в пространстве, позе человека, участвует в координации мышечной деятельности.

Периферический отдел двигательного анализатора (рис. 70) представлен специализированными рецепторами – *проприорецепторами*, расположенными в мышцах, фасциях, сухожилиях, связках и суставных сумках. Проприорецепторы возбуждаются при всяком изменении, происходящем в двигательном аппарате под влиянием сокращения или растяжения мышц. К проприорецепторам относятся тельца Пачини, тельца Гольджи, мышечные веретёна и свободные нервные окончания.

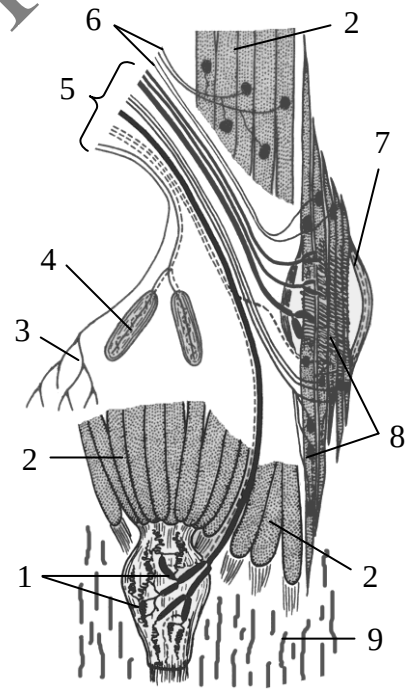

Рис. 70 – Периферический отдел двигательного анализатора:
1 – сухожильные рецепторы Гольджи; *2* – экстрафузальные мышечные волокна (средняя часть вырезана); *3* – свободные нервные окончания; *4* – тельца Пачини; *5* – афферентные нервные волокна; *6* – эфферентные волокна; *7* – мышечное веретено; *8* – интрафузальные мышечные волокна; *9* – сухожилие мышцы

Тельца Пачини представляют собой покрытые капсулами нервные окончания, которые расположены в глубоких слоях кожи, в сухожилиях и связках. Они реагируют на изменения давления, которое возникает при сокращении мышц и натяжений сухожилий, связок и кожи.

Тельца Гольджи, или сухожильные рецепторы Гольджи, располагаются в зоне соединения мышечных волокон с сухожилием, последовательно по отношению к мышечным волокнам. Поэтому они возбуждаются при сокращении мышечных волокон вследствие натяжения сухожилия мышцы и почти не реагируют на растяжение мышечного волокна. Интенсивность импульсов от рецепторов Гольджи увеличивается пропорционально силе мышечного сокращения. Таким образом, сухожильные рецепторы Гольджи информируют нервные центры о силе мышцы, степени напряжения мышцы и скорости его развития.

Мышечное веретено представляет собой скопление тонких поперечно-полосатых (интрафузальных) мышечных волокон, окруженных соединительнотканной капсулой. Капсула образована несколькими слоями клеток и в центральной части расширяется, образуя ядерную сумку. Внутри веретена содержится от 2 до 14 интрафузальных мышечных волокон. Эти волокна в 2–3 раза тоньше обычных экстрафузальных волокон скелетных мышц. Интрафузальные волокна проходят вдоль мышцы параллельно основной массе экстрафузальных мышечных волокон и, как правило, одним концом прикрепляются к экстрафузальному волокну, а другим – к сухожилию.

Интрафузалъные волокна подразделяются на два типа. Первый тип – это длинные, толстые, с ядрами в ядерной сумке, которые связаны с наиболее толстыми и быстропроводящими афферентными нервными волокнами. Интрафузальные волокна первого типа информируют о динамическом компоненте движения, т.е. о скорости изменения длины мышцы. Второй тип состоит из коротких, тонких волокон, с ядрами, вытянутыми в цепочку, информирующих о статическом компоненте (удерживаемой в данный момент длине мышцы).

Окончания γ-афферентных нервных волокон намотаны на интрафузальные волокна рецептора (рис. 71). При растяжении (удлинении, расслаблении) мышцы происходит возбуждение не только окончаний афферентных нервных волокон, но и рецепторов в интрафузальных мышечных волокнах. От последних по гамма-афферентному пути информация поступает в спинной мозг и активирует гамма- и альфа-мотонейроны в передних рогах спинного мозга, что в конечном итоге приводит к возбуждению экстра- и интрафузальных волокон и мышечному сокращению.

В противоположной ситуации, когда мышца чрезмерно сокращается (укорачивается) происходит возбуждение сухожильных рецепторов Гольджи, от которых возбуждение передается на клетки Реншоу. Возбуждение

последних вызывает торможение гамма- и альфа-мотонейронов и, следовательно, расслабление мышечных волокон, т.е. восстановление исходной их длины. Этот механизм поддержания определенного тонуса (длины) мышечных волокон происходит без участия головного мозга.

В естественныхусловиях возбуждение альфа- и гамма-мотонейронов одной мышцы возникает чаще всего одновременно. Но вследствие различной скорости проведения (по α-мотонейрону – 70–120 м/с, а по γ-мотонейрону – 10–40 м/с) оно достигает экстрафузальны волокон раньше. Экстрафузальные волокна начинают сокращаться раньше интрафузальных. Начавшие сокращаться с некоторым опозданием интрафузальные волокна, растягивают капсулу центральной зоны мышечного веретена. Это приводит к раздражению расположенных здесь нервных окончаний γ-афферентных волокон и поступлению от них импульсов вновь в спинномозговые центры. Там импульсы опять поступают к альфа-мотонейрону и к экстрафузальным мышечным волокнам, в результате чего сокращение их усиливается. Такая связь альфа- и гамма-мотонейронов в пределах одного сегмента спинного мозга получила название гамма-петли (рис. 71).

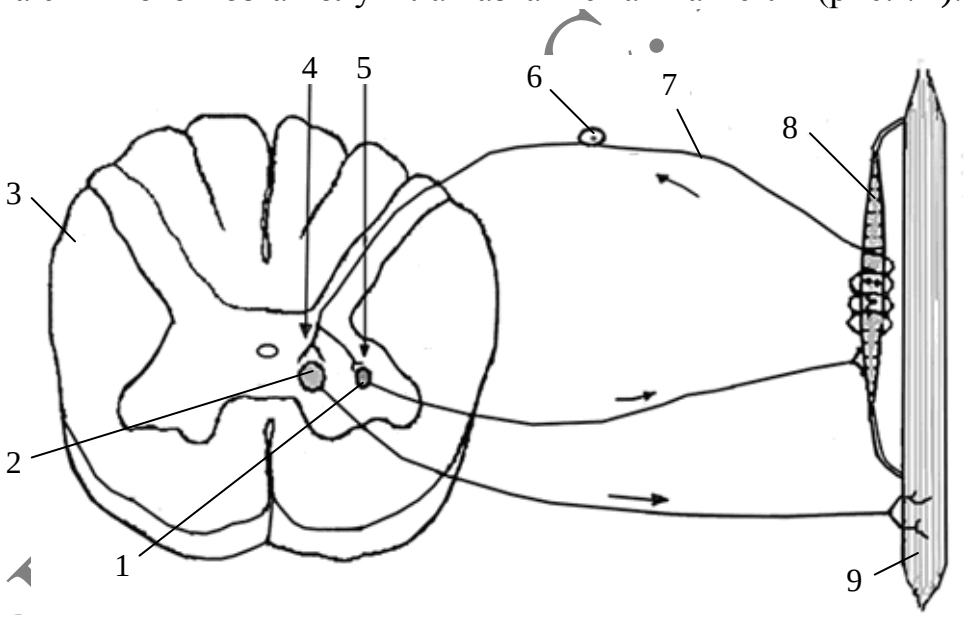

Рис. 71 – Схема гамма-петли:
1 – гамма мотонейрон; *2* – альфа-мотонейрон; *3* – спинной мозг; *4* – пирамидный путь; *5* – экстрапирамидный путь; *6* – спинномозговой узел; *7* – γ-афферентное нервное волокно; *8* – мышечное веретено; *9* – экстрафузальные мышечные волокна

При сокращении экстрафузальных мышечных волокон мышечные веретена «провисают», они перестают испытывать натяжение, и разряды их γ-афферентов прекращаются. Однако, подобному эффекту «разгрузки» мышечных веретен противодействует эффект стимуляции гамма-мотонейронов. Их активность вызывает сокращение интрафузальных мы-

шечных волокон, в результате срединная часть мышечного веретена растягивается, и афферентные волокна снова возбуждаются – в ЦНС поступает адекватный сигнал о длине мышцы. Следовательно, для нормальной деятельности мышечных веретён необходимо одновременное сокращение экстра- и интрафузальных мышечных волокон, что дополняется путем одновременной активации альфа- и гамма-мотонейронов в соответствующем сегменте спинного мозга. Поэтому нисходящие двигательные команды из головного мозга вызывают, как правило, совместную активацию альфа- и гамма-мотонейронов.

Основной афферентный путь, по которому поступает информация от рецепторов суставов и мышц в кору больших полушарий, проходит в составе задних канатиков спинного мозга через ядра продолговатого мозга, волокна медиальной петли, ядра таламуса. Помимо этого пути, сигналы от опорнодвигательного аппарата могут достигать коры больших полушарий и через ретикулярную формацию. Центральный отдел двигательного анализатора расположен в передней и задней центральных извилинах лобной и теменной доли коры больших полушарий и в центральной борозде, разделяющей эти доли.

Висцеральная сенсорная система. Висцеральная (интероцептивная) сенсорная система играет важную роль в регуляции работы внутренних органов, их взаимосвязи и координации, а также в поддержании постоянства внутренней среды организма и формировании защитно-приспособительных реакций. Периферический отдел висцерального, или интероцептивного, анализатора представлен рецепторами, расположенными во внутренних органах – *интерорецепторами* (интероцепторами).

Интерорецепторы по своему строению и функциям делятся на механорецепторы, барорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы, осморецепторы, болевые рецепторы и др.

Механорецепторы реагируют на различные формы механической деформации – изменение давления, сокращение или растяжение сосудов и стенок полых органов. Так, барорецепторы аорты очень чутко реагируют на повышение артериального давления, напротив, при достаточно сильном понижении давления импульсация может полностью прекращаться.

Хеморецепторы внутренних органов и кровеносных сосудов реагируют на химический состав внутренней среды, например, на состав крови.

Терморецепторы внутренних органов и ЦНС чрезвычайно чувствительны к перепадам температуры притекающей крови. Они обладают большей чувствительностью, чем терморецепторы кожи, и реагируют на изменения температуры на десятые и сотые доли градуса. Особенно много таких рецепторов в гипоталамусе, что, по-видимому, связано с важной ролью последнего в процессах терморегуляции.

БрГУ

Осморецепторы реагируют на осмотическое давление крови и межклеточной жидкости, которое создается растворимыми солями, в первую очередь солями натрия и калия. При понижении осмотического давления рецепторная клетка начинает активно генерировать импульсы. Повышение же осмотического давления до нормальной концентрации снижает импульсацию клетки до исходного уровня.

Все интероцепторы являются первично чувствующими, т.е. окончаниями чувствительных нейронов. Это могут быть как свободные нервные окончания, так и окончания, снабженные дополнительными структурами.

При раздражении интерорецепторов возникают ощущения, которые образуют так называемое органическое чувство (самочувствие) человека. К органическим ощущениям относят чувство голода, жажды, насыщения, дискомфорта и др. Это наиболее древняя и элементарная группа ощущений.

Интероцептивные ощущения относятся к числу менее осознаваемых и наиболее диффузных форм ощущений и всегда сохраняют свою близость к эмоциональным состояниям. Возбуждение некоторых интероцепторов, например, стенок мочевого пузыря или прямой кишки, приводит к появлению четких, осознанных ощущений. Возбуждение интероцепторов сердца, сосудов, почек и ряда других органов не вызывает ясных осознанных ощущений и часто субъективно человек не может точно определить место раздражения.

Изменение состояния внутренних органов, регистрируемое интероцептивным анализатором, даже если оно не осознается человеком, может оказывать значительное влияние на его настроение, самочувствие и поведение.

Проводниковый отдел висцерального анализатора представлен в основном блуждающим, чревным и тазовым нервами. Афферентные пути от внутренних органов идут в составе симпатических нервов. Тела чувствительных нейронов в этом случае лежат в спинномозговых ганглиях. Наиболее мощным проводником афферентных сигналов (от желудка, тонкого кишечника, брыжейки) являются чревные нервы.

Часть нервных волокон интероцептивной системы принадлежит парасимпатическим черепным нервам (тройничному, лицевому, языкоглоточному и блуждающему). Первые три иннервируют органы головы, а блуждающий – внутренние органы грудной и брюшной полости. От органов малого таза информация передается по волокнам тазового нерва.

Импульсы от интероцепторов конечностей и туловища проводятся по вегетативным нервным волокнам и в составе боковых столбов спинного мозга. Центральный отдел висцерального анализатора расположен в лимбической системе и в других разных участках коры больших полушарий.

Вопросы для самоконтроля

БрГУ имени

1. Каково строение периферического отдела обонятельного анализатора?
2. Как происходит восприятие запахов и как классифицируют запахи?
3. Охарактеризуйте периферический отдел вкусовой сенсорной системы.
4. Как возникают вкусовые ощущения и что влияет на их интенсивность?
5. Какие рецепторы имеются в периферическом отделе кожной сенсорной системы и что они воспринимают?
6. Где локализован корковый отдел кожного анализатора и что влияет на возбудимость его нейронов?
7. Дайте характеристику ноцицепторам.
8. Где расположены различные проприорецепторы и что они воспринимают?
9. Как осуществляется связь альфа- и гамма-мотонейронов, получившая название гамма-петли?
10. Какие раздражения воспринимают интерорецепторы и какую роль это играет в поддержании гомеостаза?

Лекция 14. Основы высшей нервной деятельности

План лекции:

1. Условные рефлексы, их образование и торможение.
2. Процессы обработки информации в коре больших полушарий.
3. Типы высшей нервной деятельности человека и животных.

Основные термины на туркменском языке

1. Агрессивность – agressiwlik
2. Альтернативный – alternatiw; alternatiwaly
3. Аналитико-синтетическая деятельность – analitiki-sintez işi
4. Асимметрия – asimmetriýa; simmetriýasyzlyk
5. Безразличный раздражитель – parhsyz gyjyndyryjy
6. Безудержный тип – dynuwsyz hil
7. Безусловный рефлекс – dogabitdi bolan refleks
8. Беременность – göwrelilik; hamylalyk
9. Биологическая значимость – biologik manylylyk
10. Вздутость – çişginlik; ýellilik; ýellenmeklik
11. Видоспецифичное поведение (поведение специфичное для вида) – (görnüş üçin spesifik häsiýet)
12. Видотипичный (типично для конкретного вида) – (birmeňzeş aýdyň görnüş)
13. Влечение – meýil; höwes; höweslenme; gyzykma; kül-külüne düşme
14. Внушение – pikir döretme; duýgy döretme; ynandyrma
15. Волнообразный – tolkuna meňzeş; egrem-bugram; buýra-buýra; beýikli-pesli

БрГУ имени А.С. Пушкина

16. Воспринимающий – kabul edýän
17. Восприятие – duýgurlyk; syzyjylyk
18. Временная связь – wagtlaýyn baglanyşyk
19. Врожденный – doga; dogabitdi
20. Всеобъемлющий – hemme zady içine alýan
21. Выносливость – çydamlylyk; dözümlilik
22. Высшая нервная деятельность – nerwiň ýokary işleýşi
23. Генерализация (расширение действия в организме) – (organizmyň içindäki giňeltme hereketi)
24. Гимнастическое сальто – gimnastik salto
25. Гнездостроительная деятельность (деятельность по строительству гнезда) – (höwürtge gurmak üçin işleýiş)
26. Действительность – hakykat; hak; çyn; dogry
27. Динамический стереотип – dinamiki stereotip
28. Динамичность – dinamiklik; hereketlilik; joşgunlylyk
29. Дисциплинированность – düzgünlilik; tertiplilik; düzgün-nyzamlylyk; düzgün-tertiplilik
30. Дифференцировочное торможение – (различительное торможение) – (tapawutlandyrýan peseltme)
31. Дрессированный – baş öwredilen; ekdi edilen; tälim berlen
32. Забывание – unutmak
33. Запаздывающий – gijikmek
34. Запредельное торможение (торможение выше предела) – (çäkden çykan peseltme)
35. Заторможенный (медлительный) – durgun (äwmezek)
36. Затухающее возбуждение –sönüp barýan gyiynma
37. Избирательный характер – saýlaw gylyk
38. Изменчивый – durnuksyz; üýtgäp durýan; durnukly bolmadyk
39. Имитационный – öýkünme
40. Инертный тип – inert hil
41. Инстинкт – instinkt; duýgy
42. Интерорецептиный (воспринимающий информацию от внутренних органов) – (organyň içinden informasiyaany kabul etmek)
43. Иррадиация – irradiasiýa
44. Ключевой стимул – açarly höwes
45. Коммуникативный – kommunikatiw
46. Конвергенция (схождение) – konvergensiýa (çatryk)
47. Конкретно-чувственное отражение – konkret-duýgy serpikmesi
48. Корректировка – korrektirleme; gönükdirme; ugrukdyrma
49. Лабильность – durnuksyzlyk; üýtgäp durýanlyk
50. Лабиринт – egri öwrüm; egrem-bugram ýer

БДПУ имени А.С. Пушкина

51. Малоподвижный тип – az hereketli görnüş
52. Меланхолик – melanholiki temperamentli adam
53. Метроном – metronom
54. Мимика – mimika; ýüz-gözüň hereketi;
55. Модификация – modifikasiýa; şekil üýtgeme; täzeleýiş
56. Мышление – pikir; aň; akyl; düşünje
57. Навык – türgenlik; endik
58. Натуральный – hakyky; tebigy
59. Научение (обучение) – (öwretme; bilim berme; sowat öwretme)
60. Нейроглия – nerwoglia
61. Неоднократный – telim gezek; ençeme gezek; birnäçe gezek
62. Обобщение – umumylaşdyrma; jemleşdirme
63. Одновременная отрицательная индукция – şol bir wagtda otrisatel induksiýa
64. Одномодальный – deňmodal
65. Одномоментность (в один момент) – şol bir wagyt (bir wagyt)
66. Оперирование – operasiýa etme
67. Опосредованный (косвенный) – (egri; gytak; gyşyk)
68. Опьянение – pýan bolmaklyk; serhoş bolmaklyk
69. Осмысленный образ (осознанный образ) – (günasine düşünen görnüş)
70. Основоположник – esaslandyryjy; esasyny goýujy; düýbüni tutujy
71. Отвлечение – bölme; ünsüňi sowma; pikiriňi bölme
72. Отдергивание – syrmak; serpmek
73. Отрицательная индукция – inkän edýän induksiýa
74. Отставленный – süýşürmek
75. Охранительное торможение – gorag peseltmesi
76. Охранительный – gorag; goraýyş
77. Очаг возбуждения – oýatma ojak
78. Парциальное свойство – bölekleýin häsiýet
79. Пауза – pauza; dyngy
80. Первоначальный очаг – ilkibaşdaky ojak
81. Переделка – täzeden üýtgetme; täzeden düzetme; başgaça etme
82. Пластичность – maýyşgaklyk
83. Подверженность – duçar bolujylyk
84. Подвижность – hereket edýänlik
85. Подкорковая структура – podkorka gurluş
86. Подкрепление – goşmaça kömek; berkitme
87. Подкрепляющий – berkitmek; pugtalandyrmak
88. Подражательный – meňzetme
89. Познавать – bilmek; öwrenmek; tanamak; düşünmek; akyl ýetirmek
90. Последовательная положительная индукция – kanagatlanarly yzygiderli

БрГУ имени А.С. Пушкина

induksiýa

91. Предметно-образное мышление – predmet-obrazly pikirlenme
92. Предостережение – duýduryş
93. Предшествовать – öň bolmak; öň bolup geçmek
94. Проприорецептивный (воспринимающий состояние опорно-двигательного аппарата) – proprioreseptiwe (ýagdaý daýanç-hereket apparat kabul etmek)
95. Пусковой стимул – işledýän höwes
96. Равновесие – deňagramlylyk
97. Разномодальный – üýtgeşikmodal
98. Релизер (разрешительный стимул) – (rugsat berýän höwes)
99. Ритуализованный (ритуальный) – däp-dessur
100. Родительский – ata-ene; ata-eneler
101. Самовнушение – özüňi ynandyrma
102. Самосовершенствование – öz-özüňi kämilleşdirmeklik
103. Самосохранение (сохранение себя) – (özüne saklama)
104. Сангвиник – dünýewi adam; şadyýan adam
105. Сексуальность – jyns duýgurlygy
106. Сердцебиение – ýürek urmasy; ýürek tarsyldamasy
107. Сигнальная система – signal ulgam
108. Системность (определенный порядок) – (belli düzgün)
109. Склонность – isleg; höwes
110. Слюноотделительный рефлекс – tüýkülik emele getirýän refleks
111. Смысловое содержание – many ekleme
112. Стадия генерализации (стадия расширения действия в организме) – (organizmyň içindäki giňeltme hereket stadiýa)
113. Стадный инстинкт – süri bolup ýaşaýan duýgy
114. Стереотипический (стереотипный) – (meňzeş; lenç edilen; gaýtalanýap)
115. Страсть – hyjuw; höwes; güýçli duýgy; joşgun
116. Таксономический признак (признак для систематизации организмов) – (alamat üçin ulgamlaşdyrma organizmlar)
117. Темперамент – temperament; hulk
118. Токование – warkyldama; warkyldap çagyrma
119. Угасательный – öçmek; sönmek; ýitip gitmek
120. Угасать – öçmek; sönmek; ýitip gitmek
121. Умозаключение – netije çykarma; netijä gelme
122. Уравновешенность – boluşlylyk; üýtgemeýänlik; sabyrlylyk; takatlylyk; parahatlyk
123. Условный наличный рефлекс – şertli nagt refleks
124. Условный рефлекс – şertli refleks
125. Условный следовой рефлекс – şertli gitmek refleks

БрГУ имени А. С. Пушкина

126.Условный тормоз – şertli böwet
127.Флегматик – sowukganly adam; äwmezek adam; perwaýsyz adam
128.Функциональная мозаика – funksional öwsern
129.Холерик – galdaw adam; galjaň adam; göçgünli adam
130.Целостная реакция – umumylyk reaksiýa
131.Целостный (лишен раздвоенности, проникнут единством) – (bölünmekden kesilen, umumy geçmek)
132.Цепной условный рефлекс – zynjyr şertli refleks
133.Чрезвычайная прибавка – adatdan daşary köpeltme
134.Шприц – şpris; sanjymiňňe
135.Экстерорецептивный (воспринимающий внешнее раздражение) – eksteroreseptiwe (daşky gyjyndyrmany kabul etmek)
136.Экстраполяция (перенос выводов с части на целое явление) – (bölekleri bütin yere geçirme hadysa)
137.Эмоциональность – emosionallyk; duýgulylyk; joşgunlylyk; täsirlilik
138.Этология (наука о поведении) – (häsiýet barada ylym)

1. Условные рефлексы, их образование и торможение

Понятие о высшей нервной деятельности. Высшей нервной деятельностью (ВНД) называют совокупность сложных форм деятельности коры больших полушарий и ближайших к ней подкорковых образований, обеспечивающих наиболее совершенное приспособление животных и человека к окружающей среде. В ее основе лежит осуществление сложных рефлекторных актов.

Впервые материалистическое объяснение высшей нервной деятельности человека дал И.М. Сеченов в своей книге «Рефлексы головного мозга». Он доказал, что все акты сознательной и бессознательной деятельности являются рефлекторными. Идеи И.М. Сеченова получили подтверждение и развитие в экспериментальных исследованиях И.П. Павлова.

Создателем учения о высшей нервной деятельности (ВНД) является И.П. Павлов, положивший в его основу понятие об условном рефлексе. Это учение дало начало успешно развивающемуся нейрофизиологическому подходу к изучению центральных механизмов поведения. И.П. Павлов предложил разделять нервную деятельность на низшую – *безусловные рефлексы* и *инстинкты*, и высшую – *условные рефлексы*. В непостоянной и изменчивой внешней среде низшая нервная деятельность не способна обеспечить адекватные реакции, что требует образования условных рефлексов. Структурную организацию высшей нервной деятельности можно понять лишь на основании достаточных сведений о наследственно закрепленной, или врожденной, деятельности, т.е. о безусловных рефлексах.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Врожденную ответную реакцию организма на раздражение сенсорных рецепторов, осуществляющуюся с обязательным участием нервной системы, И.П. Павлов назвал *безусловным рефлексом.* Человек наделен врожденными задатками и инстинктами, иначе он не мог бы жить и развиваться. Однако врожденное поведение человека играет несравненно меньшую роль, чем приобретенное. Кроме того, у людей безусловные рефлексы подвергаются корректировке согласно требованиям общества.

Безусловные рефлексы относительно постоянны, стереотипно проявляются у всех особей одного вида в ответ на адекватное раздражение определенного рецептивного поля и не требуют специальных условий для своего возникновения. Примерами безусловных рефлексов могут служить выделение слюны при попадании пищи в рот, отдергивание руки при уколе пальца и др. Безусловные рефлексы обеспечивают координированную деятельность, направленную на поддержание постоянства многих параметров внутренней среды, взаимодействие организма с внешней средой, согласованную деятельность разнообразных физиологических реакций. Биологическая роль безусловных рефлексов, которые служат фундаментом для остальной нервной деятельности организма, – приспособление поведения животного данного вида к постоянным, привычным для него условиям среды. Важная роль в механизме безусловных рефлексов принадлежит обратной афферентации, т. е. поступлению в ЦНС информации о результатах и степени успешности совершенного действия.

Безусловные рефлексы служат основой для формирования многочисленных условных рефлексов, связанных с индивидуальным опытом. Динамическое взаимодействие безусловных рефлексов с возникающими на протяжении жизни организма условными рефлексами обеспечивает приспособление особи к изменениям как внешней, так и внутренней среды. В процессе эволюции безусловные рефлексы сохранились у всех представителей животного мира, что указывает на несомненную ценность врожденных форм поведения. Эта ценность заключается в том, что, безусловные рефлексы, являясь видовым опытом, проявляются сразу, без всякого научения у всех представителей данного вида.

Условные рефлексы имеют следующие характерные признаки, отличающие их от безусловных рефлексов. 1. Условные рефлексы – это индивидуально своеобразные, приобретенные реакции организма, образовавшиеся в результате жизненного опыта или в процессе обучения. Рефлекторные дуги условных рефлексов формируются после рождения организма.

2. Условные рефлексы требуют специальных условий для своего образования. Поэтому у одних особей данного вида, находящихся в определенных условиях среды, образуются одни условные рефлекс, а у других

особей этого вида, живущих в отличающейся среде обитания, вырабатываются другие условные рефлексы.

3. В отличие от безусловных рефлексов, которые относительно постоянные, стойкие и сохраняются в течение всей жизни, условные рефлексы изменчивы. Они могут образовываться с целью приспособления организма к новым факторам среды, а с прекращением действия этих факторов условные рефлексы быстро угасают.

4. Безусловных рефлексов у человека сравнительно немного и они могут осуществляться на уровне спинного мозга и ствола мозга без участия высших отделов ЦНС. Условных рефлексов в процессе жизни организма образуется очень много, но для их формирования необходимо наличие и нормальное функционирование высших отделов головного мозга и особенно коры больших полушарий.

Классификация условных рефлексов. Существует несколько классификаций условных рефлексов в зависимости от того, какой критерий принят за основу их разделения.

1. По биологическому значению условные рефлексы подразделяют на пищевые, оборонительные, половые, родительские и др.

2. В зависимости от процесса в нервной системе – возбуждения или торможения, лежащего в основе образования условного рефлекса, различают положительные и отрицательные условные рефлексы. Условные рефлексы, в динамике которых проявляется возбуждение и активность организма в виде двигательных или секреторных реакций, называются положительными. Условные реакции, не сопровождающиеся внешним двигательным и секреторным эффектами в связи с их угнетением, относят к отрицательным, или тормозным, рефлексам.

В процессе приспособления организма к изменяющимся условиям среды оба вида рефлексов имеют большое значение. Они тесно взаимосвязаны, так как проявление одного вида деятельности сочетается с угнетением других видов. Например, при оборонительных двигательных условных рефлексах тормозятся условные пищевые реакции и наоборот. При условном раздражителе в виде команды «Смирно!» вызывается деятельность мышц, обусловливающих стояние в определенном положении и торможение других условных двигательных реакций, которые осуществлялись до этой команды (например, ходьба, бег).

Такое важное качество, как дисциплинированность, всегда связано с одновременным сочетанием положительных и отрицательных (тормозных) условных рефлексов. Например, при выполнении некоторых физических упражнений (прыжки в воду с вышки, гимнастическое сальто и др.) для подавления реакций самосохранения и чувства страха требуется торможение сильнейших отрицательных оборонительных условных рефлексов.

БрГУ имени А.С. Пушкина

3. По виду рецепторов, при раздражении которых вырабатывают условные рефлексы, последние делят на экстерорецептивные, проприорецептивные и интерорецептивные. *Экстерорецептивные условные рефлексы* обеспечивают связь организма с внешней средой. Они характеризуются высокой скоростью образования и стойкостью. *Проприоцептивные условные рефлексы* образуются при подкреплении безусловным раздражителем раздражения рецепторов, расположенных в мышцах и сухожилиях. Так, если брать лапу собаки в свою руку (пассивное сгибание лапы) и подкреплять это сгибание едой, то у собаки вырабатывается проприоцептивный условный слюноотделительный рефлекс. *Интерорецептивные условные рефлексы* формируются при подкреплении безусловным раздражителем раздражения рецепторов, находящихся во внутренних органах. Следует отметить, что интероцептивные условные рефлексы вырабатываются медленнее, чем экстероцептивные. Кроме того, они не столь четкие в своем проявлении и менее стойкие.

4. По характеру эфферентного ответа различают *соматические* (двигательные) и *вегетативные условные рефлексы*. К двигательным условным рефлексам относятся рефлексы оборонительного типа, когда условный сигнал, например звуки метронома, подкрепляется локальным раздражением лапы собаки слабым электрическим током. Через несколько сочетаний звуков метронома с током у собаки вырабатывается условный двигательный оборонительный рефлекс – включение метронома вызывает у собаки отдергивание лапы.

В вегетативных условных рефлексах в качестве эфферентного проявления выступает работа какого-либо внутреннего органа или системы органов. Так, если человек в белом халате, находясь рядом с собакой, берет шприц, заполняет его адреналином и затем вводит адреналин собаке, то через 1–2 сочетаний этих процедур с непосредственным эффектом адреналина, вызывающего учащение сердцебиений и увеличение кровяного давления, у собаки образуется условный вегетативный рефлекс на белый халат, шприц, человека. Каждый из этих раздражителей становится условным сигналом, вызывая учащение сердцебиений и подъем кровяного давления. Подобные вегетативные условные рефлексы возникают и у человека, когда он идет к зубному врачу, сдает экзамены, готовится к старту на стадионе и т.п. К вегетативным условным рефлексам относится и классический слюноотделительный условный рефлекс.

5. В зависимости от отношения сигнального раздражителя к безусловному (подкрепляющему) раздражителю все условные рефлексы подразделяют на *натуральные* и *искусственные* (лабораторные). Натуральные условные рефлексы образуются на условные сигналы, являющиеся естественными признаками подкрепляющего безусловного раздражителя,

БрГУ имени А.С. Пушкина

например, на запах, цвет пищи. Искусственные условные рефлексы формируются на сигнальные раздражители, которые в обычной жизни не имеют отношения к подкрепляющему безусловному раздражителю, например, свет лампочки к пище.

6. По сложности различают *простые, комплексные* и *цепные условные рефлексы*. Простые условные рефлексы вырабатываются на одиночные раздражители. Однако в естественной жизни одиночные условные сигналы встречаются довольно редко. Гораздо чаще в качестве условного раздражителя выступают одновременные и последовательные комплексы одномодальных и разномодальных сигналов. В этих случаях безусловнорефлекторная реакция возникает не на отдельно предъявленный сигнал, а только на целый комплекс условных раздражителей.

Если несколько условных сигналов предъявлять в виде цепи, включающей между сигналами паузы, то в этом случае вырабатывается условный рефлекс именно на цепь раздражителей. Характерной особенностью формирования условных рефлексов на комплексные и цепные раздражители является то, что на начальных этапах выработки каждый раздражитель из комплекса или цепи, предъявленный отдельно, вызывает вырабатываемую условную реакцию. Однако по мере упрочения условного рефлекса отдельные раздражители из комплекса или цепи теряют свое сигнальное значение и лишь весь комплекс или цепь раздражителей вызывает данный условный рефлекс.

7. По соотношению времени действия условного и безусловного раздражителей различают *условные наличные* и *условные следовые рефлексы*. При выработке условного наличного рефлекса условный раздражитель предшествует подаче безусловного раздражителя и некоторое время совпадает с ним по действию.

Следовые условные рефлексы образуются в том случае, когда между условным и безусловным раздражителями есть пауза. Если эта пауза составляет 5–30 с, то образуется короткий, или отставленный, следовой условный рефлекс. Если пауза составляет 2–3 мин, то образуется поздний, или запаздывающий, следовой условный рефлекс. Как и при наличных условных рефлексах, в следовых рефлексах четко выявляется способность животного дифференцировать время. Так, при коротком следовом рефлексе условное слюноотделение наступает через 5–30 с после окончания действия условного сигнала, при позднем следовом – через 2–3 мин после прекращения подачи сигнала. Название «следовые» условные рефлексы основано на том, что в данном случае условные рефлексы образуются на «след» от затухающего возбуждения в коре больших полушарий после прекращения действия условного сигнала.

БрГУ имени А.С. Пушкина

8. Новые условные рефлексы можно выработать на базе уже сформированных условных рефлексов. Условные рефлексы, образованные при подкреплении безусловным раздражителем, получили название *условных рефлексов первого порядка*. Если же подкреплением служит ранее выработанный прочный условный рефлекс, то образующуюся временную связь называют *условным рефлексом второго порядка*. Рефлекс третьего порядка образуется на базе условного рефлекса второго порядка.

Принцип выработки условных рефлексов высших порядков таков: сначала вырабатывается рефлекс 1-го порядка по схеме «условный сигнал плюс безусловное подкрепление», например «свет + еда». Вырабатывается условный слюноотделительный рефлекс на свет первого порядка. Далее, если хотят выработать условный рефлекс второго порядка, например, на гудок, то используют следующий алгоритм – «гудок + свет». В результате таких сочетаний у собаки вырабатывается условный рефлекс 2-го порядка на гудок, который будет более слабым и менее стойким по сравнению с условным рефлексом 1-го порядка. Это объясняется тем, что в данном случае гудок подкрепляется не едой, а сигналом (светом), который был непосредственно связан с едой. То есть пищевая условная реакция на гудок является опосредованной, так как она вырабатывается на основе условного (а не безусловного) подкрепления.

У собак удается образовать условные рефлексы только до третьего порядка, у детей – до 6-го порядка, а у взрослых людей – до 20-го порядка.

9. Кроме рассмотренных выше, различают также условные рефлексы на время, имитационные (подражательные), экстраполяционные, и другие условные рефлексы.

Механизм образования условных рефлексов. Условные рефлексы вырабатываются на базе безусловных рефлексов. Для образования условного рефлекса необходимы следующие условия. 1. Действие безразличного (в будущем условного) раздражителя должно предшествовать действию безусловного раздражителя и некоторое время совпадать с ним. 2. Действие условного раздражителя должно быть обязательно подкреплено действием безусловного раздражителя. 3. Необходимо неоднократное повторение действия сочетания условного и безусловного раздражителей. 4. Необходимо нормальное состояние организма, его коры больших полушарий и отсутствие посторонних сильных раздражителей.

В соответствии с представлениями И.П. Павлова, образование условного рефлекса связано с *установлением временной связи между двумя группами клеток коры больших полушарий:* между воспринимающими безразличное (в будущем условное) раздражение и воспринимающими безусловное раздражение. После нескольких повторений сочетаний действия условного и безусловного раздражителей временная нервная связь

БГПУ имени А.С. Пушкина

становится настолько прочной, что при действии только одного условного раздражителя возбуждение передается по временной нервной связи в другую группу клеток, ответственную за соответствующую безусловно-рефлекторную реакцию.

И.П. Павлов раскрыл механизм образования условного рефлекса в опытах с формированием *условного слюноотделительного рефлекса у собаки на свет лампочки.* Пищевой раздражитель вызывает у собаки безусловно-рефлекторную реакцию выделения слюны (рис. 72, А). При включении лампочки в отсутствие пищи свет от нее является для собаки вначале безразличным раздражителем, не вызывающим выделение слюны и других безусловных пищеварительных рефлексов (рис. 72, Б). Однако, поскольку собака видит свет лампочки, в зрительной зоне коры больших полушарий возникает возбуждение группы клеток, которое И.П. Павлов назвал очагом возбуждения от безразличного (в будущем условного) раздражителя.

Лампочка горит, и в это время приносят пищу. Вкус, вид и запах пищи вызывают поток импульсов от рецепторов в пищевой центр, т.е. в группы нейронов в различных отделах головного мозга, в том числе и в коре больших полушарий (пищевом центре коры), связанных с регуляцией функций пищеварения. Пищевой центр возбуждается (по И.П. Павлову, очаг возбуждения от безусловно-рефлекторного раздражителя – пищи) и от него поступают нервные импульсы к слюнным железам. У собаки происходит выделение слюны, т.е. осуществляется безусловно-рефлекторная реакция (рис. 72, В).

В данном случае в коре больших полушарий одновременно существует два очага возбуждения: слабый очаг от безразличного и сильный очаг от безусловного раздражителя. Поскольку возбуждение распространяется по нервной системе, то между этими очагами образуется *временная связь*.

После нескольких повторений сочетаний действия безразличного (свет лампочки) и безусловного (пища) раздражителей временная нервная связь становится настолько прочной, что при действии лишь одного безразличного раздражителя возбуждение передается по временной нервной связи из очага, воспринимающего свет, к клеткам пищевого центра. Пищевой центр, являющийся безусловно-рефлекторным очагом, возбуждается и посылает импульсы к слюнным железам. В результате у собаки выделяется слюна, хотя ей пищи пока еще не приносили (рис. 72, Г). С этого момента свет лампочки перестал быть безразличным раздражителем для собаки, а стал *условным сигналом*, что скоро должны принести пищу. Выработался условный слюноотделительный рефлекс на загорание лампочки.

БрГУ имени А.С. Пушкина

В образовании условного рефлекса обычно различают две последовательные стадии: генерализацию и специализацию. На стадии *генерализации* безусловно-рефлекторную ответную реакцию вызывает не только подкрепляемый условный сигнал, но и сходные с ним раздражители. Например, при выработке пищевого условного рефлекса у собаки на звук частотой 500 Гц вначале звуки частотой 300 и 700 Гц тоже вызывали рефлекторную реакцию, хотя и не сопровождались пищевым подкреплением. Стадия генерализации имеет большое биологическое значение, поскольку в естественных условиях жизни позволяет организму адаптироваться сразу к широкому спектру похожих раздражителей.

После стадии генерализации наступает стадия *специализации*, во время которой ответная реакция наблюдается лишь на подкрепляемый условный сигнал, а все остальные, хотя и похожие раздражители, становятся неэффективными. Стадия специализации условного рефлекса, как правило, совпадает с началом его автоматизации. Биологическое значение стадии специализации состоит в выделении из большого разнообразия только определенных значимых сигналов, имеющих наибольшую вероятность вызывания безусловно-рефлекторной реакции.

БрГУ имени А. С. Пушкина

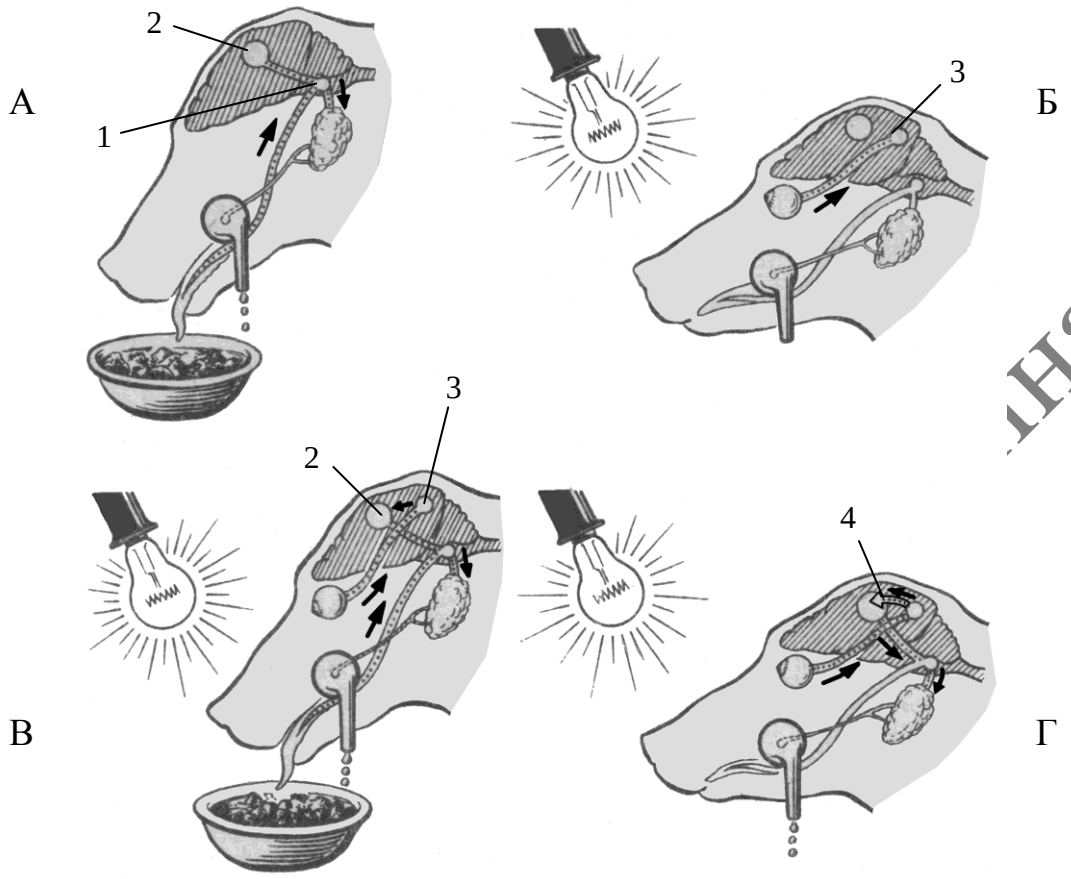

Рис. 72. Механизм образования условного рефлекса по И.П. Павлову:
А – действие пищевого раздражителя вызывает безусловно-рефлекторную реакцию выделения слюны; *Б* – действие безразличного по отношению к пищевым рефлексам светового раздражителя; *В* – установление временной связи при сочетании действия безразличного и безусловного раздражителей; *Г* – действие только светового раздражителя вызывает безусловно-рефлекторную реакцию. *1* – центр слюноотделения в продолговатом мозге; *2* – пищевой центр в коре больших полушарий; *3* – очаг возбуждения от безразличного (в будущем условного) раздражителя в зрительной зоне коры; *4* – временная связь в коре между центрами условного и безусловного раздражителей

После исследований И.П. Павлова к настоящему времени установлено, что временная нервная связь между очагом условного и очагом безусловного раздражителя образуется не только на уровне коры больших полушарий, но и одновременно через подкорковые отделы головного мозга. Оказалось, что некоторые условные рефлексы можно выработать у животных и после удаления больших полушарий. Однако корковые временные связи являются главными. При разрушении коры больших полушарий сложные условные рефлексы исчезают, а более простые значительно ослабевают.

Также установлено, что упрочнение временной нервной связи достигается благодаря увеличению количества синапсов между нейронами, образующими временную нервную связь, и облегчению выделения в них медиатора. В результате чего возбуждение способно из очага условного раздражителя распространиться по временной нервной связи до очага безусловного раздражителя и вызвать безусловно-рефлекторную реакцию. Высказываются также предположения о роли нейроглии, о возможном изменении свойств ДНК, РНК и последующего синтеза белка в процессе образования условного рефлекса.

Ученик И.П. Павлова Э.А. Асратян установил, что высшая нервная деятельность характеризуется образованием *условных рефлексов с прямыми и обратными связями*. В процессе выработки условного рефлекса образуется двусторонняя связь между двумя центрами. Одним из них является корковый отдел анализатора, на рецепторы которого действует условный раздражитель, а другим – центр безусловного рефлекса, на базе которого вырабатывается условный рефлекс. При сочетании двух безусловных рефлексов: мигательного, вызываемого струйкой воздуха в глаз, и пищевого образуется *условный рефлекс с двусторонней связью* (рис. 73). В случае, когда подавали воздушную струю, возникал пищевой рефлекс, а при предъявлении пищевого раздражителя происходило мигание.

В настоящее время для более полного изучения механизма образования условных рефлексов существенное значение имеет не только точная регистрация самой ответной реакции (слюноотделения, движения и т. п.), но также исследование электрической активности, возникающей в различных мозговых структурах во время действия условного и безусловного раздражителей. Установлено, что необходимым условием образования временной связи между очагами условного и безусловного раздражителей является синхронизация биопотенциалов в диапазоне тета-ритма.

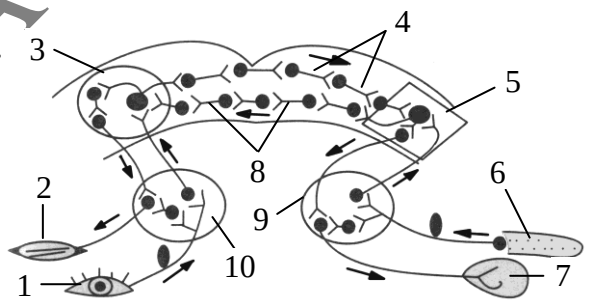

Рис. 73. Схема дуги условного рефлекса с двусторонней связью (по Э.А. Асратяну):

1 – глаз; *2* – мышца; *3* – корковый центр мигательного рефлекса; *4* – прямая временная связь; *5* – корковый центр пищевого рефлекса; *6* – язык; *7* – слюнная железа; *8* – обратная временная связь; *9* – подкорковый центр пищевого и мигательного (*10*) рефлексов

Условный рефлекс может образоваться и при сочетании условного сигнала с прямым электрическим или химическим раздражением коры полушарий большого мозга или подкорковых ядер. Многократное, в течение 8–17 дней, впрыскивание морфина в одинаковых условиях и в одно и то же

БрГУ имени А.С. Пушкина

время вызывает образование условного рефлекса у животного (появление слюноотделения, рвоты, шаткой походки, изменение дыхания) при действии одной обстановки опыта, при подготовке к впрыскиванию или при введении под кожу изотонического раствора хлорида натрия.

В опытах с условными рефлексами для регистрации электрической активности широко используются электроды, хронически вживляемые в различные области или слои коры больших полушарий, а также в специфические и неспецифические ядра таламуса, ретикулярную формацию, гиппокамп и другие отделы головного мозга. Микроэлектродные методы позволяют обнаруживать активность отдельных нейронов, участвующих в осуществлении условно-рефлекторной реакции. Для автоматического анализа электроэнцефалограмм, регистрируемых с различных областей коры, в опытах на животных непосредственно во время условно-рефлекторных реакций применяют компьютерную обработку данных.

Современные нейрофизиологические исследования позволили расширить представления о механизме формирования условного рефлекса. Изучение функций ретикулярной формации ствола мозга и корково-подкорковых взаимоотношений показало, что в образовании «временной связи» условного рефлекса задействован практически весь мозг. Вследствие генерализованных активирующих влияний ретикулярной формации на кору больших полушарий и условный и безусловный раздражитель вызывают не только локальные очаги возбуждения в коре, но и оказывают на нее генерализованное влияние.

Торможение условных рефлексов. Условные рефлексы пластичны. Они могут долго сохраняться, но могут и тормозиться. Торможением условных рефлексов называют снижение активности или полное прекращение условно-рефлекторной реакции, произошедшее под действием изменений во внешней среде или внутри дуги условного рефлекса. Различают два типа торможения условных рефлексов – внешнее и внутреннее.

Внешнее, или *безусловное, торможение* происходит под влиянием изменений во внешней среде. Оно подразделяется на индукционное и запредельное (охранительное).

Индукционное торможение возникает в том случае, когда одновременно с действием условного раздражителя начнет действовать посторонний сильный раздражитель. Согласно теории И.П. Павлова, посторонний сигнал вызывает сильное возбуждение в одном из участков коры больших полушарий. Это возбуждение от постороннего раздражителя вследствие отрицательной индукции приводит к торможению в участках коры, связанных с осуществлением условного рефлекса. В результате наблюдается торможение условного рефлекса.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Например, если одновременно с загоранием лампочки, на свет которой у собаки уже выработан условный слюноотделительный рефлекс, начнут подаваться сильные звуки, то выделения слюны не будет, т.к. произойдет торможение условного рефлекса. Если звуки прекратить и через некоторое время опять включить лампочку, то условный рефлекс опять проявится.

При *запредельном торможении* безусловное торможение условного рефлекса наступает без постороннего раздражителя. Запредельное торможение наблюдается тогда, когда тот же условный раздражитель подается с чрезмерно большой силой. Например, вместо включения обычной лампочки в глаза собаки направляют свет мощного прожектора. В результате клетки зрительной зоны коры не возбуждаются, а впадают в торможение, чтобы предотвратить свое повреждение. Естественно, условный слюноотделительный рефлекс в этом случае у собаки тормозится.

Запредельное торможение играет *охранительную роль* в организме, предохраняя нервную систему от чрезмерно сильных раздражений. Нужно учитывать, что границы работоспособности клеток коры больших полушарий не являются неизменной величиной. Склонность их впадать в состояние торможения зависит от возраста организма, его утомления, наличия заболеваний и других причин.

Внутреннее, или *условное, торможение* условных рефлексов, как полагал И.П. Павлов, в отличие от внешнего, развивается внутри дуги условного рефлекса, т.е. в тех нервных структурах, которые участвуют в осуществлении данного рефлекса. Выработка внутреннего торможения на первых этапах достаточно трудна. Оно возникает только в определенных условиях и на протяжении длительного времени.

Различают 4 вида условного торможения: угасательное, запаздывающее, дифференцировочное и условный тормоз.

Угасательное торможение, или угасание, развивается в том случае, если много раз условный раздражитель уже выработанного условного рефлекса не подкрепляется безусловным раздражителем. В результате условнорефлекторная реакция постепенно ослабевает и, в конце концов, совсем исчезает. Угасательное торможение условных рефлексов играет важную роль, т.к. благодаря ему, организм перестает реагировать на сигналы, утратившие свое значение. Угасание лежит в основе забывания. Оно развивается волнообразно и зависит от индивидуальных особенностей организма.

Запаздывающее торможение условных рефлексов развивается тогда, когда условный раздражитель уже выработанного условного рефлекса подкрепляется безусловным раздражителем не сразу, а через некоторое время. Значение запаздывающего торможения заключается в предостере-

БрГУ имени А.С. Пушкина

жении организма от напрасной, преждевременной траты энергии. Рефлекторная реакция организма на условный сигнал в этом случае начинается не сразу с начала действия сигнала, а через определенное время.

В процессе жизнедеятельности очень важно выделять, или дифференцировать, из похожих условных раздражителей наиболее важные для организма. *Дифференцировочное торможение* похожих условных раздражителей вырабатывается путем подкрепления одних и неподкрепления других, хотя и похожих по физическим параметрам раздражителей. Торможение, развивающееся при этом, подавляет рефлекторную реакцию на раздражители, которые не подкрепляются.

Для дифференцировочного торможения характерны следующие основные свойства: 1) чем более похожи друг на друга различаемые раздражители, тем труднее выработать на один из них дифференцировочное торможение; 2) выработка дифференцировочного торможения происходит волнообразно; 3) степень дифференцировочного торможения зависит от силы возбуждения, вызываемого положительным условным рефлексом; 4) дифференцировочное торможение способно совершенствоваться, что лежит в основе тонкого анализа факторов внешней среды.

Благодаря дифференцировочному торможению можно выделить сигнально значимые признаки раздражителя из многочисленных окружающих звуков, предметов, лиц и т.д. Дифференцировочное торможение играет большую роль в обучении, особенно в музыке, живописи, спорте и др.

Условный тормоз – это разновидность внутреннего торможения, которая по сути близка к дифференцировочному торможению. Условный тормоз возникает в тех случаях, когда к условному раздражителю, на который был выработан прочный условный рефлекс, добавляется какой-то другой раздражитель, и это новое сочетание двух раздражителей уже не подкрепляется безусловным раздражителем.

Условный тормоз можно выработать у собаки в том случае, если какой-либо раздражитель, например стук метронома, постоянно подкреплять безусловным раздражителем, а комбинацию стук метронома плюс звонок оставлять без подкрепления. Первоначально указанная комбинация вызывает такой же условный рефлекс, как и изолированное применение метронома (генерализация). В дальнейшем, однако, эта комбинация утрачивает свое положительное сигнальное значение, между тем как один метроном сохраняет способность вызывать условный рефлекс. Иными словами, животное начинает дифференцировать действие комбинации и изолированного условного раздражителя. Причем оказывается, что добавочный раздражитель (в данном случае звонок) приобретает самостоятельное тормозящее значение. Он начинает тормозить условные рефлексы не только на метро-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ном, но и на другие условные раздражители, с которыми никогда до этого не сочетался. Такой раздражитель И.П. Павлов назвал условным тормозом.

Условный тормоз расширяет возможности организма выделять из окружающей среды значимые сигналы и адекватно на них реагировать. Например, наличие вздутости у банки консервов является дополнительным раздражителем, который свидетельствует, что такие консервы могут быть испорчены и употреблять их в пищу не следует.

Инстинкты. Инстинктом называют врожденную, строго постоянную специфическую для каждого вида организмов форму приспособительного поведения, побуждаемого основными биологическими потребностями особи и специфическими раздражителями внешней среды. Инстинкт, как и безусловный рефлекс, является врожденной передаваемой по наследству реакцией, но вместе с тем инстинкт значительно более сложный, и поэтому его называют деятельностью или поведением. В отличие от безусловных рефлексов, которые могут осуществляться не только с участием ствола головного мозга, но и отдельными сегментами спинного мозга, для осуществления инстинктов необходимы высшие отделы головного мозга.

Для проявления инстинкта необходимы так называемые внутренние и внешние факторы. К *внутренним факторам* проявления инстинкта относят гуморально-гормональные отклонения в организме от обычного физиологического уровня. Такие отклонения могут привести к выполнению организмом стереотипных инстинктивных действий. Так, введение лабораторным крысам половых гормонов вызывает у них гнездостроительную деятельность даже в отсутствие беременности.

В естественных условиях жизни организма для проявления инстинктов одних внутренних факторов недостаточно. Кроме них необходимы *внешние факторы*, так называемые *ключевые*, или *пусковые, стимулы*. Очень часто при отсутствии ключевых стимулов, но при наличии соответствующей потребности организм приступает к активному поиску этих стимулов. Например, поиск партнера в период полового возбуждения, поиск птицей материала для построения гнезда и др. Таким образом, инстинктивное поведение реализуется в результате взаимосвязи внутренних и внешних факторов.

Инстинкт способен к индивидуальной изменчивости. В нем различают наиболее стабильные «ритуализованные» действия и наиболее изменчивые его элементы. Истинные инстинктивные акты можно наблюдать у животных только при первом их проявлении. При каждой последующей их реализации одновременно возникает множество новых, только что приобретенных условных рефлексов. Эти условные рефлексы приводят к ин-

БрГУ имени А.С. Пушкина

дивидуальной модификации наследственно запрограммированного поведенческого акта.

Инстинктивное поведение запрограммировано в ЦНС, а внешние факторы могут побуждать и корректировать поведение. Выделяют два этапа целостного инстинктивного поведения: 1) *поисковое* (подготовительное), например, поиск жертвы хищником; 2) *завершающее поведение*, например, поедание хищником жертвы. Поисковое поведение – это наиболее изменчивая часть инстинктивного поведения, в составе которого важную роль приобретает *собственный жизненный опыт*. Завершающее поведение – это наиболее стабильная, *генетически фиксированная фаза* инстинктивного поведения.

Единая классификация инстинктов пока не сложилась. И.П. Павлов сложные безусловные рефлексы называл инстинктами, которые также делил на пищевые, половые, родительские, оборонительные. Отличительными особенностями инстинктов являются цепной характер реакций (завершение одного рефлекса служит сигналом следующего рефлекса) и их зависимость от гормональных и метаболических факторов. Так, возникновение полового и родительского инстинктов связано с циклическими изменениями функционирования половых желез, а пищевой инстинкт находится в зависимости от тех изменений обмена веществ, которые развиваются при отсутствии пищи.

Достаточно часто инстинкты разделяют по их происхождению на три основные группы. К первой группе относятся инстинкты, происхождение которых связано с изменениями и во внутренней и во внешней среде организма. В эту группу входят гомеостатические инстинкты, направленные на сохранение внутренней среды организма. Примером таких инстинктов является питьевое и пищевое поведение. В первую группу входят также инстинкт отдыха и сна, половой инстинкт, строительный инстинкт у животных (строительство норы, берлоги, гнезда).

Вторая группа инстинктов связана с изменениями внешней среды организма. К этой группе относятся следующие инстинкты: 1) инстинкт самосохранения, т.е. избавление и избегание от нападения, неблагоприятных воздействий окружающей среды; 2) территориальный инстинкт (территориальное поведение), проявляющийся в мечении территории и изгнании со своей территории других особей; 3) инстинкт лидерства и подражания; 4) инстинкт зимней спячки некоторых видов животных; 5) инстинкт перелета птиц.

Инстинкты третьей группы запрограммированы в ЦНС. К ним относятся: 1) санитарный инстинкт (гнездо, нора, берлога содержатся в чистоте); 2) родительский инстинкт; 3) инстинкт движения и игровой инстинкт; 4) инстинкты свободы и исследования.

БрГУ имени А.С. Пушкина

2. Процессы обработки информации в коре больших полушарий

Анализ раздражений заключается в их различении и разделении по природе, силе, длительности, месту действия и т.д. Он начинается уже в рецепторах анализаторов, а затем в зависимости от сложности раздражителя производится в структурах ЦНС, специализированных на восприятие определенных признаков раздражителя. Высший анализ осуществляется в коре больших полушарий на основе иррадиации возбуждения в различные ее зоны, которые способны выделять отдельные признаки раздражителя. Важную роль в анализе играет левое полушарие, обрабатывающее информацию поэтапно и аналитически. Специфическая для коры больших полушарий форма анализа состоит в различении раздражителей по их сигнальному значению, что достигается выработкой внутреннего торможения.

И.П. Павлов подчеркивал, что степень анализа, совершаемого корковыми клетками, бывает различной. Она бывает достаточно простой, когда на организм воздействуют всего лишь два отдельных раздражителя. Но анализ бывает и очень сложным, когда на организм действует целый комплекс раздражителей. С участием механизма внутреннего торможения кора больших полушарий способна воспринять каждый компонент этого комплекса в отдельности, в определенной последовательности, а также суммарно целый комплекс.

В физиологической основе анализа лежит иррадиация возбуждения и дифференцировочное торможение.

Простые, рецепторные формы анализа у многих животных осуществляются лучше, чем у человека. Так, собака различает запахи и воспринимает звуки гораздо лучше и точнее, чем человек. Однако у человека по сравнению с животными во много раз сильнее развиты высшие формы анализа и синтеза раздражений.

Синтез раздражений заключается в объединении и обобщении многих признаков раздражителя, которые вызывают возбуждение, возникающее в разных областях коры. Синтез является процессом противоположным анализу. Он заключается в объединении выделенных при анализе наиболее важных в данный момент признаков и объединении их в сложные комплексы.

Синтез в коре осуществляется с помощью конвергенции нервных путей и концентрации возбуждения на нейронах, оценивающих сложные признаки. В процессах синтеза ведущую роль играет правое полушарие, которое работает синтетически, обрабатывая информацию одновременно при действии нескольких раздражителей. Примером синтетической деятельности коры является процесс формирования временной связи условного рефлекса. Эта деятельность является физиологической основой пер-

вой стадии образования условных рефлексов – стадии обобщения и генерализации.

Так, если выработать условный рефлекс на какой-то раздражитель, то некоторое время условно-рефлекторную реакцию будут вызывать и другие похожие раздражители. Это происходит, потому что каждый новый условный рефлекс имеет обобщенный характер и дает только приблизительную картину о явлении, которое вызвало данный условный рефлекс. Такое состояние формирования рефлексов, при котором они проявляются не только при действии подкрепленных, но и при действии сходных неподкрепляемых условных раздражителей, называется генерализацией.

Процессы анализа и синтеза взаимосвязаны. В результате такого взаимодействия оценивается биологическая значимость воздействующих раздражителей и формируется ответная реакция организма, соответствующая программа поведения. Аналитико-синтетическая деятельность коры является физиологической основой восприятия и мышления.

Одним из механизмов аналитико-синтетической деятельности коры является обнаруженное Э.А. Асратяном переключение условных рефлексов. Условно-рефлекторное переключение наблюдается, когда один и тот же раздражитель пд влиянием изменения обстановки меняет свое сигнальное значение. В результате происходит смена одной условно-рефлекторной деятельности на другую. Предполагается, что в основе физиологического механизма условно-рефлекторного переключения лежат сложные процессы синтеза различных условных рефлексов.

Возбуждение или торможение, возникающее под действием раздражителей, распространяется по коре больших полушарий, что получило название иррадиации. Так, при длительном раздражении электрическим током моторной области коры вначале усиливаются движения отдельных мышц, затем начинают сокращаться несколько мышц, и заканчивается сильнейшими сокращениями всей мускулатуры. Более того, возбуждение из моторной области распространяется на другие области мозга, поэтому при таком раздражении наблюдается усиленное слюноотделение.

Уровень возбудимости различных участков коры и всей ЦНС постоянно меняется, поэтому в каждый данный момент импульс может пройти лишь по некоторым нервным путям. Это определяет вовлечение в реакцию только определенных органов и избирательный характер иррадиации.

Явлением, противоположным иррадиации, является концентрация возбуждения или торможения. Обычно концентрация наступает после иррадиации. Возбуждение или торможение начинает отступать и ограничивать сферу своего распространения первоначальным очагом возникновения. Люди, у которых концентрация процессов возбуждения и торможения

хорошо выражена, более сдержанно выражают радость или свое плохое настроение.

Концентрация процессов возбуждения или торможения приводит к появлению индукции. И.П. Павлов установил, что концентрация возбуждения или торможения в первоначальном центре возникновения вызывает в соседних участках коры противоположное состояние, которое он назвал индукцией. Если вокруг возбужденного участка коры развивается торможение, то имеет место одновременная отрицательная индукция. В тех случаях, когда вокруг заторможенных участков возникает возбуждение, наблюдается одновременная положительная индукция. Отрицательная и положительная индукции могут быть не только одновременными, но и последовательными. Это происходит в тех случаях, когда возбуждение, возникшее в каком-либо, центре сменяется торможением (последовательная отрицательная индукция), а торможение – возбуждением (последовательная положительная индукция).

Функциональная мозаика коры. С явлениями иррадиации, концентрации и индукции непрерывно связано движение процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий. В ней наблюдается постоянная смена очагов возбуждения и торможения – одни из них появляются, а другие затухают. Эти сложные взаимодействия процессов возбуждения и торможения в коре И.П. Павлов назвал функциональной мозаикой. Эта мозаика не остается постоянной, и все время находится в движении и изменении. Процессы возбуждения и торможения то усиливаются, то ослабляются, охватывая то одни, то другие участки коры.

Однако, несмотря на функциональную мозаику, кора больших полушарий обеспечивает не разрозненные, а целостные реакции организма на раздражения. И.П. Павлов считал, что при всем своем разнообразии нервные процессы в коре всегда протекают в определенной порядке. Отдельные возбужденные и заторможенные «пункты» коры объединяются в динамическую систему, что обеспечивает целостные реакции организма на внешние раздражения и меняющиеся условия среды.

Динамический стереотип. Из окружающего мира на организм действует одновременно или последовательно целая система раздражителей. Если эта система часто повторяется в строго определенном порядке, то это приводит к образованию системности, или динамического стереотипа, в деятельности коры больших полушарий. Динамический стереотип – это последовательная цепь условных рефлексов, осуществляющихся в строго определенном, закрепленном во времени порядке.

Выработка стереотипа – это пример сложной синтетической деятельности коры. Стереотип трудно вырабатывается, но если он выработан, то поддержание его не требует значительного нервного напряжения, мно-

гие действия при этом становятся автоматическими. Динамический стереотип является основой образования привычек у человека, приобретения навыков и умений.

Ходьба, бег, игра на музыкальных инструментах, пользование при еде ложкой, вилкой, чтение, письмо – все это навыки, в основе которых лежит образование динамических стереотипов в коре больших полушарий. Образование динамического стереотипа лежит в основе режима дня каждого человека.

Динамический стереотип человека включает не только разнообразные двигательные навыки и привычки, но и привычный образ мыслей, убеждений, представлений об окружающих событиях. И.П. Павлов считал, что при поддержании динамического стереотипа обычно проявляются положительные эмоции, а при изменении стереотипа – отрицательные.

Стереотипы сохраняются долгие годы и составляют основу человеческого поведения. Стереотипы трудно поддаются переделке.

3. Типы высшей нервной деятельности человека и животных

В одной и той же обстановке, жизненной ситуации разные люди ведут себя и поступают по-разному. Еще в древности (≈ 400 лет до н.э.) Гиппократ объяснял природу индивидуальных особенностей поведения различным соотношением «жизненных соков» в теле человека: крови, слизи и желчи. Гиппократ считал, что когда у человека из всех его соков преобладает пылкая кровь (по латыни – sanguis), то по поведению такой человек будет *сангвинического темперамента*, т.е. решительным, энергичным, настойчивым, оптимально возбудимым и эмоциональным. Если же пылкую кровь охлаждает находящаяся в избытке слизь (phlegma), то получается *флегматик* – спокойный, хладнокровный и медлительный человек со слабым проявлением эмоций. Преобладание едкой желчи (chole) способствует образованию раздражительного, вспыльчивого, энергичного, повышенно эмоционального, не знающего меры *холерического темперамента*. Когда же в организме накапливается много испорченной черной желчи (melan chole), то наблюдается *меланхолический темперамент*. Меланхолик имеет низкий уровень нервно-психической активности, унылый, тоскливый, с высокой эмоциональной ранимостью, мнительный, склонный к мрачным мыслям и с угнетенным настроением, замкнут, пуглив.

Большое количество наблюдений позволило Гиппократу подметить и описать четыре наиболее часто встречающихся в жизни вида темперамента, т.е. сангвинический, флегматический, холерический и меланхолический. Однако, ни Гиппократ, ни многие мыслители после него не смогли раскрыть истинную природу темперамента.

БрГУ имени А.С.Пушкина

Общие типы ВНД. Настоящая природа темперамента и характера человека была раскрыта И.П. Павловым с помощью *учения о ВНД*. Многочисленные наблюдения и специальные опыты на животных, осуществленные И.П. Павловым и сотрудниками, убедительно показали, что разные темпераменты есть не что иное, как проявление индивидуальных различий в свойствах протекания возбудительных и тормозных процессов в высших отделах головного мозга. Характер человека складывается из его врожденного темперамента плюс изменения темперамента, обусловленные воспитанием, плюс сумма сложнейших отношений с окружающими людьми и событиями.

Совокупность врожденных и приобретенных свойств нервной системы, определяющих темперамент личности, И.П. Павлов назвал *типом ВНД*. И.П. Павлов выделил общие типы ВНД, характерные как для человека, так и для высших животных, и частные типы ВНД, свойственные только людям.

В основе *общих типов ВНД* лежат индивидуальные особенности протекания в ЦНС двух главных процессов: возбуждения и торможения. Эти процессы имеют три основных свойства: 1) *силу* возбуждения и торможения; 2) *уравновешенность* возбуждения и торможения; 3) *подвижность* процессов возбуждения и торможения.

Под силой нервных процессов понимают способность нейронов ЦНС адекватно отвечать на раздражители разной силы и в ответ на них развивать возбуждение или торможение. Сила нервных процессов зависит от работоспособности клеток коры больших полушарий.

Уравновешенность процессов возбуждения и торможения – это равновесие их по силе. Иногда у одних людей возбуждение преобладает над торможением, у других – наоборот.

Подвижность нервных процессов характеризуется скоростью, с которой нервные клетки способны переходить из состояния возбуждения в торможение или наоборот. Нервные процессы могут быть высоко подвижные или инертные.

В зависимости от выраженности этих трех свойств нервных процессов И.П. Павлов выделил *4 общих типа ВНД*, отличающихся по адаптивным способностям и устойчивости к неблагоприятным внешним факторам. Общие типы ВНД обнаруживаются как у людей, так и у высших животных.

1-й тип. Сильный, неуравновешенный, с преобладанием процессов возбуждения над торможением (безудержный) тип. Он характеризуется быстрой выработкой условных рефлексов и медленным формированием условного торможения.

БрГУ имени А.С. Пушкина

2-й тип. Сильный, уравновешенный, подвижный (живой) тип, характеризующийся большой силой, высокой подвижностью и уравновешенностью процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий. У представителей этого типа легко вырабатываются положительные и отрицательные условные рефлексы, они быстро адаптируются к изменениям стереотипа условных рефлексов.

3-й тип. Сильный, уравновешенный, инертный (спокойный, малоподвижный) тип, для которого характерны большая сила и уравновешенность и при этом малая подвижность возбуждения и торможения. Условные рефлексы вырабатываются медленнее, смена стереотипов рефлексов происходит труднее, чем у первого и второго типа.

4-й тип. Слабый тип, у которого отмечаются слабые процессы возбуждения и легко возникают тормозные реакции. У него выработка условных рефлексов затруднена, наблюдаются низкая работоспособность и быстрое истощение нервных клеток. На посторонние новые раздражители часто отмечается пассивно-оборонительная реакция, развивается запредельное торможение.

Первый тип ВНД по И.П. Павлову соответствует холерическому темпераменту, 2-й тип – сангвиническому, 3-й тип – флегматическому и 4-й тип – меланхолическому темпераменту. По существу темперамент и есть проявление типа ВНД в деятельности, поведении человека. Польский психолог Я. Стреляу и многие другие исследователи вслед за И.П. Павловым считают, что темперамент человека есть не что иное, как психическое проявление типа высшей нервной деятельности. В зависимости от того, какой тип ВНД и, соответственно, темперамент имеется у человека, его реакция на одно и то же событие, жизненную ситуацию может существенно различаться. Это хорошо проиллюстрировал датский художник-карикатурист Х. Бидструп, показав реакцию человека с разным темпераментом в случае, когда садятся на его шляпу (рис. 74).

Следует отметить, что четко выраженные 4 типа ВНД в жизни встречаются редко. Как правило, комбинация свойств нервных процессов более разнообразна.

Учение о свойствах нервной системы и общих типах ВНД разрабатывалось И.П. Павловым и сотрудниками в основном в экспериментах на животных. В 50-х гг. XX века были предприняты широкие лабораторные исследования на человеке с учетом его специфики как социального существа. В результате этих исследований, проводившихся в основном под руководством Б.М. Теплова, В.Д. Небылицына и В.С. Мерлина, павловские типы ВНД были дополнены новыми элементами. Также были разработаны многочисленные приемы исследования свойств нервной системы у человека.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Было обосновано положение, согласно которому каждое из альтернативных свойств нервной системы, например, сила – слабость представляет собой интеграцию положительных и отрицательных сторон: сильный – нечувствительный, слабый – чувствительный.

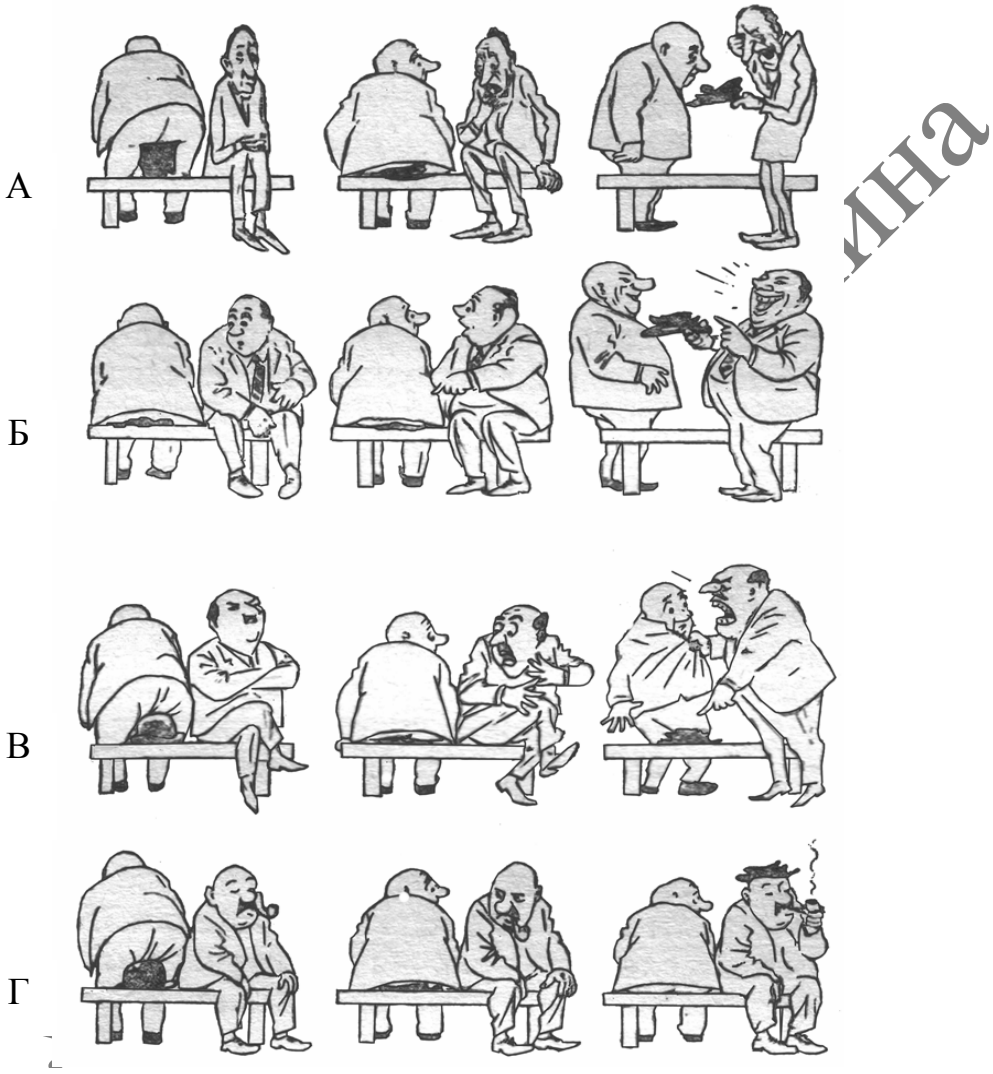

Рис. 74. Реакция человека с меланхолическим (*А*), сангвиническим (*Б*), холерическим (*В*) и флегматическим (*Г*) темпераментом на одно и то же событие

Работами школы Теплова – Небылицина было показано, что основных свойств нервной системы у человека не три (сила, подвижность и уравновешенность), а больше. Описаны новые свойства нервной системы, такие как лабильность, выделенная в результате разделения подвижности на *лабильность* и *подвижность*, и *динамичность*. Согласно Теплову и Небылицыну, лабильность – свойство нервной системы, характеризуемое скоростью возникновения и прекращения возбуждения и торможения.

Подвижность, как и у И.П. Павлова, определяется скоростью перехода нервных клеток из состояния возбуждения в состояние торможения и наоборот. Под динамичностью понимается свойство нервной системы, связанное с выработкой мозговыми структурами условного возбудительного или тормозного процесса в ходе формирования реакций, адекватных условиям опыта, т.е. способность к научению.

В.Д. Небылицыным выдвинуто положение о том, что свойства должны рассматриваться отдельно по отношению к возбуждению и по отношению к торможению. Такие свойства нервной системы, как сила, лабильность, динамичность и подвижность, были названы *первичными*, а уравновешенность по каждому из них – *вторичным*. Была предложена 12-мерная классификация свойств нервной системы человека: восемь свойств первичных (сила, лабильность, динамичность и подвижность по возбуждению и торможению) и четыре вторичных (уравновешенность по каждому из этих свойств). Показано, что данные свойства могут относиться ко всей нервной системе (ее общие свойства) и к отдельным анализаторам (парциальные свойства).

Таким образом, представления И. П. Павлова и его школы об основных свойствах нервной системы в настоящее время значительно дополнены. Достаточно отметить, что в современных исследованиях определение типов ВНД осуществляется более чем по 30 физиологическим показателям.

Учение И.П. Павлова о сигнальных системах. Для различения высшей нервной деятельности животных и человека И.П. Павлов ввел понятия первой и второй сигнальных систем, выражающих различные способы психического отражения действительности. Сигнальными системами он назвал совокупность рефлекторных связей, которые формируются в коре больших полушарий при поступлении в нее импульсов от внешних и внутренних раздражителей. Сигнальные системы обеспечивают точное взаимодействие частей организма и его адекватное приспособление к окружающей среде.

Первая сигнальная система имеется и у животных и у человека. Деятельность этой системы проявляется в рефлексах, формирующихся на любые раздражения внешней и внутренней среды, за исключением смыслового содержания слова. *Сигналами 1-й сигнальной системы являются* запах, цвет, форма, температура, вкус предметов и т.д. Эти сигналы воздействуют на рецепторы анализаторов, от которых в головной мозг поступают нервные импульсы. И человек и животные в результате деятельности 1-й сигнальной системы осуществляют анализ и синтез этих нервных импульсов.

Первая сигнальная система обеспечивает конкретно-чувственное отражение окружающей действительности. *Характерными чертами условных рефлексов 1-й сигнальной системы являются:* 1) конкретность сигнала (то

БрГУ имени А.С. Пушкина

или иное явление окружающей действительности); 2) подкрепление безусловным раздражителем (пищевым, оборонительным, половым); 3) биологическая природа достигаемого приспособления (к наилучшему питанию, обороне, размножению).

У человека в процессе его социального развития, в результате коллективной трудовой деятельности появилась, по словам И.П. Павлова, «чрезвычайная прибавка» к механизмам работы мозга. Ею стала *2-я сигнальная система,* обеспечивающая формирование обобщенного представления об окружающей действительности с помощью слова и речи. Вторая сигнальная система тесно связана с сознанием и абстрактным мышлением человека. Благодаря ей анализ и синтез окружающего мира осуществляется не только в результате действия на органы чувств конкретных раздражителей и возникновения непосредственных ощущений, но в результате оперирования словом. Способность человеческого мозга к анализу и синтезу речевых сигналов позволяет получать знания и накапливать опыт без непосредственного контакта с окружающей действительностью.

Сигналами 2-й сигнальной системы являются слова устной и письменной речи, а также – формулы и символы, рисунки, жесты, мимика. Деятельность 2-й сигнальной системы проявляется, главным образом, в речевых условных рефлексах. Сигнальное значение слова для человека заключается не в простом звукосочетании, а в его *смысловом содержании* (в отличие от дрессированных животных). Причем смысловое значение слова, например апельсин, не зависит от звучания этого понятия на различных языках.

Вторая сигнальная система выполняет две функции: коммуникативную, т.е. обеспечивает общение между людьми, и функцию отражения объективных закономерностей. Слово не только дает наименование предмету, но и содержит в себе обобщение. Ко второй сигнальной системе относится слово слышимое, написанное (видимое) и произносимое.

Слово для человека является таким же и даже более сильным физиологическим раздражителем, как предметы и явления окружающего мира. Под влиянием слова находятся не только психические, но и физиологические процессы (это лежит в основе внушения и самовнушения).

Вторая сигнальная система является всеобъемлющей, способной заменять и обобщать все раздражители 1-й сигнальной системы. Сигналы 1-й сигнальной системы, поступающие из различных частей тела и окружающей среды, непрерывно взаимодействуют с сигналами 2-й сигнальной системы. При этом образуются условные рефлексы второго и более высших порядков.

Вторая сигнальная система составляет физиологическую основу *абстрактного речевого мышления*, присущего только человеку. Абстрактное

ЧИ А.С. Пушкина

мышление позволяет человеку отвлекаться от конкретных предметов и явлений окружающего мира, мыслить словами, заменяющими эти предметы, словесно сопоставлять и обобщать их в виде понятий и умозаключений. Человек, как и животные, рождается только с безусловными рефлексами. В процессе роста и развития и у человека и у животных происходит формирование условных рефлексов 1-й сигнальной системы. У человека процесс развития ВНД на этом не заканчивается и на базе 1-й сигнальной системы формируются условные рефлексы 2-й сигнальной системы. Они начинают формироваться, когда ребенок начинает говорить и познавать окружающий мир. Условные рефлексы у него на словесные раздражители появляются лишь во второй половине первого года жизни. Следовательно, поведение человека складывается из безусловных рефлексов, условных рефлексов 1-й сигнальной системы и условных рефлексов 2-й сигнальной системы.

В физиологических условиях 2-я сигнальная система несколько притормаживает активность 1-й сигнальной системы. С появлением 2-й сигнальной системы возникает новая форма нервной деятельности – *отвлечение и обобщение* множества сигналов, поступающих в мозг. Это обусловливает высокую степень адаптации человека к окружающей среде. Вторая сигнальная система является высшим регулятором различных форм поведения человека в окружающем мире.

Характерными чертами условных рефлексов 2-й сигнальной системы являются: 1) распространение сигнального значения слов на все смежные, похожие факты и явления, т.е. все более широкое обобщение понятий и отвлечение от конкретных частностей (человек идет, поезд тоже идет, часы идут, дождь идет и т.п.);

2) одномоментность формирования и перестройки временных нервных связей. Например, можно объяснить приезжему, как найти нужный ему дом, и человек, никогда не бывший в этом городе, прямо придет к месту назначения. Животное же, чтобы найти правильный путь в лабиринте, сделает множество проб и ошибок.

3) Отображение во второй сигнальной системе временных связей, образованных в первой, и наоборот, что получило название элективной (избирательной) иррадиации во взаимоотношениях первой и второй сигнальной систем. Например, если у человека выработать условный рефлекс вставания на звук звонка, а затем вместо включения звонка сказать слово «звонок», то человек встанет. Или же, если словами описывать вид и вкус любимого человеком кушанья, то у человека начнет выделяться слюна.

4) Чем более абстрактно и отвлеченно понятие, выраженное словом, тем слабее связь этого словесного сигнала с конкретным сигналом 1-й сигнальной системы.

БрГУ имени А.С. Пушкина

5) Более высокая утомляемость и подверженность внешним влияниям рефлексов второй сигнальной системы по сравнению с первой.

Взаимодействие двух сигнальных систем выражается в явлении избирательной иррадиации нервных процессов между двумя системами. Оно обусловлено наличием связей между сенсорными зонами коры больших полушарий, воспринимающими стимулы и нервными структурами, обозначающими эти стимулы словами. Между двумя сигнальными системами существует также иррадиация торможения. Выработка дифференцировки к сигнальному стимулу может быть воспроизведена и при замене отличающегося от других раздражителя его словесным обозначением. Совместная деятельность сигнальных систем является физиологической основой умственной деятельности человека, его психики, сознания и поведения.

В осуществлении функций 2-й сигнальной системы принимают участие структуры правого и левого полушарий головного мозга. Однако в формировании сигнальных систем обнаруживается асимметрия между двумя полушариями. Левое полушарие обеспечивает развитие абстрактного мышления, отвечает за восприятие, переработку, анализ и синтез сигналов второй сигнальной системы. Правое полушарие, воспринимая и перерабатывая сигналы первой сигнальной системы, ответственно за предметно-образное мышление. Соотношение активности двух полушарий может быть разным, что проявляется в различных отношениях между первой и второй сигнальными системами.

Животные оперируют лишь образами, формируемыми на основе непосредственно воспринимаемых сигнальных раздражителей 1-й сигнальной системы. Человек же с его развитой 2-й сигнальной системой оперирует не только образами, но и связанными с ними мыслями, осмысленными образами, содержащими семантическую (смысловую) информацию. Раздражители второй сигнальной системы в значительной степени опосредованы мыслительной деятельностью человека.

Физиологический механизм поведения человека является результатом сложного взаимодействия обеих сигнальных систем с подкорковыми образованиями больших полушарий. Павлов считал вторую сигнальную систему «высшим регулятором человеческого поведения», преобладающим над первой сигнальной системой. Это позволяет человеку управлять своими безусловными рефлексами, сдерживать значительную часть инстинктивных проявлений организма и эмоций. Человек может сознательно подавлять оборонительные (даже в ответ на болевые раздражения), пищевые и половые рефлексы. В то же время подкорковые образования и ядра мозгового ствола, особенно ретикулярная формация, являются источниками (генераторами) импульсов, поддерживающих в норме мозговой тонус.

А.С. Пушкина

Две сигнальные системы находятся в постоянном взаимодействии. Если сигналы второй сигнальной системы (слова) не имеют опоры в первой сигнальной системе (не отражают того, что было получено через нее), то они становятся непонятными. Так, слово на иностранном языке, которого мы не знаем, ничего нам не говорит, так как за этим словом нет для нас конкретного содержания. Но и одни сенсорные сигналы не дают глубоких и полных знаний о мире. Лишь при посредстве второй сигнальной системы (речи) человек научился расширять свои сведения, обобщая отдельные факты, устанавливая важные для себя закономерности. Благодаря второй сигнальной системе люди углубляют и сохраняют свои знания.

Важное место в развитии обобщающей деятельности коры мозга у человека занимает иррадиация нервных процессов из одной сигнальной системы в другую. Такая высшая форма обобщения пока проявляется в объединении по общему признаку явлений и предметов. В приспособительной деятельности высшие формы обобщения позволяют человеку выработать готовые формы поведения, которыми он мог бы воспользоваться в случаях, имеющих сходную ситуацию.

Частные типы ВНД. Кроме 4-х общих для человека и животных типов ВНД И.П. Павлов выделил *три частных типа ВНД*, которые характерны только для человека. Деление на частные типы ВНД И.П. Павлов произвел в зависимости от взаимодействия и уравновешенности первой и второй сигнальных систем действительности.

1. Художественный тип. Характеризуется преобладанием первой сигнальной системы над второй. Люди с таким типом ВНД в процессе мышления широко пользуются чувственными восприятиями и образами окружающего мира, непосредственно воспринимают действительность (наглядно-образное мышление). У них относительно слабее развита склонность к абстрактному мышлению. Среди людей с этим типом ВНД чаще встречаются поэты, писатели, художники, музыканты, композиторы.

2. Мыслительный тип. Характеризуется преобладанием второй сигнальной системы над первой, усиленным абстрактным мышлением. В отличие от художественного типа люди с мыслительным типом воспринимают окружающий мир более абстрактно, со склонностью к анализу и синтезу, обобщению сигналов окружающей среды. Среди людей с мыслительным типом ВНД больше математиков, шахматистов, следователей, конструкторов.

3. Средний тип. К нему относится большинство людей. Для них характерна уравновешенность деятельности обеих сигнальных систем. Им присущи как образные впечатления, так и абстрактные заключения.

И.П. Павлов предполагал, что крайним человеческим типам «мыслительному» и «художественному» – должны соответствовать и противопо-

БрГУ имени А.С. П

ложные типы темпераментов, т.е. меланхолики и холерики. Во время И.П. Павлова наука о мозге еще не располагала достаточным количеством сведений о функциональной специализации полушарий, и классификация людей по частным типам ВНД оставалась без достаточного обоснования. Сегодня накопленные данные о функциональной асимметрии полушарий показывают, что у людей с художественным типом ВНД преобладает «правополушарное» образное мышление, то есть у них более активно правое полушарие. Мыслительный тип – люди с преобладанием «левополушарного» абстрактного мышления, то есть с более активным левым полушарием.

Врожденные свойства нервной системы не являются неизменными. Они могут в той или иной мере изменяться под влиянием воспитания благодаря пластичности нервной системы. Преобладание активности одного из полушарий наряду с врожденными факторами может быть обусловлено особенностями воспитания и обучения, то есть тренировкой.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие рефлексы называются безусловными? Их классификация.
2. Укажите характерные признаки, отличающие условные рефлексы от безусловных.
3. Раскройте механизм образования условных рефлексов.
4. Приведите классификацию условных рефлексов.
5. Какое торможение условных рефлексов является внешним и на какие виды оно подразделяется?
6. Какое торможение условных рефлексов называется внутренним и как оно подразделяется?
7. Как происходит иррадиация, концентрация и индукция в коре больших полушарий?
8. Что такое динамические стереотипы и каково их значение?
8. Что называется первой и второй сигнальными системами?
9. Охарактеризуйте общие типы высшей нервной деятельности по И.П. Павлову.
10. Что лежит в основе классификации частных типов ВНД?

БрГУ имени А. С. Пушкина

Лекция 15. Нейрофизиологические основы психической деятельности

План лекции:

1. Формы психической деятельности. Функциональная асимметрия больших полушарий головного мозга.
2. Физиологические механизмы внимания, его роль в процессах запоминания и обучения.
3. Виды и механизмы памяти.

Основные термины на туркменском языке

1. Автоматизм – alaçsyz hereket
2. Ансамбль – sazlaşyklylyk; äheňdeşlik; heňdeşlik
3. Асимметрия – asimmetriýa; simmetriýasyzlyk
4. Брелок – brelok
5. Вариация – wariasiýa; üýtgeşme
6. Волевой – gaýratly; gujurly
7. Воображение – göz öňüne getirme; hyýala getirme
8. Воспроизведение – gaýtadan döretme; täzeden işläp çykarma; ýaňadan etme
9. Дедукция – deduksiýa
10. Депрессия – durgunlyk; pese düşmeklik
11. Детализированный (подробный; детальный) – (doly; birin-birin)
12. Детектор – detektor
13. Долговременный – uzak wagtlap; uzak wagtlyk
14. Дугообразный пучок – ýaý görnüşli dessejik
15. Жест – hereket; üm; hereketi
16. Забывание – unutmak
17. Зацепка – sebäp; bahana; delil
18. Зачаточный – düwünçek; düwünçek halynda bolan
19. Значимость информации – informasiýanyň manylyly
20. Игнорировать – äsgermezlik etmek; hasap etmezlik; ähmiýet bermeklik
21. Ингибитор, блокатор (блокирует воздействие) – (täsir gabamak)
22. Интонационный – intonasion; intonasiýa
23. Интуиция – intuisiýa; duýgurlyk; aňyjylyk; düşbülik
24. Компенсация – kompensasiýa
25. Консолидация – konsolidirlenme; jebislenme
26. Кратковременный (короткое время действия) – (hereket gysga wagtyň içinde)
27. Лаконичный – gysga
28. Массированный разряд – toplanan razrýad
29. Межполушарная асимметрия (асимметрия между полушариями) – (arasynda ýarym şarlarynyň asimmetriýa)

БрГУ имени А.С. Пушкина

30. Миелинизация (покрытие миелином) – (mielin çalma)
31. Мимика – mimika; ýüz-gözüň hereketi
32. Многословный – geplemsek; köp gepleýän; köp gürlemegi halaýan; köp sözli
33. Многомерный – köp ölçegli
34. Мнимая величина – hyýaly ululyk
35. Мозолистое тело – gabarçykly jisim
36. Мотивация (побуждение) – höwes döretme; gönükdirme
37. Мрачность – garaňkylyk
38. Настройка – düzme; gurma; sazlama
39. Научение (обучение) – öwretme; bilim berme; sowat öwretme
40. Невропатолог – newropatolog
41. Нейронная ловушка – neýron duzak
42. Неосознаваемый – düşünilmeýän; aňlanylmaýan; akyl ýetirilmeýän
43. Непроизвольный – ygtyýarsyz; biygtyýar; erksiz; alaçsyz
44. Неравнозначность (отсутствие равнозначности) – (deňlik bolmazlyk)
45. Обнадеживающий – arkaýyn etmek
46. Обострение – ýitileşme; çylşyrymlaşma; agyrlaşma; güýjeme; ýitelme
47. Перегруппировка – täzeden toparlara bölme
48. Переключение внимания – üns üýtgetme
49. Перспектива – perspektiwa; daşdan görüjilik
50. Повседневный – gündeki; günki
51. Подавленность – sustubasyklyk
52. Подсознательный – doly aňşyrylmadyk; doly düşünilmedik
53. Позвякивание – käwagt jaňňyrdatma; çala zyňňyrdatma
54. Послепроизвольное внимание (следует позже произвольного внимания) – (erkin ünsden soňky)
55. Привычность – öwrenişmeklik; endik etmeklik
56. Причудливая форма – haýran galdyrýan forma
57. Промежуточная память – aralyk ýat
58. Равнозначность – deňlik; barabarlyk; deň ähmiýetlilik; deň manylylyk
59. Равноценный – deň bahaly; nyrhly; nyrhy deň
60. Рассеченный – kesme
61. Расслоение психики – psihika gat-gat bolmasy
62. Расщепленный мозг – bölekleme beýni
63. Реверберация (циркуляция) – rewerberaňiýa; ýaň (aýlanma)
64. Релаксация (расслабление) – gowşatma;
ysgyndan düşürme; kuwwatyny gaçyrma
65. Реципрокный (антагонистический) – (antagonistik)
66. Самоуправляемый (самоуправляющийся) – (öz-özüni dolandyrýan; öz-özüni edara edýän)

БрГУ имени А.С. Пушкина

67. Семантический – semantika; many
68. Слабоумие – kemakyllylyk; huşsuzlyk
69. Соотносить – laýyk getirmek; deňlemek; deňeşdirmek
70. Стабилизировать – stabilleşdirmek; stabilizirlemek
71. Стереотипный – meňzeş; lenç edilen; gaýtalanýap
72. Сходство – meňzeşlik
73. Фиксация – ýazma; ýazyp alma; ýazyp belleme
74. Электрошок – elektroşok
75. Эпизодический – epizodik; tötänden; käwagt bolýan
76. Эпилепсия – garaguş keseli

1. Формы психической деятельности. Функциональная асимметрия больших полушарий головного мозга

Психической деятельностью называют качественно новый, более высокий, чем условно-рефлекторное поведение, уровень высшей нервной деятельности, свойственный человеку. У высших животных этот уровень представлен лишь в зачаточном виде. Психическая деятельность – субъективно осознаваемая деятельность организма, осуществляемая с помощью нейрофизиологических процессов. К важнейшим формам психической деятельности относятся восприятие, внимание, память, мотивации, эмоции, мышление, сознание, речь.

С помощью ощущений определяется качество, сила и длительность действия раздражителя из внешней или внутренней среды организма. В ассоциативных зонах коры больших полушарий ощущения, возникающие от отдельных свойств раздражителя, объединяются и сопоставляются с информацией, хранящейся в памяти. В результате происходит восприятие, т.е. узнавание известного предмета, явления, или формирование субъективного образа впервые встречаемых предметов и явлений. Система двусторонних связей ассоциативных областей коры, в особенности лобных отделов, с лимбической системой и ретикулярной формацией определяет высокую пластичность процесса восприятия и его адекватность текущей ситуации.

Конечный мозг у человека образован правым и левым полушариями, каждое из которых состоит из морфологически почти одинаковых долей. Но при более точном изучении можно выявить анатомическую асимметрию правого и левого полушария. Измерение мозга после вскрытия показывает, что левое полушарие почти всегда оказывается больше правого. Кроме того, в правом полушарии содержится много длинных нервных волокон, соединяющих далеко расположенные друг от друга участки мозга, а в левом полушарии множество коротких волокон образуют большое количество связей в ограниченном участке. Подобно тому, как существует специализация различных долей каждого полушария, так и два полушария иг-

Бр. А.С. Пушкина

рают разную роль в осуществлении высших нервных функций. Взаимоотношения между полушариями у человека проявляются, как в совместной их деятельности, так и в функциональной асимметрии.

После открытия во второй половине 19-го века французским ученым Полем Брока́ *моторного центра речи* (центр Брока) и немецким ученым-невропатологом Карлом Вернике *сенсорного центра речи* (центр Вернике), расположенных в левом полушарии (рис. 75), это полушарие стали считать главным в отношении речевой функции и мышления. Центр Брока находится в задней части нижней лобной извилины, он обеспечивает способность человека говорить. Центр Вернике расположен в задней части верхней височной извилины. Благодаря нему человек понимает свою и чужую речь. Центр Вернике и центр Брока связаны проходящим под корой пучком нервных волокон, который получил название дугообразного пучка.

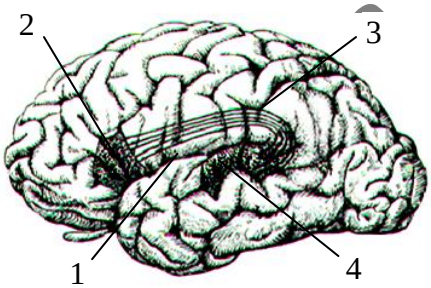

Рис. 75. Центры речи в левом полушарии головного мозга человека:
1 – боковая борозда; *2* – центр Брока; *3* – дугообразный пучок (показан схематически); *4* – центр Вернике

После обнаружения центров речи долгое время не появлялось никаких новых данных о неравнозначности полушарий. Речь казалась единственным исключением из общего правила, согласно которому оба полушария совершенно равноценны в отношении всех остальных сенсорных и двигательных функций. Только в 50-х годах 20-го века Роджер Сперри с сотрудниками провели ряд экспериментов с *перерезкой у кошек мозолистого тела* – толстого пучка, содержащего миллионы нервных волокон и соединяющего оба полушария. Когда таким животным помещали разные объекты перед правой и левой половиной поля зрения, то оказалось, что правое и левое полушарие работают независимо друг от друга, т.е. зрительная информация не передавалась от одного полушария к другому.

В норме мозг работает как единое целое: информация из одного полушария тут же передается в другое по широкому пучку соединяющих их нервных волокон мозолистого тела. При некоторых формах эпилепсии этот соединительный мост может вызывать проблемы из-за того, что инициация судороги одним полушарием переходит в другое, вызывает в нем массированный разряд нейронов, и человек может погибнуть. Чтобы сдержать нервный взрыв и спасти больного, нейрохирурги перерезают мозолистое тело. После такой операции у больных не отмечается практически никаких видимых изменений в отношении свойств личности, интеллекта или поведения. Требуются специальные тесты, чтобы выяснить, как разделение двух полушарий влияет на умственную деятельность.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Однако, как показали исследования Р. Сперри, за которые в 1981 г. ему была присуждена Нобелевская премия, если предъявлять зрительную информацию каждому полушарию в отдельности, то полушария будут функционировать и научаться независимо друг от друга. Поскольку эфферентные нервы при выходе из мозга переходят на другую сторону тела, то левое полушарие контролирует правую сторону тела и правые половины сетчаток обеих глаз, а правое полушарие – левую сторону и левые половины сетчаток. В результате каждое полушарие «видит» ту половину поля зрения, в которой обычно действует «его» рука. Например, левое полушарие видит правую руку в правой части зрительного поля. В норме информация о стимулах, поступающая в одно полушарие мозга, тут же через мозолистое тело передается в другое так, что мозг действует как единое целое. У человека с рассеченным мозолистым телом полушария не могут общаться между собой.

Так, если в левую половину поля зрения предъявить испытуемому слово ключ, то информация о нем поступит в правое полушарие. Испытуемый не может назвать это слово, но левой рукой выбирает среди предметов ключ. Если же в правую половину поля зрения предъявить слово кольцо, информация о котором поступит в левое полушарие, то испытуемый назовет это слово, но выбрать его на ощупь, без контроля зрения, среди других предметов не может. В том случае, когда испытуемый с расщепленным мозгом может свободно переводить взгляд вправо и влево, то информация поступает в оба полушария. Это является одной из причин, объясняющей, почему рассечение мозолистого тела практически не сказывается на повседневной деятельности такого пациента. Дальнейшие эксперименты показали, что пациент с расщепленным мозгом может давать речевой отчет только о том, что происходит в левом полушарии.

Если испытуемому с расщепленным мозгом завязать глаза и в левую руку положить знакомый ему предмет (расческу, зубную щетку, брелок для ключей), то он сможет узнать его и соответствующими жестами продемонстрировать его использование. Но то, что испытуемый знает, он не сможет выразить в речи. Если во время манипулирования этим объектом его спросить, что происходит, он ничего не скажет. Так будет, пока блокированы все сенсорные сигналы от этого предмета к левому (речевому) полушарию. Но если испытуемый случайно коснется этого предмета правой рукой или предмет издаст характерный звук (например, позвякивание брелока для ключей), речевое полушарие сработает и будет дан верный ответ.

После исследований Р. Сперри деятельности мозга у людей с перерезанными связями между полушариями *(«расщепленный мозг»)* стало складываться представление о частичном доминировании полушарий мозга человека, или о *функциональной межполушарной асимметрии.*

БрГУ имени А.С. Пушкина

В настоящее время созданы экспериментальные приемы, так называемые дихотические тесты, которые позволяют изучать функциональную специализацию полушарий и у здоровых людей. Если одновременно предъявлять разный материал правым и левым органам чувств, то полушария вступают в конкурентные отношения, и по особенностям восприятия удается судить о полушарной специализации. Так, с помощью специальной аппаратуры можно одновременно в правом и левом полях зрения каждого глаза на мгновение показывать разные буквы. При этом будут узнаваться буквы, показанные только в правом поле зрения, информация о которых поступила в левое полушарие. Если таким же образом показать геометрические фигуры, то они будут узнаны только в левом поле зрения, т.е. правым полушарием.

Ряд данных был получен при лечении психозов у больных односторонним электрошоком. При воздействии на одну сторону головы точно дозированным электрическим током угнетается деятельность только того полушария, над которым располагались электроды. В течение непродолжительного времени после одностороннего электрошока человек чувствует, действует и мыслит только одним активным полушарием. ЭЭГ, записанные после электрошоков, указывали на активность только одного, не подвергнутого шоку полушария.

Один и тот же человек-правша, будучи в «левополушарном» состоянии, т.е. с временно выключенным правым полушарием, проявлял психофизиологические особенности, отличающиеся от обнаруживаемых у него в «правополушарном» состоянии, т.е. при временном выключении левого полушария.

У «левополушарного» человека хорошо сохраняется речь. Он охотнее и легче вступает в беседу, излишне многословен, захватывает инициативу в разговоре, его словарь становится богаче и разнообразнее, ответы развернутыми и детализированными. Наряду с этим у него улучшается и восприятие чужой речи. Однако «левополушарный» человек теряет способность понимать значение речевых интонаций. Он внимательно вслушивается, пытается расшифровать бессмысленные слоги, очень точно их повторяет, но сказать, с каким выражением (вопросительным, гневным и т. п.) они произнесены, не может. Также он не может отличить мужской голос от женского. «Левополушарный» человек не только перестает узнавать знакомые мелодии, но и не может их напеть, даже если слышит музыку: он начинает фальшивить и, в конце концов, предпочитает отсчитывать ритм без мелодии. У «левополушарного» человека при сохраненной словесной ориентировке наглядная ориентировка в месте и времени грубо нарушена.

Наглядным показателем изменения психического состояния «левополушарного» человека является сдвиг в эмоциональной сфере. Настрое-

БрГУ имени А. С. Пушкина

ние такого человека улучшается, он становится мягче, приветливее, веселее. Особенно существенно это изменение у больных с депрессией, то есть с патологически сниженным настроением. В «левополушарном» состоянии исчезает свойственная таким больным мрачность и подавленность, сосредоточенность на болезненных переживаниях сменяется интересом к темам, не связанным с болезнью. Появляется оптимистическая оценка собственной ситуации, вера в выздоровление, будущее рисуется обнадеживающим, на лице начинает играть улыбка, появляется склонность к шуткам.

Таким образом, у «левополушарного» человека, т.е. с деятельным левым и выключенным правым полушарием, наблюдается расслоение психической деятельности – образное восприятие дефектно, а восприятие слов облегчено; оперирование наглядными конкретными признаками объектов угнетается, а оперирование понятиями облегчается. Пострадали те виды психической деятельности, которые лежат в основе образного мышления. Сохранились или даже усилились те виды психической деятельности, которые лежат в основе абстрактного теоретического мышления. Такое расслоение психики сопровождается положительным эмоциональным тонусом.

В отличие от «левополушарного» у «правополушарного» человека речевые возможности резко ограничены – словарь беден, из него выпали слова, обозначающие отвлеченные понятия. С трудом вспоминаются названия предметов, особенно редко употребляемых, хотя «правополушарный» человек и может узнать предмет, объяснить его назначение и показать, как им пользоваться. При отсутствии словесной ориентировки наглядная конкретная ориентировка у «правополушарного» человека сохраняется.

Речь «правополушарный человек» понимает плохо, с ним надо говорить очень короткими, просто построенными фразами. Его собственная речь также состоит из простых фраз, нередко из отдельных слов. Речевая активность «правополушарного» человека резко снижена – он немногословен, охотнее отвечает мимикой и жестами, чем словом, кратко ответив на вопрос, он умолкает. Речевое внимание у «правополушарного человека» снижено: когда к нему обращаются, он этого не замечает, приходится специально привлекать его внимание. Нарушена также способность запоминать слова. «Правополушарный» человек не может повторить сразу после прослушивания ряд из нескольких слов, в лучшем случае он повторит 2–3 слова из 10. Но даже если удастся удержать в памяти на некоторое время эти слова, то через два часа он их уже не вспомнит и не найдет среди других слов. Однако образная несловесная память у него сохранена – он способен запомнить фигуры причудливой формы и спустя несколько часов выбрать их среди многих других.

В то же время голос «правополушарного» человека остается таким же, каким он был: несмотря на скупость речи, сохраняется ее интонаци-

БрГУ имени А.С. Пушкина

онный рисунок. Не пострадал и слух на интонационные компоненты речи: «правополушарный» человек даже лучше, чем обычно, различает мужские и женские голоса, тоньше и правильнее оценивает интонации собеседника. В отличие от самого себя в «левополушарном» состоянии теперь он воспроизводит мелодии очень точно. Однако если попросить его классифицировать звуковые образы, то он откажется, так как эта задача ему непосильна.

В «правополушарном» состоянии у человека происходит эмоциональный сдвиг в сторону отрицательных эмоций. Настроение ухудшается, человек становится мрачным, пессимистически оценивает и свое настоящее положение и свои перспективы, жалуется на плохое самочувствие. Отвлечь его от печальных мыслей и жалоб трудно.

Таким образом, у «правополушарного» человека, т.е. с выключенным левым полушарием, пострадали те виды психической деятельности, которые лежат в основе абстрактного теоретического мышления, словесного восприятия, и сохранились или даже усилились те ее виды, которые связаны с образным мышлением. Такому типу расслоения психики соответствует отрицательный эмоциональный тонус.

К настоящему времени сложилось представление о существовании 5-и основных различий полушарного доминирования у человека: речевое – неречевое, время – пространство, анализ – синтез, последовательное восприятие – одновременное восприятие, абстрактное восприятие – конкретное восприятие.

Выделяют моторную, сенсорную и психическую асимметрию. *Моторной асимметрией* называют неодинаковость двигательной активности рук, ног, лица, половин тела, управляемых каждым полушарием мозга. *Сенсорной асимметрией* обозначают неравнозначность восприятия каждым из полушарий объектов, расположенных слева и справа от средней плоскости тела. *Психической асимметрией* называют специализацию полушарий мозга в отношении различных форм психической деятельности.

Предполагают, что в процессе обучения правое полушарие работает по принципу дедукции, т.е. сначала осуществляет синтез, а затем анализ. Левое же полушарие функционирует по принципу индукции, сначала анализируя раздражители, а затем синтезируя их.

Было установлено, что левое полушарие доминирует в отношении речи, сложных произвольных движений, чтения, письма и счета, в оценке времени, установлении сходства. Правое полушарие ответственно в основном за неречевые функции – распознавание сложных зрительных и слуховых образов, тактильное восприятие, восприятие пространства, формы и направления, установление различий, за интуицию. Оно превосходит левое в создании геометрических рисунков и рисунков с перспективой. При выра-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ботке условного рефлекса сначала доминирует правое полушарие, а во время упрочнения рефлекса – левое.

На основании результатов изучения функций людей с расщепленным мозгом или подвергнутых действию одностороннего электрошока было обнаружено, что левое полушарие осуществляет переработку информации аналитически и последовательно, а правое – одновременно и целостно.

Более чем у 95 % всех праворуких людей, не имевших в раннем возрасте травм или поражений мозга, язык и речь контролируется левым полушарием, а у остальных 5 % – правым. Большая часть леворуких людей, около 70 %, также имеют речевые зоны в левом полушарии. У половины из остальных левшей (примерно 15 %) речь контролируется одним правым полушарием, а у другой половины (примерно 15 %) – обоими полушариями.

Предполагается, что у мужчин функциональная асимметрия полушарий выражена в большей степени, чем у женщин. У мужчин поражение левого полушария вследствие инсульта или опухоли мозга вызывало потерю речи в три раза чаще, чем у женщин, или приводило к гораздо большему ухудшению речевых способностей. У мужчин поражение левого полушария ухудшало результаты речевого теста в большей степени, чем неречевого (невербального). При поражении правого полушария получалось обратное соотношение. Для женщин сторона, на которой произошло поражение, не имела столь большого значения. Следовательно, у мужчин специализация полушарий, по-видимому, выражена больше, чем у женщин.

Парность в деятельности полушарий. Взаимодействие правого и левого полушарий обеспечивается наличием между ними анатомических связей посредством мозолистого тела, передней, задней и гиппокампальной комиссур, межталамического сращения, а также нижележащих образований ствола мозга. Электрофизиологические методами и методом условных рефлексов получены результаты, свидетельствующие о распространении возбуждения из одного полушария в другое. Причем это возбуждение передается не только в симметричный участок другого полушария, но и в несимметричные участки коры больших полушарий.

Условный рефлекс, выработанный, например, на раздражение кожи одной стороны тела, легко воспроизводится при таком же раздражении симметричных участков кожи другой стороны тела. Следовательно, в процессе выработки условного рефлекса временная связь формировалась и во втором полушарии. Предварительная перерезка мозолистого тела перед выработкой условного рефлекса сильно затрудняла или прекращала «перенос» временной связи в другое полушарие. Вместе с тем перерезка всех прямых связей между большими полушариями не исключает элементарных форм их взаимодействия через спинной мозг и ретикулярную формацию ствола головного мозга.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Нормальная психическая деятельность предполагает совместную работу обоих полушарий. «Правополушарный» человек воспринимает мир во всем его конкретном богатстве и разнообразии. Но поскольку он лишен теоретического мышления, то ему не удается проанализировать свои впечатления, установить между ними логическую связь, соотнести с определенными категориями, и потому его богатство не приносит плодов. Тот же человек, но в «левополушарном» состоянии сохраняет способность к анализу и обобщениям, к логическим операциям, но не может их использовать, так как ему нечего анализировать и обобщать. Очевидно, лишь одновременная работа обоих полушарий, объединение механизмов образного и абстрактного мышления обеспечивают всесторонний, конкретный и теоретический охват явлений внешнего мира.

При выключении правого полушария облегчается словесная деятельность, то есть повышается активность левого полушария. При выключении левого полушария обостряется образное восприятие, обусловленное повышением активности правого полушария. Это значит, что в обычном «двуполушарном» состоянии каждое полушарие притормаживает активность другого. Между ними складываются сложные и противоречивые взаимоотношения.

Каждое полушарие содержит в самом себе тормозные механизмы из цепей специальных тормозных нейронов. Кроме того, полушария находятся под тормозящим влиянием подкорковых ядер, а также каждое полушарие испытывает тормозные влияния со стороны своего партнера. Взаимотормозящее влияние полушарий имеет большое значение. Чтобы адекватно реагировать на изменчивые обстоятельства и разнообразные ситуации, с которыми жизнь сталкивает человека, необходимо то сочетать способности правого и левого полушарий, то максимально использовать способности одного из них. Когда математик оперирует многомерным пространством и мнимыми величинами, у него предельно обострено абстрактное мышление. Но тот же человек за рулем автомобиля в аварийной ситуации сможет избежать катастрофы, лишь мгновенно охватив вполне реальное пространство и вполне реальные предметы, то есть, предельно обострив образное восприятие. Реципрокное взаимодействие позволяет всегда иметь наготове резервы, позволяет очень тонко и точно балансировать активность полушарий и тем соблюдать наиболее выгодное в данный момент соотношение образного и абстрактного мышления.

Очевидно, чтобы иметь возможность раздельно активизировать аппараты образного и абстрактного мышления, их необходимо отделить друг от друга, расположить в разных отделах мозга, так, чтобы обострение одних способностей не сопровождалось обострением других.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Объединить способности двух полушарий призвано дополняющее друг друга взаимодействие, а соблюдать баланс между способностями каждого полушария помогает реципрокное взаимодействие полушарий. В целом, сложный двуединый характер межполушарных взаимоотношений позволяет оптимизировать психическую деятельность и поведение. Полноценная психика предполагает согласованную и уравновешенную работу обоих полушарий.

Совместное функционирование обоих полушарий, каждое из которых использует свои методы обработки информации, обеспечивает наиболее высокую эффективность деятельности организма. С усложнением задачи необходимо объединение усилий обоих полушарий, в то время как при решении простых задач асимметрия фокуса активности вполне оправдана. При решении нестандартных, творческих задач используется неосознаваемая информация. Это достигается совместной деятельностью обоих полушарий при хорошо выраженном фокусе активности в правом полушарии.

Специализация полушарий разная, но они всегда работают совместно. Именно благодаря их взаимодействию становятся возможными психические процессы, гораздо более сложные и сильнее отличающиеся от тех, которые составляют специальный вклад каждого полушария в отдельности.

2. Физиологические механизмы внимания, его роль в процессах запоминания и обучения

Качественное восприятие информации невозможно без надлежащего внимания к ней. Вниманием называют состояние активного бодрствования, характеризующееся готовностью к психической или физической деятельности.

Внимание может быть непроизвольное и произвольное. *Непроизвольное внимание* – врожденное, осуществляемое при действии на организм определенного раздражителя без каких-либо усилий со стороны организма. *Произвольное (волевое)* внимание выражается в целенаправленной мобилизации психической деятельности человека. Ведущая роль принадлежит лобным отделам коры больших полушарий и в физиологическом плане это проявляется в локальной активации определенных участков коры и торможении остальных зон коры больших полушарий.

В психологии выделяют еще *послепроизвольное* внимание, которое предполагает участие в деятельности и возникающий в связи с этим интерес. Оно связано с сознательными целями и поддерживается сознательными интересами, и не может быть сведено к произвольному вниманию, так как не требует заметных волевых усилий для своего поддержания.

ин А.С. Пушкина

Благодаря вниманию облегчается осуществление познавательной деятельности. Напряженное внимание сопровождается соответствующей мимикой и движениями, задержкой дыхания. Уровень внимания зависят от свойств нервной системы человека. Людям со слабой нервной системой дополнительные раздражители мешают сосредоточиться, а тем, у кого нервная система сильная, даже повышают концентрацию внимания. Внимание у разных людей и у одного и того же человека в различное время и в различных условиях отличается следующими характеристиками: 1) объемом внимания, т.е. количеством объектов, которые могут быть одновременно охвачены вниманием; 2) распределением внимания – возможностью удерживать в сфере внимания одновременно несколько объектов; 3) устойчивостью внимания, т.е. длительностью сосредоточения внимания на объекте: 4) переключением внимания – произвольным переносом внимания с одного объекта на другой; 5) концентрацией внимания, т.е. степенью сосредоточенности внимания на объекте.

Различают периферические и центральные физиологические механизмы внимания. Периферическим механизмом является настройка органов чувств. Прислушиваясь к слабому звуку, человек поворачивает голову в сторону звука. Остановка или задержка дыхания в моменты наивысшего внимания также способствуют обострению слуха.

В эксперименте человеку подавали разную информацию одновременно в оба уха. Когда, согласно инструкции, он должен был воспринимать ее лишь левым, то подававшаяся при этом в правое ухо информация полностью игнорировалась. В дальнейшем было установлено, что периферические механизмы отбирают информацию по физическим характеристикам. Эти механизмы часто называют предвниманием, связывая их с относительно грубой обработкой информации (например, выделение фигуры из фона, слежение за внезапными изменениями во внешней среде).

Центральные механизмы внимания связаны с возбуждением одних нервных центров и торможением других. Когда человек внимателен к чему-либо, это значит, что у него в коре мозга возник очаг возбуждения. Остальные участки коры больших полушарий в это время находятся в состоянии торможения. Поэтому человек, сосредоточенный на чем-либо одном, может ничего другого в этот момент не замечать. Большое значение для появления внимания имеет ориентировочный рефлекс. Он представляет собой врожденную реакцию организма на всякое изменение окружающей среды. От силы внешнего раздражения зависит сила нервного возбуждения. Более сильное возбуждение подавляет возникающее одновременно с ним слабое возбуждение в других нервных центрах и определяет течение психической деятельности в соответствующем направлении. Однако воз-

можно слияние двух или нескольких одновременно воздействующих раздражителей, усиливающих друг друга.

Кроме ориентировочного рефлекса, важная роль в центральных физиологических механизмах внимания принадлежит индукции нервных процессов и доминанте. Согласно закону индукции, возбуждение, возникающее в одной области коры больших полушарий, вызывает торможение в других ее областях (одновременная отрицательная индукция) или сменяется торможением в данном участке мозга (последовательная отрицательная индукция). Участок коры, в котором возникает оптимальный очаг возбуждения, характеризуется наиболее благоприятными условиями для легкой выработки дифференцировок, успешного образования новых условных связей.

Согласно учению о доминанте, разработанному А.А. Ухтомским, в головном мозге всегда имеется временно господствующий (доминирующий) очаг возбуждения, направляющий работу нервных центров в данный момент и определяющий тем самым поведение человека. Доминанта обладает свойством суммировать и накапливать импульсы, поступающие в нервную систему. Одновременно она подавляет активность других нервных центров, за счет чего возбуждение в доминантном очаге еще больше усиливается. Благодаря этим свойствам доминанта является устойчивым очагом возбуждения, что также является одним из физиологических механизмов поддержания интенсивности внимания.

Основой возникновения господствующего очага возбуждения является не только сила воздействующего на человека раздражителя, но и функциональное состояние нервной системы, обусловленное предшествующими воздействиями и уже образованными нервными связями.

Современные нейрофизиологические исследования показали, что у здоровых людей в условиях напряженного внимания возникают изменения биоэлектрической активности в лобных долях мозга. В этих долях обнаружены особые типы нейронов. Первый тип нейронов получил название «детекторов новизны». Они возбуждаются при действии новых стимулов и снижают активность по мере привыкания к ним. Второй тип нейронов – «нейроны ожидания» активируются только при встрече организма с объектом, способным удовлетворить существующую у организма потребность. В разных типах нейронов закодирована информация о различных свойствах предметов и, в зависимости от возникающих потребностей, внимание сосредоточивается на той или иной их стороне.

Таким образом, в формировании внимания участвуют связанные между собой подкорковые структуры и кора больших полушарий.

Внимание лежит в основе обучения. Уже с первых месяцев жизни ребенка вплоть до дошкольного возраста непроизвольное внимание обусловливает его интерес к предметам и явлениям окружающего мира.

У школьников младших классов еще преобладает непроизвольное внимание, способность к волевому управлению вниманием слабая. Также не развиты способности сосредотачивать внимание и переключать его с одного объекта на другой, не велик объем и недостаточна сосредоточенность внимания.

Постепенно у младших школьников начинает вырабатываться привычка быть внимательным, имеющая большое значение для обучения. В этом возрасте происходит быстрое развитие произвольного внимания.

У школьников средних классов наблюдается более высокая концентрация и устойчивость внимания, которая дает возможность усваивать большее количество учебного материала по сравнению с младшими классами, развивать мышление, память, воображение. Способность к произвольному вниманию формируется в систематическом труде. Развитие произвольного внимания неразрывно связано с общим процессом формирования волевых качеств личности.

Внимание подростков связано с возникающей у них дифференциацией интересов. На одних уроках, при занятиях интересующим его предметом, подросток может быть очень внимательным, на других уроках, при изучении неинтересных для него учебных дисциплин, его внимание может сосредоточиваться с трудом и постоянно отвлекаться на посторонние объекты, что отрицательно сказывается на его восприятии, понимании и запоминании.

Для учащихся старших классов все более увеличивается роль произвольного, самоуправляемого внимания на том или ином процессе учебной деятельности. В педагогическом процессе необходимо уметь использовать непроизвольное внимание и содействовать развитию произвольного.

Внимание принимает участие практически во всех компонентах памяти: запоминании, вспоминании, узнавании и забывании. При запоминании материала внимание направлено на материал, который человек в данный момент времени запоминает. Если внимание не сосредоточено на этом материале, то его человек не может запомнить или запоминает с большим трудом. Если необходимо что-либо вспомнить, то человек сначала также должен сосредоточить на этом внимание и удерживать его на данном объекте до тех пор, пока он не будет достаточно точно восстановлен в памяти.

Узнавание происходит вследствие того, что в данный момент времени человек удерживает в поле своего внимания то, что он должен узнать. Забывание обычно происходит по причине того, что длительное время че-

ловек не обращает внимания на определенную информацию, хранящуюся в его памяти, не припоминает ее, практически ею не пользуется.

3. Виды и механизмы памяти

Памятью называют способность нейронных сетей организма приобретать, сохранять и воспроизводить информацию и навыки. Благодаря памяти организм способен обучаться, избегать ошибок, учитывая свой предыдущий опыт, использовать в повседневной жизни усвоенную в прошлом и сохраненную в мозге информацию.

Существует несколько классификаций памяти. Так, выделяют три вида биологической памяти, появление которых связано с разными этапами эволюции: генетическую (память биологического вида), иммунологическую и нейрологическую (нервную) память. *По формам восприятия информации* различают логически-смысловую и чувственно-образную память. Чувственно-образную память, в свою очередь, подразделяют на зрительную, слуховую, моторную и эмоциональную. Также память классифицируют и *по длительности хранения информации.* Кроме того, в психологии выделяют активную память, декларативную, процедурную, рабочую и др.

По длительности хранения информации различные исследователи выделяют несколько вариантов памяти: сенсорную, иконическую, первичную, вторичную, третичную, кратковременную, промежуточную, долговременную и др. Наиболее часто применяется подразделение памяти по длительности хранения информации на кратковременную, промежуточную и долговременную. Для каждой из них найдены различные по химической природе ингибиторы синтеза белков, избирательно блокирующие разные временные стадии формирования следа памяти.

Кратковременной называют память, обеспечивающую удержание и воспроизведение оперативной информации. Кратковременная память формируется на основе непосредственного сенсорного отпечатка внешнего мира. Объем кратковременной памяти составляет примерно 7±2 единицы. Основным свойством данной разновидности памяти является ее непродолжительность. Длительность хранения информации в кратковременной памяти – до 10 минут. Если информация важна для организма, то она обрабатывается в промежуточной памяти. В противном случае она быстро забывается (стирается).

Существует несколько гипотез о механизмах кратковременной памяти. Установлено, что запоминание любой информации начинается с электрофизиологических процессов в нейронных сетях головного мозга (возникновение ВПСП, потенциала действия, выделение различных медиаторов в синаптическом аппарате мозга). Поэтому считается, что в основе ме-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ханизма кратковременной памяти лежит импульсная активность нейронов и, в частности, циркуляция возбуждения по замкнутым нейронным цепям.

Наблюдения за развитием состояния ретроградной амнезии у человека позволили Р. Лоренте де Но сформулировать одну из первых гипотез о механизме кратковременной памяти – *гипотезу реверберации* (циркуляции) возбуждения по замкнутым цепочкам нейронов (нейронным ловушкам). Известно, что аксоны нервных клеток соприкасаются не только с дендритами других клеток, но могут и возвращаться обратно к телу своей же клетки (рис. 76). Благодаря такой структуре нервных контактов, появляется возможность циркуляции нервного импульса в течение какого-то времени по кругам разной сложности. В результате возникающий в клетке разряд возвращается к ней либо сразу, либо через промежуточную цепь нейронов и поддерживает в ней возбуждение. Эти стойкие круги реверберирующего (ослабляющегося) возбуждения не выходят за пределы определенной совокупности нервных клеток и рассматриваются как физиологический субстрат сохранения энграмм. *Энграмма* – это являющийся структурной основой формирования и закрепления следов памяти ансамбль нейрональных и глиальных элементов, объединенных синаптическими механизмами. В психофизиологии энграммой также часто называют сам след памяти.

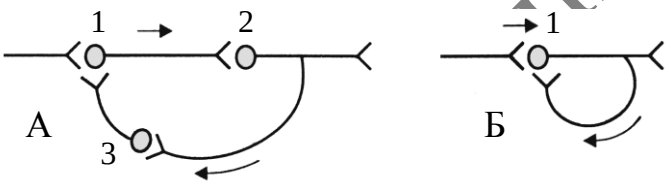

Рис. 76. Циркуляция возбуждения в замкнутых нейронных цепях (*А* – по Лоренто де-Но; *Б* – по И.С. Беритову): *1, 2, 3* – возбуждающие нейроны

Считают, что в замкнутых нейронных цепочках циркуляция длится минутами, сохраняя информацию в виде последовательности импульсов, передающихся от нейрона к нейрону. До тех пор пока циркуляция продолжается, сохраняется *нейронный след* о действии того или иного раздражения на организм в прошлом. Торможение, возникающее в каком-либо одном нейроне цепи, может прервать реверберацию возбуждения.

В настоящее время появляется все больше данных, что кратковременная память может реализовываться нервной системой без реверберации. Тем не менее, считается, что запоминание начинается с электрофизиологических процессов (выделение медиаторов, образование ВПСП и потенциала действия), поэтому кратковременную память по механизму ее происхождения часто называют *электрофизиологинеской памятью.* Введение в мозг животным веществ, блокирующих движение через мембраны нейронов ионов натрия и калия, нарушает ранние этапы формирования па-

БрГУ им.

мяти во время обучения, что свидетельствует о важной роли электрофизиологических процессов в формировании кратковременной памяти.

Процесс перевода кратковременной памяти в долговременную называют *промежуточной памятью*, или консолидацией памяти. Следы кратковременной памяти становятся устойчивыми через 4 часа. Таким образом, по мнению многих ученых, длительность хранения информации в промежуточной памяти от нескольких минут до 4 часов. В данный период протекают специфические биохимические реакции, активируется синтез медиаторов, рецепторов ионных каналов. Экстремальные воздействия (наркоз, сотрясение мозга и др.), произошедшие в это время, еще способны стереть память. В процессах промежуточной памяти задействованы нуклеиновые кислоты, т.к. введение крысам блокатора синтеза ДНК препятствует переходу кратковременной памяти в долговременную. Однако механизмы промежуточной памяти остаются пока мало изученными.

В долговременной памяти информация может сохраняться всю жизнь. Основой долговременной памяти являются структурные изменения в нейронах. В долговременную память информация начинает поступать через 45 минут от ее поступления в кратковременную память. Объем долговременной памяти практически безграничен. Она по своему механизму коренным образом отличается от кратковременной и промежуточной памяти, так как не нарушается при механических травмах мозга, электрошоке, наркозе и т.д. Долговременная память формируется на базе кратковременной и промежуточной памяти, при этом происходят устойчивые изменения в нейронах на синаптическом, молекулярном и клеточном уровнях.

Важную роль в механизмах долговременной памяти играют *синаптические процессы*. В ЦНС под влиянием обучения образуются новые синапсы и увеличивается их количество, повышается выделение в них медиаторов, разрастаются дендриты и увеличивается число шипиков на них, а также количество коллатералей аксонов. Прекращение обучения приводит к исчезновению этих явлений в течение месяца. В нейронах синтезируются специальные белки, стабилизирующие синаптические процессы. В результате этих изменений в структурах мозга создаются зоны облегченной синаптической проводимости, что и обусловливает формирование соответствующих энграмм памяти.

Большое значение в обеспечении механизмов долговременной памяти придается медиаторам. Основные медиаторные системы головного мозга – холинергическая и моноаминергическая, включающая норадренергическую, дофаминергическую и серотонинергическую – принимают самое непосредственное участие в обучении и формировании энграмм памяти. Так, экспериментально установлено, что уменьшение количества норадреналина замедляет обучение, вызывает амнезию и нарушает извлечение

следов из памяти. Показано участие дофамина в механизмах памяти. Серотонин принимает участие в процессах консолидации памяти.

Большую роль в консолидации памяти играют нейропептиды, которые могут находиться в пресинаптических окончаниях в качестве сопутствующего медиатора. Например, вместе с ацетилхолином часто выделяется окончаниями аксонов вазоактивный интестинальный пептид (ВИП), энкефалин, люлиберин. Нейропептиды могут оказывать модулирующее действие на пре- и постсинаптическом уровне.

Сопутствующий пептид может значительно повысить чувствительность постсинаптических рецепторов к основному медиатору. Например, ВИП усиливает более чем в 10 000 раз чувствительность к ацетилхолину. Поскольку пептиды выделяются нейронами и в синаптическую щель и во внеклеточное пространство, то они могут оказывать влияние на целую группу нейронов и способствовать быстрому функциональному объединению нервных клеток в ходе обучения, в явлениях памяти.

Значительный интерес для выяснения роли пептидов в процессах памяти представляют опыты с введением в мозг адренокортикотропного и меланоцитостимулирующего гормонов, вазопрессина, позволяющие судить об их способности улучшать запоминание. Обнаружено, что некоторые фрагменты АКТГ участвуют в механизмах консолидации памяти. Животные с врожденным нарушением синтеза вазопрессина не способны к выработке сложных условных оборонительных рефлексов. При дополнительном введении этим животным вазопрессина образование оборонительных навыков восстанавливается. Установлено, что у животных с дефицитом вазопрессина страдает не сам процесс обучения, а процесс запоминания информации, т.е. консолидация сформировавшихся энграмм. В отличие от вазопрессина гормон окситоцин нарушает сохранение выработанных навыков у животных. Существенно улучшают процессы памяти *эндогенные опиатные пептиды* – эндорфины и энкефалины.

Большинство исследователей считают, что нейропептиды участвуют в процессах обучения и памяти путем взаимодействия с медиаторами, через которые они оказывают свое регулирующее влияние.

Открытие структурных изменений в нейронах в процессе консолидации памяти дало основание предполагать, что в переводе информации из кратковременной в долговременную форму ее хранения определяющую роль играет синтез белка в нервных клетках.

Первые гипотезы, связывающие запоминание информации с биохимическими изменениями в нервной ткани, родились на основе широко известных в 60-е гг. опытов Х. Хидена, которые показали, что образование следов памяти сопровождается *изменениями свойств РНК и белка в нейронах.* Выяснилось, что раздражение нервной клетки увеличивает в ней со-

держание РНК и оставляет длительные биохимические следы, придающие клетке способность возбуждаться в ответ на повторные действия одних и тех же раздражителей. Таким образом, было установлено, что РНК играет важную роль в механизмах формирования и сохранения следов памяти. Х. Хиден предположил, что под воздействием поступающих к нейронам импульсов происходит перегруппировка оснований в молекулах РНК.

Однако в более поздних работах было показано, что в консолидации энграмм памяти *ведущую роль играет ДНК*, которая может служить хранилищем не только генетической, но и приобретенной информации, а РНК обеспечивает передачу специфического информационного кода. Изменения в молекулах ДНК и РНК, возникающие в процессе запоминания информации, отражаются на структуре синтезируемых молекул белка. В результате эти молекулы белка становятся чувствительными к специфическим параметрам поступающего возбуждения, т.е. они узнают афферентный поток импульсов. Доказательством участия специфических белков нейрона в формировании следов памяти является активация их синтеза в процессе обучения и возникновение расстройств памяти при подавлении синтеза белков. Обнаружено усиление синтеза белков в нейроне, начинающееся через 1 час после начала обучения.

Согласно молекулярной гипотезе памяти П.К.Анохина, протекающие в цитоплазме биохимические процессы вызывают перестройку кода РНК, вследствие чего синтезируются измененные, соответствующие конкретной ситуации молекулы белка, которые являются хранителем полученной информации. Следовательно, без РНК обучение вообще невозможно.

Гипотеза о белковой природе долговременной памяти подтверждается многими экспериментами. Так, при угнетении механизмов регуляции синтеза в нейроне специфических белков, выработанные простые условные рефлексы сохраняются лишь в течение нескольких минут, реже нескольких десятков минут. По истечении этого времени в проявлении этих условных рефлексов наблюдаются существенные нарушения, свидетельствующие о подавлении процессов сохранения приобретенных рефлексов. Обнаружено, что при обучении и запоминании информации в нейронах мозга синтезируются специфические пептиды и высокомолекулярные белки.

Некоторые авторы считают, что важная роль в долговременной памяти принадлежит *глиальным клеткам,* окружающим нейроны. Обнаружено, что в процессе упрочнения условных рефлексов происходит миелинизация аксонов нейронов, образующих временную связь между очагами условного и безусловного раздражителей. Вследствие этого облегчается и ускоряется передача возбуждения по временной связи. Показано, что при выработке условных рефлексов у животных в клетках нейроглии увеличивается содержание РНК.

В долговременной памяти выделяют следующие компоненты: фиксацию информации, ее хранение и воспроизведение.

Фиксация (кодирование) информации в долговременной памяти начинается с формирования энграммы, т.е. следа, оставляемого в мозгу тем или иным событием. Затем происходит сортировка и выделение новой информации. После этого значимая информация поступает на долговременное хранение.

Словесная (вербальная) информация фиксируется благодаря смысловому кодированию. Это означает, что чаще всего человек не запоминает информацию дословно. Фиксируется основное ее содержание. Например, после прочтения статьи в журнале мы можем совсем иными словами, но достаточно точно описать ее содержание.

Также человек лучше запоминает информацию и реже ее забывает, если сведения упорядочены от более общих к более частным. Например, продуктивнее фиксируется информация о животных при разделении их на классы млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, земноводных, рыб и т.д.

Объем и сроки хранения информации в долговременной памяти зависят от важности информации для человека, способа ее фиксации и систематизации. Также важную роль играют привычность материала, условия, в которых происходит запоминаемое событие, мотивация запоминания. Различают две формы хранения информации в долговременной памяти – семантическую и эпизодическую. Семантическая память – это память на слова, понятия и абстрактные идеи. Эпизодическая память хранит информацию о событиях, совершавшихся в определенное время, о связях между этими событиями. Это память о конкретных переживаниях и она менее устойчива, чем семантическая память.

О сроках хранения и воспроизведении информации из долговременной памяти существуют противоположные точки зрения. Согласно одной из них, в долговременной памяти постоянно хранится вся поступившая в организм информация независимо от ее значимости. Однако какая-то часть информации может быть недоступна для воспроизведения.

Наряду с данной точкой зрения существуют теории забывания информации. Одна из них – теория угасания, согласно которой след памяти постепенно угасает, если информация долго не повторяется. Согласно другой теории, хранение и воспроизведение информации нарушается вследствие интерференции, т.е. влияния конкурирующей информации.

Воспроизведение информации напрямую зависит от того, как она была сохранена и закодирована. Извлекается из памяти лучше то, что было осмысленно. Также лучше воспроизводится информация, близкая по смыслу или форме, а также чем меньше прошло времени между предъявлением информации и ее извлечением из памяти.

При воспроизведении доминирующее мотивационное возбуждение поступает к генетическому аппарату нейронов. В результате инициируется синтез специфических молекул (ДНК, РНК, белков), с помощью которых активируется сформированная ранее энграмма памяти и происходит процесс воспоминания.

Воспроизведение информации заключается в извлечении ее из структур мозга, где она сохранена в виде морфо-функциональных и биохимических изменений. У здорового человека в нормальных условиях информация достаточно легко извлекается из памяти. Однако при некоторых заболеваниях, например болезни Альцгеймера (старческом слабоумии), этот процесс нарушается.

Информация может извлекаться из памяти бессознательно и сознательно. Подсознательно человек воспроизводит заученные до автоматизма, стереотипные поведенческие акты (двигательные навыки, спортивные упражнения, игра на музыкальных инструментах и др.). Извлечение информации из памяти может быть вызвано сенсорными воздействиями (зрительными, обонятельными, слуховыми и т.д.), а также словесно-логическими ассоциациями.

Резервами памяти являются ощущения человека. Свыше 90 % всей информации человек получает с помощью зрения. Другие сопутствующие ощущения (слуховые, обонятельные, вкусовые, тактильные, двигательные) служат хорошими зацепками для памяти и помогают извлекать из нее основную информацию. Прочно запоминаются эмоциональные ощущения (радость, грусть, печаль, злоба и др.), которые тоже помогают воспроизводить соответствующую информацию.

Существуют способы, позволяющие улучшить память. Одним из них является метод внешней компенсации, заключающийся в физическом или мысленном воспроизведении обстановки, в которой происходило запоминание информации. Также тонизируется память и улучшается запоминание, если информация повторяется с различными вариациями, например, громко и тихо, нараспев и скороговоркой, сопровождаясь постукиванием.

Эффективен также метод сокращения, при котором текст редактируется. Его делают более лаконичным, максимально компактным, используя базовые понятия и придавая удобную для запоминания структуру.

Улучшает запоминание связывание новой информации с уже имеющейся в памяти, занесение материала в таблицу, придание ему формы «смыслового дерева». Также для более эффективного запоминания применяют логический метод, заключающийся в поиске закономерностей в материале, и метод его художественного оформления в виде зрительного образа, картины, ярких ассоциаций. Иногда придумывают для запоминаемой информации яркий фон, создающий эффект контраста.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Если не удается что-либо вспомнить в течение трех минут, применяют релаксацию, т.е. расслабляют на несколько минут мышцы и стараются не думать.

Вопросы для самоконтроля

1. В чем суть исследований Р. Сперри?
2. Какие основные различия полушарного доминирования у человека?
3. Как проявляется парность в деятельности коры больших полушарий?
4. Какое внимание называют непроизвольным и произвольным?
5. Назовите отличительные характеристики внимания.
6. Раскройте центральные механизмы внимания.
7. Что такое доминанта и ее значение?
8. Как развивается внимание в онтогенезе?
9. По каким параметрам и как классифицируют память?
10. Каковы физиологические механизмы кратковременной и промежуточной памяти?
11. Какую роль играют синаптические процессы и нейропептиды в механизмах долговременной памяти?
12. Какую роль играет синтез белка в консолидации памяти?

БрГУ имени А. С. Пушкина

Лекция 16. Сон и бодрствование. Эмоции. Целенаправленное поведение

План лекции:

1. Сон и бодрствование. Сновидения.
2. Нейрофизиологические механизмы эмоций. Теории эмоций.
3. Целенаправленное поведение. Теория функциональных систем П.К. Анохина.

Основные термины на туркменском языке

1. Аффект – gazap; janajygy; göçgün
2. Бег – ylgama; ýüwürme
3. Беспокойство – ynjalyksyzlyk; birahatlyk; galdawlyk
4. Биоритм – bioritm
5. Благодушный – ýumşak; mylaýym; mylakatly; rehimdar
6. Благотворный – peýdaly; haýyrly; amatly; oňayly
7. Бодрствование – uklaman çykma; uklaman geçirme
8. Быстроволновой (имеет быстрые волны) – (tolkunlary okgunly bolmak)
9. Взаимозависимый – özara tabyn
10. Властность – hökümlilik; hemlelilik
11. Вознаграждение – sylag
12. Волновать – ynjalyksyzlandyrmak; birahatlandyrmak
13. Воображаемый – hyýaly; göz öňüne getirilýän
14. Выражение – görkezme bildirme; aňlatma; aýan etme; şöhlelendirme
15. Газообмен – gaz çalyşygy
16. Гнев – gahar; gazap; gahar-gazap
17. Гомеостаз (относительное постоянство внутренней среды) – homeostasis (içerki gurşawyň otnositel üýtgemezligi)
18. Гребля – kürekleme
19. Духовный – ruhy
20. Запрограммированный результат (результат согласно программе) – (programma göra netije)
21. Зоосоциальный – zoososial
22. Иерархия – iýerarhiýa; köpbasgançaklylyk
23. Избегание – aýlanyp çykmak
24. Исполнительный – ýerine ýetirýän; berjaý edýän; amala aşyrýan
25. Испуганный – gorkan; gorkuzylan; ürküzilen
26. Истощение – gowşama; halys bolma; ysgyndai düşme; güýçden gaçma
27. Кольцевой – halka
28. Комфорт – komfort; rahat; hemme zady üpjün; ýerbe-er
29. Концепция – konsepsiýa; baş ýörelge

БрГУ имени А.С. Пушкина

30. Координатор – koordinasiýly; koordinirly
31. Латеральный (боковой) – (gapdal; ýan; ýanbaş)
32. Медленноволновой сон (сон с медленными волнами) – (ýuwaş tolkunly uky)
33. Метаболические потребности (потребности метаболизма) – (metabolizm zerurlyklar)
34. Мотивация – esaslandyry; delillendiri; sebäp; bahana
35. Наказание – jeza; temmi
36. Наслаждение – hezillik; lezzet; keýp
37. Настроение – keýp; şäht; ýagdaý
38. Насыщение – oýurma; naharlama; doýma; doýýançaň iýme; naharlanma; kanagatlandyrma
39. Недуг – kesel; näsaglyk; nähoşluk
40. Нейротизм (эмоциональная нестабильность) – (göçgünli stabil dällik)
41. Нейрофизиологический – neýrofiziologik
42. Нестойкий – durnuksyz; gowşak; ýaramaz
43. Несъедобный – iýilmeýän; iýip bolmaýan
44. Неудовольствие – närazylyk; makullamazlyk; göwni hoş dällik
45. Неуправляемый – dolandyryp bolmaýan
46. Низкоамплитудный (имеет низкую амплитуду) – (amplituda aşak bolmak)
47. Озабоченный – aladaly; endişeli; ynjalyksyz
48. Оскорбление – ýetirme; göwne degme; göwün syndyrma
49. Отвращение – ýigrenç
50. Отражательная функция – serpikdirijilik funksiýa
51. Оценочный – baha; gymmat; baha goýýan
52. Парадоксальный – paradoksal; geň
53. Паяц – masgarabaz; oýunbaz
54. Первичный – ilkinji; başlangyç; ýasalmadyk
55. Переживание – gaýgylanma; aladalanma
56. Пережитый – ýaşap geçilen
57. Перекрывать – täzeden ýapmak; gaýtadan örtmek
58. Перестройка – başgaça gurma; täzeden gurulma
59. Переутомление – gaty ýadama; halys bolma; sütüniň süýnme
60. Плавание – ýüzme; ýüzüş
61. Покорный – kaýyl; ylalaşyjy; razylaşyjy; gulak asýan; diýen edýän
62. Потребность – zerurlyk
63. Потрясать – sarsdyrmak; ýaňlandyrmak
64. Предвидение – öňünden görme; geljegi bilme; geljegi duýma
65. Предвосхищать – öňünden bilmek; öňünden duýmak; öňünden aňmak; öňünden düşünmek

БрГУ имени А.С. Пушкина

66. Приспособительный результат – ulanyşa taýýarlamak netije
67. Пробуждение – oýanma; turma
68. Прогнозирование – prognozirleme; çaklaýyş
69. Психоз – psihoz; dälilik; ruhy ňähoşluk
70. Расцвет – pajarlap ösme
71. Ревность – gabanjaňlyk; gabanaganlyk
72. Самораздражение (раздражение себя) – (özüňe gyjyndyrma)
73. Сверхмедленный (чрезвычайно медленный) – (çakdanaşa ýuwaş)
74. Синхронизированный – sinhronlaşdyrma
75. Ситуация – situasiýa; ýagdaý
76. Слезоотделение (слезотечение) – (gözýaş akma)
77. Сновидение – düýş görme; düýş
78. Стойкий – durnuklyly; çydamlyly; gaýymly
79. Страх – gorky; wehim
80. Стыд – ejap; utanç; haýa
81. Терморегуляция – termoregulýasiýa
82. Тоска – gaýgy; gam; gussa; gaýgy-gam
83. Тревога – gorky; howsala; ynjalyksyzlyk
84. Тревожность – howsalalylyk; howplulyk; ynjalyksyzlyk
85. Удовольствие – maza; lezzet; hezillik; sapa
86. Унижение – kemsitme; kiçeltme; abraýdan düşürme; kemsinme; kiçelme; mertebäňi kiçeltme
87. Уныние – gam; gaýgy; hasrat; sustupeslik; ýürek gysma; tukatlyk
88. Хаотичный – bulam-bujar; tertipsiz; garym-gatym; bulaşyk; garjaşyk
89. Химизм – himizm
90. Целенаправленный – maksatly; belli maksada gönükdirilen
91. Циркадианный (суточный) – (gije-gündiz; sutka; gije-gündizlik; sutkalyk)
92. Эмоция – emosiýa; duýgy; joşgun
93. Энергетический – energetiki; energiýa

1. Сон и бодрствование. Сновидения

Чередование сна и бодрствования является одним из проявлений внутренних циркадианных (суточных) биоритмов. Состояние бодрствования у здорового человека характеризуется активным взаимодействием с окружающей средой, наличием всех видов чувствительности, высокого тонуса мышц, способности совершать движения, сохранением сознания и активности головного мозга. Термин «бодрствование» был впервые применен в 1923 г. Х. Хедом для обозначения функционального состояния нервных центров (особенно коры больших полушарий), управляющих поведенческими реакциями организма.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Для состояния бодрствования необходим определенный уровень активности коры больших полушарий, сенсорных зон, таламуса и ретикулярной формации. Активность нейронов ретикулярной формации поддерживается импульсами, поступающими от рецепторов сенсорных систем. Если у экспериментального животного перерезать ствол мозга выше моста, то оно из состояния бодрствования переходит в состояние, подобное сну.

При бодрствовании поток афферентных импульсов от органов чувств активирует ретикулярную формацию ствола мозга, что оказывает восходящее активирующее влияние практически на всю кору больших полушарий. При этом нейроны лобных долей коры возбуждаются и оказывают нисходящие тормозные влияния на центры сна, находящиеся в гипоталамусе (центр сна Гесса). В результате устраняется блокирующее влияние центров сна гипоталамуса на ретикулярную формацию.

Поддерживают активность мозга и бодрствующее состояние нейрогормоны и медиаторы, образующиеся в структурах ствола мозга. Так, активация холинергических и норадренергических нейронов сопровождается реакцией мгновенного пробуждения и повышением активности головного мозга. Наоборот, повышение активности серотонинергических нейронов приводит к переходу от состояния бодрствования ко сну.

В состоянии сна связь организма с внешним миром значительно ослабляется, хотя полностью не исчезает. В состоянии глубокого сна человек не реагирует на многие воздействия из окружающей среды. Однако он может проснуться под действием внешних раздражителей, которые имеют большое значение. Так, мать проснется, услышав плач своего ребенка, хотя может продолжать спать при более сильных посторонних звуках.

Сон характеризуется понижением мышечного тонуса, невозможностью поддержания деятельной позы, резким снижением функционирования органов чувств и выключением сознания человека. Затормаживаются условные и ослабляются безусловные рефлексы. Во время сна возрастает влияние парасимпатического отдела вегетативной нервной системы: снижается частота и глубина дыхания, сила и частота сокращений сердца, температура тела, артериальное давление и др.

Самым старым и простым способом оценки глубины сна является пороговая сила раздражения, которую необходимо применить для пробуждения человека. В настоящее время глубину сна оценивают на основании электроэнцефалографических показателей. Обнаружены две основные фазы сна, отличающиеся ритмами ЭЭГ и другими показателями.

Переход от бодрствования ко сну начинается первой фазой – медленноволнового (медленного, синхронизированного) сна. Характерный для бодрствования β-ритм на ЭЭГ сменяется α-ритом состояния покоя. Затем человек погружается в дремоту и α-волны начинают складываться в харак-

БрГУ имени А.С. Пушкина

терные «сонные веретена». Спустя какое-то время «сонные веретена» сменяются высокоамплитудными медленными тета-волнами, свидетельствующими о наступлении легкого сна. Частота сердечных сокращений и частота дыхания снижаются и они становятся равномерными. Понижаются кровяное давление и температура тела. Разбудить человека в эту фазу затруднительно.

Затем тета-волны сменяются на ЭЭГ фазой высокоамплитудных сверхмедленных дельта-волн, свидетельствующих о наступлении периода глубокого сна. Частота пульса, кровяное давление и температура тела в это время самые низкие.

В фазу медленноволнового сна при резком снижении поступления импульсов от органов чувств снижаются активирующие влияния ретикулярной формации на кору больших полушарий. Активность лобных областей коры снижается и устраняются их тормозное влияние на нейроны центра сна в гипоталамусе (центр сна Гесса). Нейроны центра Гесса становятся более активными и в большей степени начинают тормозить ретикулярную формацию.

После засыпания фаза медленноволнового сна продолжается примерно 60–90 минут. Затем она сменяется появлением на ЭЭГ высокочастотных низкоамплитудных колебаний, схожих с регистрируемыми в стадию бодрствования. Однако человек продолжает глубоко спать. Поэтому эта вторая фаза получила название быстроволнового, или парадоксального, сна.

В парадоксальную фазу тонус периферических мышц сильно снижен, но могут появляться короткие подергивания лицевых мышц и кончиков пальцев, наблюдаются повышение артериального давления, учащение пульса, неравномерное дыхание. В эту фазу под закрытыми веками происходят быстрые движения глаз, которые настолько характерны, что парадоксальный сон получил также название сна с быстрыми движениями глаз (БДГ-сна).

Продолжительность БДГ-сна при первом появлении составляет примерно 6–10 мин, а к концу ночи может увеличиться до 20–30 минут. На протяжении ночи медленноволновой сон чередуется с быстроволновым 6–7 раз. Продолжительность быстроволнового сна с возрастом уменьшается.

Предполагается, что в фазу парадоксального сна центры в гипоталамусе, связанные с лимбической системой, оказывают восходящие активирующие влияния на кору больших полушарий. При этом блокируются влияния ретикулярной формации ствола мозга на кору. Многочисленными экспериментами на животных доказано, что сон возникает при устранении восходящих активирующих влияний ретикулярной формации на кору больших полушарий.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Кроме теорий, объясняющих механизмы сна корково-подкорковыми взаимоотношениями различных структур ЦНС (центральные теории сна), важную роль в возникновении сна играют гуморальные и сенсорные механизмы. Установлено, что нейроны центров сна секретируют олигопептиды, в частности дельта-пептид сна, который определяет продолжительность фазы медленноволнового сна. Пептид глутатион увеличивает продолжительность парадоксальной фазы сна. Поддерживает сон также медиатор серотонин.

Больные, у которых отсутствуют почти все виды чувствительности, пребывают постоянно в состоянии сна. Они просыпаются только в том случае, когда воздействие наносится на участок тела, сохранивший чувствительность. И.П. Павлов считал, что существует два вида сна: пассивный и активный. Пассивный сон возникает, когда практически исчезает поступление чувственной сигнализации в мозг, что наблюдается у указанных больных. Активный же сон развивается в результате процессов внутреннего торможения в головном мозге.

Для сна характерны значительные возрастные различия в продолжительности и структуре. Взрослые в среднем спят 7–8 часов в сутки. Некоторым людям для сохранения нормальной работоспособности достаточно двухчасового сна в сутки. Отсутствие сна в течение 3–5 суток приводит к повышению утомляемости и снижению скорости психических реакций. Лишение сна более 7 суток может привести к смерти.

В фазе быстроволнового сна человек видит сновидения и при просыпании в эту фазу может рассказать их содержание. Сновидение – это субъективное восприятие зрительных, слуховых и других образов, возникающих в сознании спящего человека и, возможно, у некоторых млекопитающих животных. Если человек проснулся в фазу медленноволнового сна, то сновидения не помнит. Новейшие исследования доказывают, что короткие и не такие эмоциональные сновидения возникают также и во время медленного сна.

Сновидения представляют собой связанные или чаще разбросанные, иногда фантастические фрагменты событий, которые спящий человек видит как фильм, очень часто с его непосредственным участием. Сновидения могут вызываться несколькими причинами:

– текущими внешними раздражениями органов чувств спящего человека, которые не приводят к пробуждению, но частично воспринимаются (например, шум дождя за окном, может вызвать сновидение о море);

– субъективной внутренней стимуляцией определенных зон головного мозга вследствие какой-то напряженной работы (например, Д.И. Менделееву приснилась периодическая система химических элементов);

УГ имени А.С. Пушкина

– внутренними физическими раздражениями (болезни, недуги хроническое переутомление);

– психическими источниками раздражения (унижения, оскорбления, любовь, ревность и др.).

2. Нейрофизиологические механизмы эмоций. Теории эмоций

Эмоции (от лат. *emoveo* – потрясать, волновать) – это ярко выраженные переживания организма в виде удовольствия или неудовольствия. В качестве внутренних раздражителей выступают патологические процессы (заболевания внутренних органов), переполнение внутренних полых органов (желудка, мочевого пузыря, кишечника). Внешние раздражители – это неприятные или, напротив, приятные ситуации, болевые воздействия и т.д.

По интенсивности и длительности эмоции классифицируют на аффекты, собственно эмоции и настроения. Кроме того, часто выделяют еще так называемые предметные чувства.

Аффекты – это сильные и относительно кратковременные эмоциональные переживания, сопровождающиеся резко выраженными двигательными и висцеральными проявлениями. У человека аффекты могут вызываться как биологическими (сильная боль и др.), так и социальными (отрицательная оценка и т.п.) факторами. Характерной особенностью аффектов является то, что они возникают на уже фактически наступившую ситуацию.

Собственно эмоции наблюдаются у человека более длительное время, чем аффекты, и иногда лишь слабо проявляются во внешнем поведении. Они выражают оценку человека к складывающейся или возможной ситуации, поэтому способны в отличие от аффектов предвосхищать ситуации и события, которые реально еще не наступили. Собственно эмоции возникают на основе представлений о пережитых или воображаемых ситуациях.

Выделяют положительные и отрицательные эмоции. Положительные эмоции обычно сопровождаются повышением деятельности организма. К положительным эмоциям человек обычно стремится, а от отрицательных эмоций старается избавиться. Выделяют следующие основные положительные эмоции: радость, удовольствие, наслаждение, чувство гордости, удовлетворении и др. К отрицательным относятся эмоции ненависти, голода, горя, отвращения, гнева, страха, вины, стыда и пр.

Настроение не имеет специфического целевого объекта, как аффекты и собственно эмоции. Оно также не имеет каких-либо специфических реакций. Субъективные переживания, связанные с настроением, по сравнению с эмоциями менее интенсивны. Человек часто не осознает, что находимся под впечатлением определенного настроения.

Одно и тоже явление одновременно может вызывать как собственно эмоцию, так и настроение, которые могут сосуществовать, влияя друг на друга. Однако эмоциональная реакция может развиваться во времени стремительно, а созданное ею настроение может сохраняться часами, днями и неделями.

Предметные чувства возникают, как специфическое обобщение эмоций и связаны с представлением или идеей о некотором конкретном или отвлеченном объекте (например, чувство любви к человеку, к Родине, чувство ненависти к врагу и т.д.). Предметные чувства по существу являются устойчивыми во времени эмоциональными отношениями.

Основными структурами, ответственными за проявления эмоциональных реакций, являются лимбическая система, височные доли коры больших полушарий, гипоталамус. К корковым областям лимбической системы относятся гиппокамп (аммонов рог), парагиппокампова извилина, поясная извилина и филогенетически старая структура обонятельного мозга (обонятельные луковицы, обонятельные бугорки и области коры, расположенные над миндалиной). К подкорковым структурам в лимбической системе относятся миндалевидное тело (миндалина, амигдала), перегородка и переднее таламическое ядро.

В составе эмоции принято выделять собственно эмоциональное переживание и его соматическое и висцеральное выражение. Возможность их появления независимо друг от друга указывает на относительную самостоятельность их механизмов.

Удаление отдельных структур лимбической системы в эксперименте у животных ведет к изменению характера их поведения. Так, при удалении височных областей коры, а также гиппокампа и миндалевидной области, у обезьян развивается нарушение, получившее название синдрома Клювера – Бьюси. У таких обезьян нарушается нормальная пищевая деятельность. Животные без конца обследуют предметы, находящиеся перед ними, и притом все время берут их в рот и часто поедают несъедобное.

В кору больших полушарий эмоциональное возбуждение из лимбических структур поступает генерализованно и всегда отражается на деятельности почти всех нейронов коры. Лимбическая система сообщается с новой корой в области лобной и височной долей. Височные области отвечают главным образом за передачу информации от зрительной, слуховой и сомато-сенсорной коры к миндалине и гиппокампу.

Электрическая стимуляция миндалины у пациентов вызывает эмоции страха, гнева, ярости и редко удовольствия. Ярость и страх возникают при раздражении различных отделов миндалины. Опыты с двусторонним удалением миндалины и височных долей коры свидетельствуют о снижении агрессивности животного. Влияние миндалины на агрессивность по-

ведения убедительно продемонстрировано К. Прибрамом в опытах на обезьянах в колонии макак-резусов. После двустороннего удаления миндалины у вожака стаи, который отличался властностью и занимал высшую ступень зоосоциальной иерархии, он потерял агрессивность и переместился на самую низшую ступень зоосоциальной лестницы. Его место занял наиболее агрессивный самец, который до операции был вторым в иерархии. Прежний лидер превратился в покорное, испуганное существо.

Миндалина получает обширную информацию о внешнем мире. Ее нейроны реагируют на световое, звуковое и кожное раздражение. Через миндалину приводятся к запуску те эмоциональные поведенческие реакции, которые в прошлом оказались полезными в аналогичных условиях. При этом миндалина оказывает активирующее или ингибирующее влияние на соответствующие структуры гипоталамуса.

Стимуляция электрическим током с помощью вживленных электродов практически всей лимбической системы, лобных долей коры, латеральных областей гипоталамуса и некоторых других структур вызывает положительные эмоции и желание подкрепления, т.е. продолжать раздражение. Существуют также области мозга, раздражение которых приводит к реакции избегания, т.е. к нежеланию продолжать раздражение (отрицательное подкрепление). Таких областей значительно меньше; они располагаются в некоторых отделах промежуточного мозга и среднего мозга. Области положительного и отрицательного подкрепления частично перекрываются. Области, раздражение которых приводит к подкреплению или избеганию, получили название «центров» удовольствия (приближения, вознаграждения) и неудовольствия (избегания, наказания). Существование подобных центров подтверждает гипотезу о возникновении положительных и отрицательных эмоций при возбуждении определенных структур головного мозга.

Результаты опытов с самораздражением, полученные в исследованиях на животных, применимы также к человеку. Когда больному во время нейрохирургической операции дают возможность раздражать собственный мозг, то при этом раздражении могут возникать приятные или неприятные ощущения. Больные описывают эти ощущения как удовлетворение, радость, покой и комфорт или, напротив, как уныние, беспокойство, тревогу или страх.

У людей довольно часто встречаются различные психические расстройства. Примерно 1 % всего населения земного шара страдает шизофренией, а у 15–30 % в тот или иной период жизни наблюдаются различные формы депрессии. Возможно, что все эти патологические состояния связаны с нарушениями деятельности высших нервных центров и главным образом лимбической системы.

Удаление височных долей вызывает устранение страха и агрессии. Полагают, что поясная извилина является главным координатором различных систем мозга, вовлекаемых в формирование эмоций. Согласно современным данным, поясная извилина имеет двусторонние связи со многими подкорковыми структурами (перегородкой, верхними буграми четверохолмия, голубым пятном и др.), а также с различными областями коры в лобных, теменных и височных долях.

У «правополушарных» людей преобладают отрицательные эмоции, а у «левополушарных» – положительные. Люди с поражением правого полушария эмоционально благодушны, а с поражением левого – тревожны, озабочены. Считают, что правое полушарие быстрее опознает эмоционально выразительные лица независимо от качества эмоции. Распознавание мимики в большей степени связано с функцией правого полушария. Повреждение височной доли, особенно справа, нарушает опознание эмоциональной интонации речи. При выключении левого полушария независимо от характера эмоции улучшается распознавание эмоциональной окраски голоса. Экспрессивные реакции эмоций – мимика, движения глаз также связывают с функцией правого полушария, т.е. правое полушарие более «эмоционально». Для лиц с доминантным правым полушарием характерна повышенная тревожность, нейротизм. Преобладание функций левого полушария, определяемого по группе двигательных, зрительных и слуховых методик, сочетается с низкими значениями тревожности.

Состояние организма во время эмоций сопровождается значительными изменениями функций внутренних органов и систем организма, могут возникать двигательные реакции. Эмоции вовлекают в усиленную деятельность лишь те системы организма, которые обеспечивают лучшее взаимодействие его с окружающей средой.

Характер внешних (поведенческих, экзогенных) реакций или изменение интенсивности деятельности внутренних органов зависит от ситуации, вызвавшей эмоцию. Например, отрицательная эмоция обычно сопровождается возбуждением ЦНС, выбросом в кровь катехоламинов, ведущих к активации (мобилизации) ряда систем организма – усилению деятельности сердечно-сосудистой системы, дыхания, повышению тонуса мышц, двигательной активности. Деятельность желудочно-кишечного тракта при этом, как правило, угнетается. Повышенный мышечный тонус рассматривают как показатель отрицательного эмоционального состояния, тревоги. Тоническая реакция генерализована, захватывает все мышцы и тем затрудняет выполнение движений. В конечном счете, она ведет к тремору и хаотичным, неуправляемым движениям.

Внешние проявления эмоций, которые могут быть подавлены усилием воли (мимика, речь, слезоотделение, движения тела), относят к произ-

вольным периферическим компонентам. Внутренние проявления (работа сердца, пищеварительного тракта, просвет кровеносных сосудов, потоотделение) произвольно не регулируются, и их относят к непроизвольным периферическим компонентам эмоций.

Эмоциональные состояния человека находят отражение в изменении соотношения основных ритмов ЭЭГ: α, β, δ, θ. Изменения ЭЭГ, характерные для эмоций, наиболее отчетливо возникают в лобных областях. По некоторым данным, у лиц с доминированием положительных эмоций регистрируются α-ритм и медленные составляющие ЭЭГ, а у лиц с преобладанием гнева – β-активность.

В первых же опытах, имевших своей целью поиск нервных образований, ответственных за положительные эмоции, было обнаружено, что эти участки мозга почти полностью совпадают с зонами катехоламинергических нейронов. Совпадение областей «вознаграждения» и расположения катехоламинергических нейронов свидетельствует о том, что катехоламинергические системы либо сами по себе являются зонами, отвечающими за положительное подкрепление, либо синаптически связаны с этими зонами.

Считается, что качество эмоций и их интенсивность определяются взаимоотношением медиаторов и пептидов. Так, с ростом концентрации серотонина в мозге настроение у человека улучшается, его истощение вызывает состояние депрессии и тревоги. Положительный эффект электрошоковой терапии, в 80 % случаев устраняющей депрессию у пациентов, связан с усилением синтеза и увеличением содержания норадреналина в мозге. Вещества, которые улучшают настроение, повышают концентрацию норадреналина и дофамина в нервных окончаниях.

Дефицит норадреналина ведет к депрессии и состоянию тоски. Нарушения в функционировании холинергической системы ведут к психозу с преимущественным поражением интеллектуальных (информационных) процессов. Предполагается, что холинергическая система преимущественно обеспечивает информационные компоненты поведения.

Обнаружено, что у агрессивных мышей более низкий уровень содержания серотонина в гипоталамусе, миндалине и в гиппокампе по сравнению с неагрессивными. У прирученных животных серотонина в мозге больше, чем у диких.

Эмоции имеют большое значение для организма, мобилизуют его физические и интеллектуальные ресурсы. Положительные эмоции способствуют сосредоточению внимания, обостряют мыслительную деятельность и чувствительность анализаторов, облегчают запоминание большего объема информации и на более длительный срок, повышают спортивные достижения и т.п. Положительные эмоции оказывают благотворное влияние на состояние здоровья человека. Н.И. Пирогов заметил, что солдаты по-

беждающей армии выздоравливают быстрее, а И.П. Павлов отмечал, что положительная эмоция делает человека здоровым, отрицательная разрушает организм.

Английский врач XVII в. Т. Сиденгейм считал, что «прибытие в город паяца для здоровья жителей важнее, чем 10 мулов, нагруженных лекарствами». Однако врач должен помнить, что для здоровья человека опасны сильные отрицательные эмоции (тоска, страх, гнев и др.), особенно при частых повторениях или довольно большой продолжительности.

Для предупреждения отрицательных последствий эмоционального стресса большое значение имеют интенсивные физические упражнения (езда на велосипеде, гребля, бег, плавание и др.). Такое же антистрессорное значение имеет любая деятельность, вызывающая положительные эмоции (любимая работа, увлечение), которые разрушают отрицательные эмоциональные возбуждения и препятствуют их суммации.

Большое значение придается не подавлению отрицательных эмоций, а умению не позволять им возникнуть в определенной обстановке. Отрицательные эмоции часто демобилизуют организм.

Положительные эмоции, наоборот, мобилизуют организм на достижение поставленной цели. Выделяют и ряд других функций эмоции, в частности отражательную (оценочную) функцию, например оценка ситуации. Однако оценивает ситуацию не эмоция, а организм. Эмоция же в данном случае мобилизует организм, т.е. она выполняет мобилизующую роль. Отмечают также подкрепляющую функцию эмоций (лучшее запоминание информации в состоянии эмоционального возбуждения и др.). Однако и в этом случае эмоция выполняет мобилизующую роль.

Эмоции играют и коммуникативную роль, которая реализуется с помощью мимических и пантомимических движений, позволяющих человеку передавать свои переживания другим людям, сообщать им о своем отношении к объектам и явлениям.

Существуют несколько теорий, раскрывающих возникновение и значение эмоций.

1. Биологическая теория эмоций (П.К. Анохин). В основу этой теории эмоций положена концепция функциональной системы: эмоция связана с появлением потребности, которая может сопровождаться отрицательной эмоцией и устранением ее, в результате чего возникает положительная эмоция. Эмоциональные ощущения стимулируют организм к активному поведению по удовлетворению разнообразных потребностей. Эмоции возникли в процессе эволюции как быстрый способ оценки метаболических потребностей организма. Эмоции хорошо заметны у позвоночных животных, ярко проявляются у млекопитающих и наибольшего расцвета достигли у человека.

2. Теория подкорковых центров. При раздражении с помощью вживленных электродов таламуса и гипоталамуса у кошек наблюдаются пищевые, оборонительные и другие эмоциональные реакции без видимой на то причины (ложные реакции).

4. Потребностно-информационная теория эмоций (П.В. Симонов). Эмоции есть отражение мозгом человека и высших животных качества и величины актуальной потребности и вероятности ее удовлетворения. Эту вероятность субъект непроизвольно оценивает на основе врожденного или ранее приобретенного индивидуального опыта. Эмоции являются компенсаторным механизмом, восполняющим дефицит информации, необходимой для удовлетворения потребности. Например, ярость компенсирует недостаток сведений, необходимых для организации борьбы; страх возникает при дефиците информации, требуемой для защиты.

5. Корковая теория эмоций. После удаления у животных коры больших полушарий эмоциональные агрессивные реакции на внешние раздражители усиливаются, но существенно изменяются. Например, собаки после удаления коры не узнают своего хозяина и реагируют на него агрессивной эмоциональной реакцией.

3. Целенаправленное поведение. Теория функциональных систем П.К. Анохина

Целенаправленным поведением называют активные реакции организма в ответ на воздействие разнообразных факторов среды, которые направлены на реализацию конкретной задачи. Потребности организма лежат в основе формирования цели и построения программы поведения. Различают потребности первого рода (первичные потребности) и потребности второго рода.

Первичные потребности являются общими для человека и животных. Это потребности в пище, воде, воздухе, в избегании боли, в продолжении рода и др. Потребности первого рода в большинстве случаев имеют энергетическую природу и снимаются после их удовлетворения. Их относят к материальным потребностям человека.

Потребности второго рода заключаются в получении новой информации, интеллектуальным освоением неизвестного, удовлетворении культурных и эстетических запросов. Они являются духовными потребностями человека. При удовлетворении духовные потребности человека не исчезают, а иногда даже усиливаются.

Возникновение биологических потребностей человека и животных связано с первоначальными сдвигами химизма внутренней среды организма. Гуморальные и нервные изменения, развивающиеся при изменении внутренней среды, вызывают, прежде всего, возбуждение центров гипота-

ламуса. Гипоталамическим нейронам характерна избирательная чувствительность к малейшим колебаниям показателей гомеостаза.

Целенаправленное поведение организма для удовлетворения возникшей потребности не может быть организовано только гипоталамическими центрами. Центры гипоталамуса имеют обширные связи с ретикулярной формацией ствола мозга и лимбической системой, через которые в мотивационные реакции включаются корково-подкорковые структуры.

Кора больших полушарий, включаясь в мотивационное возбуждение, осуществляет активную переработку поступающей информации для прогноза будущей деятельности, для определения степени вероятности достижения цели и организует целенаправленное поведение. Животное с удаленными полушариями, будучи голодным, не отправляется на поиски пищи и потребляет ее только в том случае, когда она вкладывается ему непосредственно в рот. Но такие животные отчетливо проявляют чувство голода и насыщения. В голодном состоянии они возбуждены и беспокойны, а при насыщении – успокаиваются.

Согласно современным представлениям, в организации целенаправленного поведения участвуют практически все области коры больших полушарий. Потребность вызывает мотивационное возбуждение в лобной коре, которое служит первым толчком к поиску средств удовлетворения этой потребности. Ассоциативные зоны височной, теменной и затылочной областей коры обеспечивают мобилизацию ранее накопленного опыта, на базе которого в лобной коре формируется программа действий. Сопоставление этой программы с реальным ходом ее осуществления производится структурами лобной коры. Таким образом, в сложном процессе формирования функциональной системы и регуляции целенаправленного поведения лобные доли совмещают инициирующую, программирующую и контролирующую функции.

Активное целенаправленное поведение человека и животных обеспечивается деятельностью специальных функциональных систем.

П.К. Анохин первый обратил внимание на то, что системы в живом организме не просто анатомически соединяют входящие в них отдельные элементы, но и объединяют их для осуществления отдельных жизненно важных функций организма. Осуществление любого психического или физиологического процесса связано с образованием в организме функциональных систем, обеспечивающих достижение нужных результатов и обусловливающих целенаправленное поведение.

Под *функциональной системой* П.К. Анохин понимал временное саморегулирующееся объединение рецепторов, различных мозговых структур и исполнительных органов, взаимодействующих совместно с целью достижения приспособительных полезных для организма результатов.

ГУ имени А.С. Пушкина

В отличие от традиционных анатомо-физиологических систем, которые состоят из определенного постоянного набора органов, функциональные системы производят избирательное объединение различных органов в разных комбинациях из разных анатомических систем для достижения полезных для организма приспособительных результатов. Один и тот же орган, включенный в разные функциональные системы, может выполнять различные функции.

Функциональная система целостного поведенческого акта (рис. 77) включает в себя следующие механизмы: 1) афферентный синтез; 2) принятие решения; 3) акцептор результатов действия и эфферентная программа действия; 4) выполнение действия; 5) получение результатов действия и сравнение их на основе обратной афферентации с программой действия.

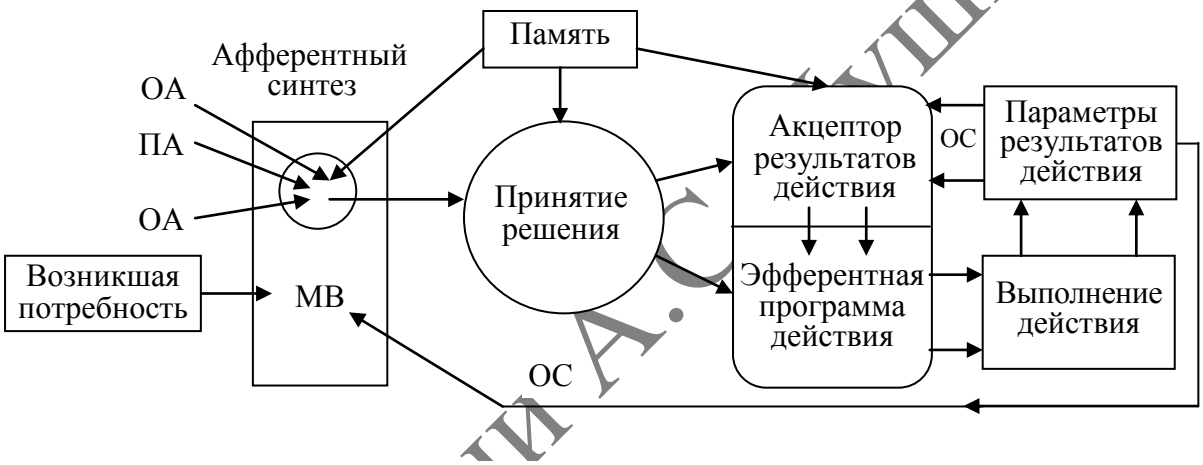

Рис. 77. Упрощенная схема поведенческого акта с основными механизмами функциональной системы:

ОА – обстановочная афферентация; ПА – пусковая афферентация; МВ – мотивационное возбуждение; ОС – обратные связи (обратная афферентация)

Стадия *афферентного синтеза* складывается из мотивационного возбуждения, обстановочной афферентации, использования аппарата памяти, пусковой афферентации.

Работа функциональной системы направлена на получение полезного приспособительного результата для удовлетворения возникшей биологической или социальной потребности. Вызвав активность в определенных структурах мозга, потребность приводит к возникновению мотивации. В организм постоянно поступает много разнообразной информации и одновременно может существовать несколько мотиваций. В каждый момент времени мотивация, в основе которой лежит наиболее важная потребность, становится доминирующей. Доминирующее *мотивационное возбуждение* определяет все последующие этапы мозговой деятельности по формированию поведенческих программ.

Для правильного программирования дальнейшего поведения рганизму необходимо оценить окружающую обстановку и свое положение в ней. Это достигается благодаря *обстановочной афферентации*, т.е. поступлению от рецепторов потока импульсов, несущих информацию об условиях, в которых предполагается осуществить поведенческий акт, направленный на удовлетворение возникшей потребности.

Обязательным компонентом, который неоднократно используется в функциональной системе, является нейрофизиологический аппарат *памяти.* Благодаря памяти, обстановочная афферентация сравнивается с теми условиями в прошлом, при которых была успешной деятельность, которую организму предстоит совершить.

Если окружающая обстановка и состояние организма благоприятствуют предполагаемому поведенческому акту, то информация, поступающая от рецепторов, становится пусковой (*пусковая афферентация*) для принятия решения о выполнении действий для удовлетворения потребности.

На основе афферентного синтеза осуществляется *принятие решения*. Извлекая из памяти информацию о собственном или чужом опыте по удовлетворению потребности в аналогичной обстановке, мозг выбирает один из многих способов для достижения поставленной цели. При этом избирательно возбуждаются нервные центры, которые обеспечивают осуществление выбранной поведенческой реакции. Деятельность нервных структур, мешающих выполнению данной реакции, тормозится.

Вслед за принятием решения формируется специальный аппарат прогнозирования будущих результатов – *акцептор результатов действия* и одновременно вырабатывается *эфферентная программа действия*. Акцептор результатов действия представляет собой нейронную модель предполагаемого результата, к которому должно привести данное действие. Предвидение будущих результатов происходит благодаря последовательному возбуждению корково-подкорковых структур мозга, которое опережает реальные события и возникает еще до поступления афферентных сигналов от рабочего органа (обратных связей) о выполнении действия. Информация о последовательности возбуждения нервных центров хранится, вероятно, в долговременной памяти.

Эфферентная программа действия представляет собой определенную последовательность набора нервных команд, поступающих на исполнительные органы – эффекторы. В каждом конкретном случае это могут быть различные комбинации органов из разных анатомических систем организма. Но они объединяются нервными и эндокринными связями и некоторое время функционируют взаимозависимо и совместно для достижения полезного приспособительного результата. Нередко разные функциональные

системы для достижения различных приспособительных результатов могут использовать одни и те же органы. Например, сердце является необходимым компонентом и в функциональной системе для поддержания постоянного уровня кровяного давления, и в функциональных системах по обеспечению газообмена, терморегуляции и др.

Благодаря акцептору результатов действия осуществляется быстрое включение согласно с эфферентной программой исполнительных органов функциональной системы и происходит выполнение действия.

Осуществление действия приводит к реальному результату, информация о котором с помощью *обратной афферентации* (обратных связей) поступает в акцептор действия, где сравнивается с запрограммированным результатом. Если полученный эффект соответствует запрограммированному, то человек испытывает положительные эмоции. Программа, приводящая к успешному выполнению поведенческого акта и полезному приспособительному результату, закрепляется в долгосрочной памяти, а сформировавшаяся функциональная система перестает существовать, т.к. произошло удовлетворение потребности и соответствующая мотивация перестает быть доминирующей.

При отсутствии ожидаемого результата возникают отрицательные эмоции и может произойти один из вариантов: 1) повторная попытка выполнения тех же рефлекторных реакций по той же программе; 2) при стойкой мотивации происходит перестройка программы действия, вносятся поправки в его выполнение; 3) при нестойкой мотивации отсутствие ожидаемого результата может привести к изменению самой мотивации или к ее исчезновению.

Таким образок, сложные поведенческие акты организма строятся не по типу раздражение рецептора – ответная реакция эффектора, а по принципу рефлекторных кольцевых взаимодействий, которые является одним из основных механизмов деятельности функциональных систем.

БрГУ

Вопросы для самоконтроля

1. Как отражается на ЭЭГ человека переход от состояния бодрствования ко сну?
2. Охарактеризуйте фазу быстроволнового сна.
3. Что такое сновидения и каковы их причины?
4. Как классифицируют эмоции?
5. Какие структуры нервной системы отвечают за проявление эмоций?
6. Какие различия в проявлении эмоций наблюдаются у людей при поражении левого или правого полушарий головного мозга?
7. Какова роль нейромедиаторов в проявлении эмоций?
8. Охарактеризуйте теории эмоций.

9. Что П.К. Анохин понимал под функциональной системой и в чем ее отличие от традиционных анатомо-физиологических систем?
10. Из чего складывается стадия афферентного синтеза в функциональной системе целостного поведенческого акта?
11. Что такое акцептор результатов действия и эфферентная программа действия?
12. Какое значение имеет обратная афферентация в функциональной системе для получения запрограммированного приспособительного результата?

БрГУ имени А.С. Пушкина

Лекция 17. Общая характеристика эндокринных желез. Гипофиз. Эпифиз. Щитовидная железа

План лекции:

1. Общая характеристика эндокринных желез и их гормонов.
2. Гипофиз. Гормоны передней, средней и задней долей гипофиза.
3. Эпифиз. Щитовидная железа.

Основные термины на туркменском языке

1. Антидепрессант (средство против депрессии) – (depressiýa garşy serişde)
2. Апатичный – sust; keýpsiz; perwaýsyz; parhsyz
3. Аффективный – göçgünli; joşgunly
4. Базедова болезнь – bazedow keseli
5. Беременность – göwrelilik; hamylalyk
6. Бесплодие – aýalyň çaga dogurmazlygy hasylsyzlyk; ekin bitmezlik
7. Беспокойство – ynjalyksyzlyk; birahatlyk; galdawlyk
8. Бессонница – ukusyzlyk; uklap bilmezlik
9. Верхний придаток мозга – beýni ýokarky goşmaça berilýän zat
10. Внутрисекреторный – sekretor içindäki
11. Внешнесекреторный – sekretor daşky
12. Воронка – guýguç
13. Вырост – ösüntgi; çiş
14. Гигантизм – gigantizm
15. Голосовые связки – owaz perdeleri
16. Депрессивное состояние – depressiw ýagdaý durgunlyk; pese düşmeklik
17. Депрессия – depressiýa
18. Дистантный (находиться на расстоянии) – (esli aralykda bolmak)
19. Диурез (образование мочи) – (peşew emele gelme)
20. Железы внутренней секреции – içki sekresiýa mäzleri
21. Зоб – alkym çişme
22. Зуд – gijilewük; giji; gijeme
23. Импотенция – impotensiýa; töklük ýagdaýy
24. Информационная РНК – informasion RNK
25. Карлик – göýdük, ownuk
26. Клетка-мишень – kletka-nyşana
27. Клубочковая зона – ýumak zonasy
28. Комплексный – kompleks; kompleksleýin
29. Крапивница – iteşen
30. Кретин – kretin; kemakyl
31. Кретинизм – kretinizm; kemakyllyk
32. Крыша – üçek; üsti

БГУ имени А.С. Пушкина

33. Лактация – laktasiýa; süýt iniş
34. Лимфатический капилляр – limfatik kapillýar
35. Линька – tüýleme; tüý täzeleme; tüý düşürme; ýelek dökme
36. Медлительность – haýallyk; ýuwaşlyk; assa hereket edijilik
37. Межклеточное вещество – dokuma öýjükleriniň arasyndaky madda
38. Менструальный цикл – aýbaşy sikl
39. Миграция – migrasiýa
40. Мозговое вещество – ýilikli madda
41. Мочеизнурение (диабет) – (diabet; süýjikesel)
42. Навязчивость – ilgeziklik; ýüregedüşgünçlik; irizegenlik; irizijilik
43. Нейросекреторный – neýrosekretor
44. Необратимый – tersine özgermeýän; tersine öwrüp bolmaýan; tersine ösmeýän
45. Непоседливость – galdawlyk; galjaňlyk
46. Нервозность – gaharjaňlyk; gyzmalyk; girriklik; ganygyzgynlyk
47. Несдержанность – sabyrsyzlyk; saklanyp bilmezlik; çydam edip bilmezlik
48. Нижний придаток мозга – beýni aşaky goşmaça berilýän zat
49. Обратная связь – gaýdyş baglanyşygy
50. Одутловатый – ýellenip duran; çişgin; pökgeren; çişen
51. Ожирение – semizlik; ýag almaklyk; ýognama
52. Окислительный процесс – okislenme prosesi
53. Опухоль – çiş; çişgin
54. Отечный – çişen; pökgeren
55. Перешеек – gury ýer zolagy
56. Пигмент – pigment; tegmil
57. Пигментация – pigmentasiýa; tegmillenme
58. Полураспад (распад половины вещества) – ýarsy madda bölünme
59. Потливость – derleklik
60. Потоотделение (отделение пота) – (der bölünme)
61. Превращение – öwürme; üýtgetme; dönderme; öwrülme; dönme; üýtgeme;
62. Предстательная железа – peşew mäzi
63. Преобразователь – özgerdiji; üýtgediji; täze görnüşe getiriji
64. Прослойка – ýukajyk gatlak
65. Пучеглазие – petre gözlülik; peträp duran gözlülik
66. Пучковая зона – üýşmejik zonasy
67. Радиоактивное облучение – radioaktiw şöhlä tutma
68. Раздражительность – gaharjaňlyk; gyzmalyk; ganygyzgynlyk; gyjynyjylyk
69. Резервирование – rezerwde saklama; ätiýaçdan saklama
70. Семенник – tohumlyk
71. Сердцебиение – ýürek urmasy; ýürek tarsyldamasy
72. Сетчатая зона – gözenek zonasy

БДГУ имени А.С. Пушкина

73. Синергизм (одинаковое действие) – (deň derejeli hereket)
74. Слабоумие – kemakyllylyk; huşsuzlyk
75. Слизистая оболочка – nemli barda
76. Слизистый отёк – nemli çiş
77. Смертность – ölüş derejesi; ölüm sany
78. Смешанная секреция – garyşyk sekresiýa
79. Соединительная ткань – birleşdirýän dokuma
80. Сонливость – ukuçyllyk; ýataganlyk; ukyň gelijilik
81. Сосание – sorma; emme
82. Специфический – spesifik; bolan; mahsus bolan öwrüliş
83. Спячка – ukudalyk
84. Судорога – damar çekme
85. Тканевой гормон (гормон местного действия) – (ýerli hereket gormon)
86. Тонкая кишка – inçe içege
87. Угнетенное настроение – keýpsizlik
88. Умственная отсталость – akyl taýdan galaklyk
89. Унылый – gamgyn; gaýgyly; tukat; sustupes
90. Успеваемость – ýetişik
91. Фолликул – follikul
92. Хрящевая ткань – kekerdewük dokumasy
93. Чрезвычайный – adatdan daşary; çakdanaşa; juda; örän
94. Чрезмерный – hetdenaşa; çenden çykma; ölçegsiz
95. Щитовидная железа – galkan görnüşln mäz
96. Экзокринная железа (железа внешней секреции) – (daşky sekresiýa mäz)
97. Эндокринные железы – endokrin mäzleri
98. Эффекторный (действует непосредственно на орган-мишень) – (organ-nyşana gös-göni hereket)
99. Яичник – ýumurtgalyk

ГУ имени А.С. Пушкина

1. Общая характеристика эндокринных желез и их гормонов

Специальные органы организма, выделяющие в кровь, лимфу или цереброспинальную жидкость высокоактивные биологические вещества, называются *эндокринными железами* или железами внутренней секреции, а выделяемые ими вещества называются *гормонами.*

Термин «гормон», что в переводе с греческого означает «привожу в движение», «возбуждаю», был введен в начале XX века английскими учеными В.Бейлисом и Е.Старлингом. Термин «эндокринный» в переводе с греческого означает «внутрь отделяю». Эндокринные железы не имеют выводных протоков и выделяют гормоны во внутреннюю среду организма, вследствие чего они получили второе название – железы внутренней секреции. Их клетки густо оплетены сетью кровеносных и лимфатических ка-

пилляров, в которые гормоны поступают путем диффузии через клеточные мембраны. Эта особенность принципиально отличает эндокринные железы от экзокринных (желез внешней секреции), выделяющих свои секреты на поверхность тела или в полость других органов по выводным протокам.

По расстоянию от клетки, секретирующей гормон, до клетки-мишени различают эндокринный, паракринный и аутокринный варианты регуляции. При эндокринной, или дистантной, регуляции гормон выделяется в жидкие среды организма, которые переносят его к клеткам-мишеням, находящимся в организме на достаточно большом расстоянии.

В случае паракринной регуляции гормонсекретирующая клетка и клетка-мишень расположены рядом. В клетку-мишень молекулы гормона проникают путем диффузии через межклеточное вещество.

При аутокринной регуляции клетка, вырабатывающая гормон, имеет рецепторы к этому же гормону, т.е. является одновременно и клеткой-мишенью. Например, Т-лимфоциты вырабатывают интерлейкины, имеющие мишенями разные клетки, в том числе и Т-лимфоциты.

Классификация эндокринных желез. Эндокринными железами у человека (рис. 78) являются: 1) гипофиз, или нижний придаток мозга; 2) эпифиз, или верхний придаток мозга, или шишковидная железа; 3) щитовидная железа; 4) околощитовидные, или паращитовидные железы; 5) вилочковая железа, или тимус, или зобная железа; 6) надпочечники. Поджелудочная железа и половые железы, или гонады (у мужчин – семенники, у женщин – яичники), помимо эндокринной выполняют еще и внешнесекреторную функцию. Поэтому поджелудочную железу и половые железы относят к *железам смешанной секреции*.

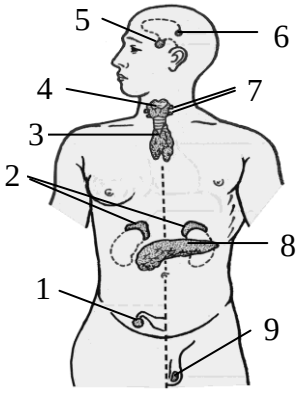

Рис. 78. Эндокринные железы:
1 – яичники; *2* надпочечники; *3* – тимус; *4* – щитовидная железа; *5* – гипофиз; *6* – эпифиз; *7* – паращитовидные железы; *8* – поджелудочная железа; *9* – семенники

Кроме указанных эндокринных желез, гормоны могут синтезироваться еще и другими органами и клетками организма (табл. 3). Гормоны, вырабатываемые нейронами головного и спинного мозга, получили название *нейрогормонов*. К ним относятся эндорфины и энкефалины, а также образующиеся в гипоталамусе либерины и статины. Секретируемые различными клетками биологически активные вещества, оказывающие регулирующее влияние непосредственно на окружающие клетки, получили название *тканевых гормонов* (гормонов местного действия). Тканевые гормоны могут достигать клеток путем диффузии, не попадая в кровоток.

Таблица 3

Некоторые биологически активные вещества, выполняющие функции гормонов

Вещество	Место синтеза	Физиологические эффекты
Секретин	Тонкая кишка	Тормозит моторику желудка; сокращает пилорический сфинктер; тормозит абсорбцию воды и натрия; стимулирует выделение пепсина желудком, усиливает действие холецистокинина
Вазоактивный интестинальный полипептид (ВИП)	Клетки кишечника	Расширяет кровеносные сосуды сердца, печени, легких и других внутренних органов, вызывает гипотонический эффект
Гастрин	G-клетки пищеварительного тракта	Стимулирует выделение пепсина и соляной кислоты; усиливает моторику желудка и 12-перстной кишки; сокращает желчный пузырь
Ангиотензин II	Гепатоциты	Сужает кровеносные сосуды; стимулирует выделение альдостерона; стимулирует питьевое и пищедобывательное поведение
Дельта-пептид сна	Нейроны ЦНС	Вызывает медленноволновой сон, обладает антистрессорным действием
Кинины	Некоторые клетки кишечника и головного мозга	Расширяют кровеносные сосуды желудочно-кишечного тракта, кожи и др; изменяют возбудимость проводящей системы сердца
Вещество Р	Нейроны ЦНС	Снижает психическую активность; задерживает развитие стресса; понижает болевую чувствительность; изменяет возбудимость афферентных нервов
Простагландины (A, B, F, E)	Печень, почки, легкие, предстательная железа	Изменяют болевую чувствительность, секрецию желудка, овуляцию; снижают возбудимость гладких мышц сосудов, бронхов, кишечника и т.д.
Эритропоэтины	Юкстагломерулярный аппарат почки	Стимулирует образование эритроцитов в красном костном мозге
Гистамин	В абсолютном большинстве тканей	Вызывает расширение артериол, венул, снижает кровяное давление; увеличивает проницаемость капилляров
Эндорфины	ЦНС	Регулируют восприимчивость ЦНС к боли; оказывают влияние на обучение и память
Энкефалины	ЦНС	Тормозят моторику желудка и тонкой кишки; стимулируют гладкую мускулатуру толстой кишки; обладают морфиноподобным действием

БрГУ имени А. С. Пушкина

Следует отметить, что способность образовывать и выделять во внутреннюю среду организма биологически активные вещества свойственна не только эндокринным железам и клеткам, но также многим другим органам и тканям. Так, большую физиологическую активность проявляют образующиеся в процессе обмена веществ угольная и молочная кислоты, мочевина, гистамин, простагландины, медиаторы и другие химические соединения.

Совокупность одиночных гормонпродуцирующих клеток (апудоцитов) называют диффузной эндокринной системой (АПУД-системой). Значительное число апудоцитов находится в слизистых оболочках различных органов и связанных с ними железах. Они особенно многочисленны в эпителиальной ткани слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта, воздухоносных путей, легких и других органов, а также в нервных центрах и эндокринных железах. Клетки диффузной эндокринной системы получают информацию из внешней и внутренней среды организма. В ответ на нее они реагируют выделением биогенных аминов и пептидных гормонов.

Секреторные продукты клеток диффузной эндокринной системы оказывают как местные (паракринные), так и дистантные эндокринные регулирующие влияния. Эффекты этих веществ очень разнообразны.

Некоторые вещества, например норадреналин, вырабатывается эндокринной железой – мозговым веществом надпочечников, а также выделяется из окончаний симпатических нервов. В первом случае его называют гормоном, а во втором – медиатором.

Классификация, функции и механизм действия гормонов. По химическому строению гормоны человека можно разделить на три основные группы: 1) *белки и пептиды:* 2) *производные аминокислот*; 3) *стероиды.* Биосинтез гормонов запрограммирован в генетическом аппарате специализированных эндокринных клеток.

По своему функциональному действию гормоны подразделяются на *эффекторные,* которые оказывают влияние непосредственно на орган-мишень, и *тропные,* основной функцией которых является регуляция синтеза и выделения эффекторных гормонов. Кроме того, нейронами гипоталамуса вырабатываются нейрогормоны, одни из которых – *либерины* – стимулируют секрецию гормонов передней долей гипофиза, а другие – *статины* – тормозят этот процесс.

Гормоны оказывают большое регулирующее влияние на различные функции организма. Выделяют три основные функции гормонов: 1) *регуляция обмена веществ,* в результате которой обеспечивается адаптация организма к условиям существования и поддерживается постоянство внутренней среды организма, или гомеостаз; 2) *обеспечение развития организ-*

А.С. Пушкина

ма, т.к. гормоны влияют на размножение организма, рост и дифференцировку клеток и тканей; 3) *коррекция физиологических процессов* в организме, т.е. гормоны могут вызвать, усилить или ослабить работу каких-то органов и осуществление физиологических реакций.

Действие гормонов на клетки осуществляется путем влияния на активность ферментов, на проницаемость клеточных мембран и на генетический аппарат клетки. Механизм действия стероидных гормонов отличается от механизма действия гормонов белково-пептидной и аминокислотной групп. Гормоны *белково-пептидной и аминокислотной групп* не проникают внутрь клетки, а присоединяются на ее поверхности к специфическим рецепторам клеточной мембраны (рис. 79). Рецепторы связывают фермент аденилатциклазу и она находится в неактивной форме. Гормон, действуя на рецептор, активизирует аденилатциклазу, которая из комплекса магний-АТФ катализирует образование циклического аденозинмонофосфата (цАМФ). Включаясь в сложную цепь реакций, цАМФ может вызывать изменение проницаемости мембран клеток, активизацию или угнетение определенных ферментов, синтез специфических белков, что и обусловливает конечный эффект действия гормона.

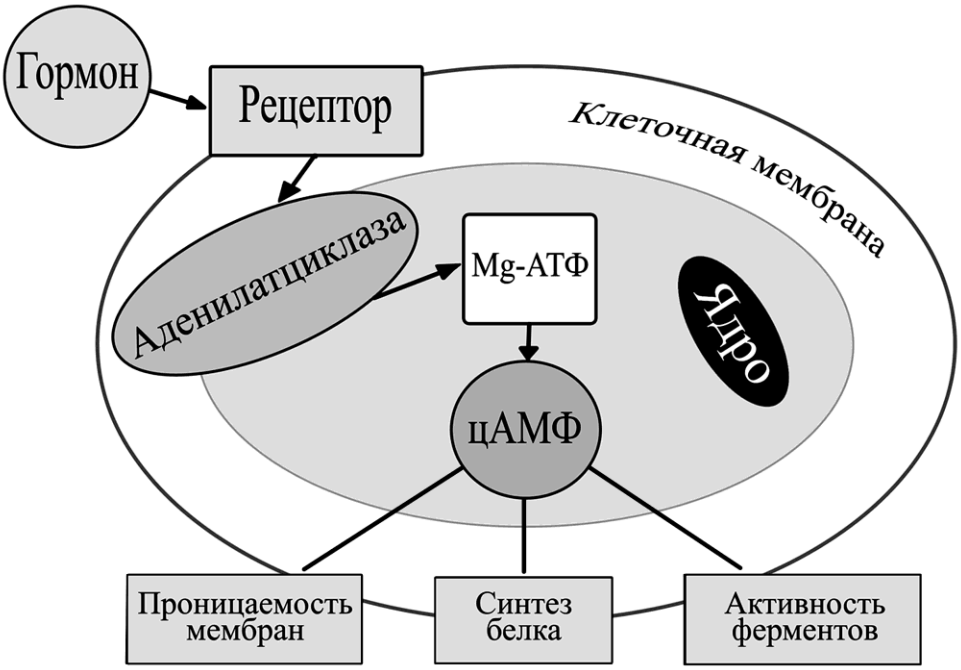

Рис. 79. Схема механизма действия гормонов белково-пептидной и аминокислотной групп

Стероидные гормоны имеют относительно небольшие размеры молекул и могут проникать через клеточную мембрану (рис. 80). В цитоплазме гормон взаимодействует со специфическим веществом, являющимся

для него рецептором. Гормон-рецепторный комплекс транспортируется в ядро клетки, где обратимо взаимодействует с ДНК. В результате этого взаимодействия активируются определенные гены, на которых образуется информационная РНК. Информационная РНК поступает в рибосому, где происходит синтез фермента.

Образовавшийся фермент катализирует определенные биохимические реакции, что влияет на физиологические функции клеток, тканей и органов. В связи с тем, что стероидные гормоны не активируют готовые ферменты, а вызывают синтез новых молекул ферментов, действие стероидных гормонов проявляется медленнее, но длится дольше, чем влияние гормонов белково-пептидной и аминокислотной групп.

После поступления в органы-мишени гормоны белково-пептидной, аминокислотной и стероидной групп, как правило, отщепляются от белка-носителя и осуществляют свое специфическое действие. В процессе действия гормонов происходят их различные превращения. При этом возможно образование новых гормонов, нередко даже более активных или имеющих иное биологическое действие, чем исходный гормон. Так, гормон щитовидной железы тироксин может превращаться в тканях в более активный трийодтиронин.

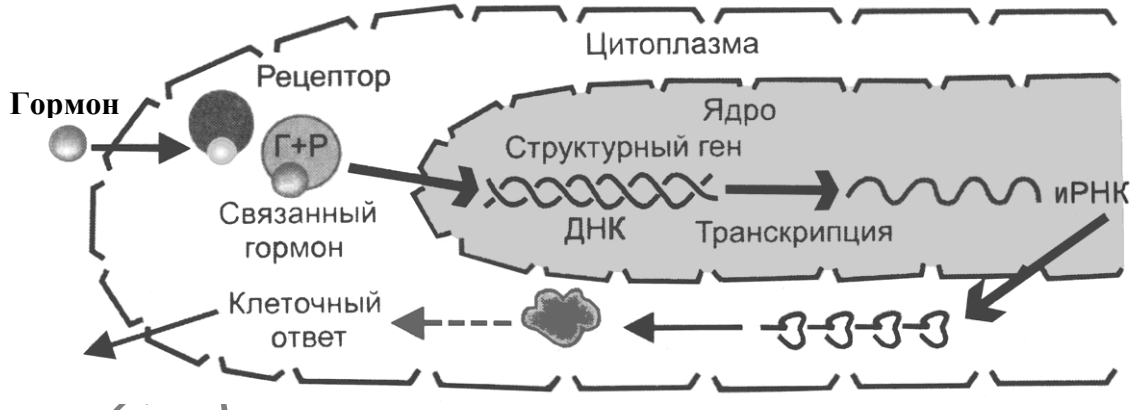

Рис. 80. Схема механизма действия стероидных гормонов

Наряду с превращениями происходит разрушение гормонов. Малая часть продуктов расщепления некоторых гормонов может опять ресинтезироваться в гормоны. Основная же часть подвергается необратимому расщеплению. Это предохраняет организм от накопления избытка биологически активных веществ. Прекращение действия гормонов осуществляется с помощью ферментов, имеющихся в тканях, самих эндокринных железах, печени и почках. Продукты распада гормонов, а также небольшое количество некоторых нерасщепившихся гормонов выводятся из организма главным образом с мочой и с желчью через кишечник.

Общие свойства гормонов. Гормоны обладают рядом характерных свойств:

1. Высокая биологическая активность. Это означает, что гормоны в очень малых концентрациях могут вызывать значительные изменения физиологических функций. Так, 1 грамма адреналина достаточно, чтобы усилить работу изолированных сердец 10 млн лягушек, 1 грамма инсулина достаточно, чтобы понизить уровень сахара в крови у 125 тыс. кроликов. Гормоны транспортируются кровью не только в свободном, но и в связанном виде с белками плазмы крови или клетками крови. Поэтому активность действия гормона в этом случае зависит не только от концентрации его в крови, но и от скорости отщепления его от транспортирующих белков и клеток крови.

2. Специфичность действия. Каждый гормон имеет свою определенную химическую структуру. Поэтому в организме гормон хотя и достигает с током крови всех органов и тканей, но действует только на те клетки, ткани и органы, которые обладают специфическими рецепторами, способными взаимодействовать с гормоном. Такие клетки, ткани и органы получили название клеток-мишеней, тканей-мишеней и органов-мишеней. Если клетка содержит рецептор к соответствующему гормону, то она служит для него клеткой-мишенью, если же рецептор отсутствует, то клетка не отвечает на приносимый кровью гормон.

3. Дистантность действия. Гормоны, за исключением тканевых гормонов, переносятся кровью далеко от места их образования и оказывают действие на органы и ткани, расположенные отдаленно от эндокринных желез.

4. Гормоны стероидной группы и в меньшей степени гормоны щитовидной железы сравнительно *легко проникают через мембраны* клеток.

5. Гормоны сравнительно *быстро разрушаются* в тканях и особенно в печени.

6. Гормоны стероидной и аминокислотной групп *не имеют видовой специфичности* и поэтому возможно применение для лечения человека гормональных препаратов, полученных от животных.

Интенсивность секреции гормонов зависит от состояния организма и условий окружающей среды. При нарушении функций эндокринных желез может наблюдаться повышенная продукция гормона – *гиперфункция железы*, или пониженная продукция – *гипофункция железы.*

Белково-пептидные гормоны синтезируются на рибосомах. Затем они поступают в комплекс Гольджи, от которого отшнуровываются, как правило, совместно с АТФ, липидами и ферментами в виде пузырьков и накапливаются в эндокринной клетке. Мелкие пептидные гормоны, например тиролиберин гипоталамуса, синтезируются с помощью фермен-

БрГУ имени А.С. Пушкина

тов, находящихся в цитоплазме. Некоторые гормоны (глюкагон, инсулин и др.) синтезируются в виде предшественника (прогормона), который затем подвергается ферментативному расщеплению с образованием конечной молекулы гормона.

Стероидные гормоны образуются из холестерина. Они содержатся в цитоплазме в каплях жира и выделяются из клетки, не накапливаясь в ней, по мере их образования.

Для выхода гормона из клетки необходима затрата энергии АТФ. Для секреции необходимо участие ионов кальция, которые активируют белки микротрубочек и микрофиламентов. Уменьшение концентрации ионов кальция во внеклеточной среде и в эндокринной клетке снижает секрецию из нее гормона.

Большинство гормонов переносится кровью в виде комплексных соединений с белками плазмы. Связанная с белками крови и свободная форма гормона могут переходить друг в друга. Связанная форма гормона не активна и служит его физиологическим резервом. Связывание гормона с белками препятствует его разрушению ферментами, а также фильтрации низкомолекулярных гормонов через почки в мочу и потере из организма. При увеличении потребности организма в определенном гормоне происходит переход его из связанного в свободное активно действующее состояние.

В процессе действия на клетки-мишени с гормонами происходят различные превращения. В одних случаях могут образовываться новые гормоны, в некоторых случаях еще более активные. Так, гормон щитовидной железы тироксин может превращаться в тканях в более активный гормон – трийодтиронин. В большинстве случаев гормоны распадаются на более мелкие соединения. Из них могут опять ресинтезироваться некоторые гормоны. Большая же часть этих соединений необратимо распадается, что предохраняет организм от накопления лишних биологически активных веществ.

Наиболее полно ферментативное расщепление гормонов происходит в печени. Большинство гормонов, за исключением гормонов щитовидной железы, распадается в течение нескольких минут и часов. Продукты распада гормонов выводятся с мочой. Часть их из печени поступает с желчью в кишечник и удаляется из организма.

Важнейшим фактором, регулирующим интенсивность образования и секреции гормонов, является состояние регулируемых ими процессов. Как только изменения, вызываемые каким-либо гормоном, достигают определенной величины, образование и выделение этого гормона уменьшается. В ряде случаев увеличивается продукция другого гормона, действующего противоположно на данный процесс. Такой механизм регуляции получил название *«механизма отрицательной обратной связи»*.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Функции эндокринных желез регулируются центральной нервной системой, которая контролирует выделение всех гормонов. Нервные влияния на эндокринные органы осуществляются двумя способами: 1) путем непосредственного поступления к ним нервных импульсов по нервам; 2) путем изменения интенсивности образования гормонов в передней доле гипофиза под влиянием нейрогормонов, образующихся в отделе промежуточного мозга – гипоталамусе.

Взаимодействие желез внутренней секреции. Все эндокринные железы в целостном организме находятся в постоянном взаимодействии. Выделяют следующие типы взаимодействия между эндокринными железами: 1) *положительная прямая связь* (например, увеличение выделения передней долей гипофиза тиреотропного гормона приводит к увеличению образования гормонов щитовидной железой); 2) *отрицательная обратная связь* (например, повышенное выделение гормонов щитовидной железой вызывает уменьшение секреции тиреотропного гормона гипофизом); 3) *синергизм действия гормонов* (гормон мозгового вещества надпочечников адреналин и гормон поджелудочной железы глюкагон одинаково действуют на гликоген, т.е. вызывают его расщепление); 4) *антагонизм действия гормонов* (адреналин вызывает расщепление гликогена, а гормон поджелудочной железы инсулин, наоборот, стимулирует образование гликогена); 5) *позволяющее (пермиссивное) действие гормонов* (гормоны коркового вещества надпочечников глюкокортикоиды создают условия для повышенного действия адреналина на кровеносные сосуды).

2. Гипофиз. Гормоны передней, средней и задней долей гипофиза

Гипофиз, или нижний придаток мозга (рис. 81), расположен в головном мозге, в углублении клиновидной кости черепа в так называемом турецком седле. Он как бы свисает на ножке под гипоталамусом. Гипофиз имеет овальную форму. Его размеры у взрослого человека 0,5 на 1,5 и на 2 см. Это ведущая железа внутренней секреции, гормоны которой оказывают влияние на разнообразные функции организма, а также на функции почти всех остальных эндокринных желез. Гипофиз подразделяется на *аденогипофиз* и *нейрогипофиз.* В состав аденогипофиза входит передняя доля и средняя (промежуточная) доля. Нейрогипофиз состоит из задней доли.

Тропные гормоны аденогипофиза. Тропными гормонами аденогипофиза являются тиреотропный гормон, или ТТГ, адренокортикотропный гормон, или АКТГ, фолликулостимулирующий гормон, или ФСГ и лютеинизирующий гормон, или ЛГ.

Тиреотропный гормон (ТТГ, тиреотропин), образующийся в передней доле гипофиза, стимулирует рост и развитие щитовидной железы. Он усиливает выработку и выделение гормонов щитовидной железы – *тирок-*

БрГУ имени А.С. Пушкина

сина (T_4) и *трийодтиронина* (T_3). Образование ТТГ в гипофизе стимулируется *тиреотропин-рилизинг-фактором (тиролиберином)* и тормозится *соматостатином,* образующимся в гипоталамусе и поступающим с кровью в аденогипофиз.

Секреция тиролиберина и тиреотропина регулируется йодсодержащими гормонами щитовидной железы по механизму обратной связи. Секреция тиреотропина усиливается при охлаждении организма, что приводит к повышению выработки гормонов щитовидной железы и увеличению теплопродукции. Глюкокортикоиды тормозят продукцию тиреотропина. Секреция тиреотропина угнетается также при травме, боли, наркозе. При уменьшенном выделении ТТГ больных людей наблюдаются признаки снижения функции щитовидной железы (гипотиреоза), но без развития зоба. Избыток тиреотропина приводит к гиперфункции щитовидной железы и чрезмерному увеличению содержания в крови ее гормонов. Разрушается ТТГ главным образом в почках.

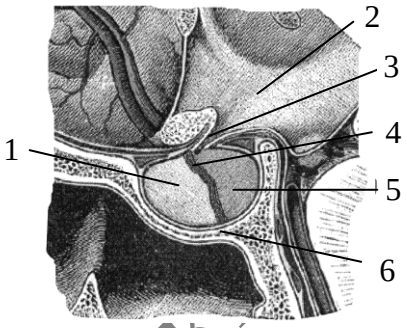

Рис. 81. Гипофиз:
1 – передняя доля; *2* – серый бугор гипоталамуса; *3* – ножка (воронка); *4* – промежуточная доля; *5* – задняя доля; *6* – турецкое седло

Адренокортикотропный гормон (АКТГ, кортикотропин) необходим для развития и функции коры надпочечников. В большей степени его влияние выражено на пучковую зону, что приводит к увеличению образования глюкокортикоидов, в меньшей – на клубочковую и сетчатую зоны коры надпочечников, поэтому на продукцию минералокортикоидов и половых гормонов он не оказывает значительного воздействия. АКТГ стимулирует распад жиров в жировой ткани и их окисление. При избыточной выработке кортикотропина происходит усиление пигментации кожи.

Образование АКТГ регулируется кортиколиберином гипоталамуса. Продукция АКТГ подвержена суточной периодичности, что связано с ритмичностью выделения кортиколиберина. Максимальные концентрации кортикотропина отмечаются утром в 8 часов, минимальные – с 18 до 23 часов. Секреция АКТГ усиливается при стрессе, а также под влиянием факторов, вызывающих стрессовые состояния: холод, боль, физические нагрузки, эмоции. Уменьшение содержания глюкозы в крови способствует увеличению продукции адренокортикотропного гормона. Торможение продукции АКТГ происходит под влиянием самих глюкокортикоидов по механизму обратной связи.

Избыток АКТГ приводит к увеличенной продукции кортикостероидов, преимущественно глюкокортикоидов. Это заболевание развивается при опухоли гипофиза и носит название болезни Иценко–Кушинга. Основ-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ные проявления ее: повышенное артериальное давление и увеличенное содержание глюкозы в крови, ожирение, имеющее локальный характер (лицо и туловище), снижение иммунной защиты организма. Недостаток гормона ведет к уменьшению продукции глюкокортикоидов, что проявляется в нарушении обмена веществ и снижении устойчивости организма к различным влияниям среды.

Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) у женщин стимулирует развитие фолликулов в яичниках, секрецию эстрогенов и овуляцию. У мужчин способствует развитию семенных канальцев и созреванию сперматозоидов. ФСГ осуществляет свое действие совместно с лютеинизирующим гормоном.

Лютеинизирующий гормон (лютропин, ЛГ) у женщин стимулирует выход яйцеклетки из фолликула, образование на месте фолликула желтого тела, способствует секреции эстрогенов и прогестерона яичниками. В мужском организме вызывает разрастание в семенниках ткани (клеток Лейдига), секретирующей тестостерон. Однако многие этапы развития и созревания половых клеток являются результатом совместного однонаправленного действия ФСГ и ЛГ. Поэтому ФСГ и ЛГ часто объединяют под общим названием *гонадотропные гормоны.*

Секреция ФСГ и ЛГ регулируется гонадолиберином гипоталамуса. Образование гонадолиберина, ФСГ и ЛГ зависит от уровня эстрогенов и андрогенов и регулируется по механизму обратной связи. У женщин уровень выделения ФСГ и ЛГ колеблется в связи с циклической активацией репродуктивных органов, достигая максимума перед овуляцией. У мужчин гонадотропные гормоны секретируются постоянно примерно на одном и том же уровне. Гормон аденогипофиза пролактин угнетает продукцию гонадотропных гормонов. При чрезмерной выработке гонадотропных гормонов в детском возрасте может наступить преждевременное половое созревание. При недостатке ФСГ и ЛГ происходит задержка полового развития в детском возрасте. У женщин наблюдается отсутствие менструаций, гипофункция половых желез и бесплодие, а у мужчин – снижение полового влечения.

Эффекторные гормоны аденогипофиза. К эффекторным гормонам аденогипофиза относятся: 1) соматотропный гормон (СТГ, соматотропин, гормон роста); 2) пролактин, или лютеотропный гормон: 3) меланоцитостимулирующий гормон, или интермедин. Гормон роста и пролактин вырабатываются в передней доле гипофиза, а меланоцитостимулирующий гормон – в средней доле.

Соматотропный гормон увеличивает синтез белков, стимулирует рост костей в длину, ускоряет процессы обмена веществ. Стимуляция процессов роста обусловлена способностью соматотропина усиливать образо-

БрГУ имени А.С. Пушкина

вание белка в организме, повышать синтез РНК, усиливать транспорт аминокислот из крови в клетки. Наиболее сильно СТГ стимулирует деление клеток хрящевой ткани. Соматотропин влияет на углеводный обмен, усиливает мобилизацию жира из депо и использование его в энергетическом обмене. Действие гормона роста опосредуется веществами «соматомединами», обнаруженными в сыворотке крови. Соматотропин обладает видовой специфичностью.

Продукция соматотропина регулируется соматолиберином и соматостатином гипоталамуса. Снижение содержания глюкозы и жирных кислот, избыток аминокислот в плазме крови приводят к увеличению секреции СТГ. Вазопрессин, эндорфины стимулируют продукцию соматотропина.

При недостатке этого гормона в детском возрасте рост сильно замедляется и человек становится карликом (рис. 82). Заболевание характеризуется ростом у мужчин ниже 130 см, а у женщин – ниже 120 см, сохранением у взрослых пропорций тела 4–5-летнего ребенка, недоразвитием вторичных половых признаков. Из-за нарушения синтеза белков соединительной ткани кожа сухая, на лице морщинистая, что придает ей старческий вид. Умственное развитие при этом заболевании не нарушается.

При излишней выработке гормона роста у детей развивается *гигантизм* (рост выше 2 м). Гиганты характеризуются длинными конечностями, недостаточностью половых функций, пониженной физической выносливостью. Когда же чрезмерная продукция гормона роста возникает у взрослого человека, то рост тела уже больше не увеличивается, т.к. он уже завершен. В этом случае начинается увеличение размеров тех частей тела, которые еще сохранили способность расти: кистей рук, ступней ног, костей лицевой части черепа, а также языка, губ, органов желудочно-кишечного тракта, печени, сердца. Голос становится грубым и низким из-за утолщения голосовых связок, нарушаются половые функции, снижается физическая выносливость, нередко развивается сахарный диабет. Болезнь называется *акромегалия.*

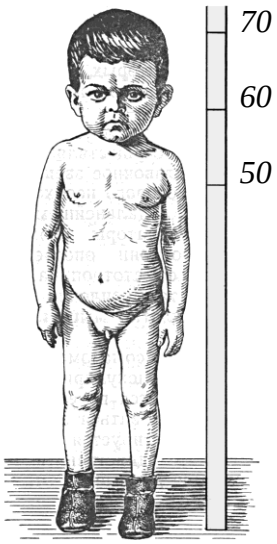

Рис. 82. Гипофизарная карликовость (по В.В. Куприянову)

Лютеотропный гормон (пролактин) – это гормон белковой природы. Он стимулирует рост молочных желез, синтез белков молока и других его компонентов, а также ускоряет молокоотдачу. Его содержание в крови увеличивается во время сосания груди. Пролактин стимулирует также образование желтого тела и выработку им прогестерона. Влияет на водно-солевой обмен организма, задерживая воду и натрий в организме, усиливает эффекты альдостерона и

БрГУ имени А.С. Пушкина

вазопрессина, повышает образование жира из углеводов. Пролактин обладает выраженной способностью тормозить секрецию фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов. Образование пролактина регулируется пролактолиберином и пролактостатином гипоталамуса.

Один из побочных эффектов пролактина – торможение механизма полового возбуждения, как у мужчин, так и у женщин. Причем независимо от содержания тестостерона в крови. Именно поэтому во время лактации у женщин зачастую отсутствует половое влечение, подавляется созревание яйцеклеток и овуляция.

Пролактин синтезируется не только в женском, но и в небольших количествах в мужском организме. У мужчин он стимулирует продукцию мужского полового гормона тестостерона, способствует развитию мужских половых органов и образованию сперматозоидов. Пролактин влияет на формирование *родительских инстинктов*. Введение его самкам млекопитающих, не имеющим собственных детенышей, приводит к проявлению материнского инстинкта к чужому потомству.

Интенсивность выделения пролактина в течение суток меняется: ночью его содержание в крови выше, чем днем. В зависимости от стадии менструального цикла содержание пролактина в крови женщины может изменяться в 3–4 раза. Наибольшее его содержание в плазме крови обнаруживается при беременности и после рождения ребенка (в 5–10 раз больше, чем до беременности).

При длительной чрезмерной выработке пролактина наблюдается выделение молока из молочных желез у женщин без рождения ребенка, отсутствие менструаций. У мужчин тоже может выделяться молоко из молочных желез, что сочетается с потерей полового влечения, импотенцией, головными болями, нарушениями зрения.

Мсланощитостимулирующий гормон (меланотропин, интермедин) вырабатывается средней долей гипофиза. Роль его у млекопитающих и человека пока не совсем выяснена. У рыб, земноводных и пресмыкающихся интермедин действует на зернышки пигмента в клетках кожи. Под влиянием гормона зернышки распространяются по всей клетке, в результате чего кожа темнеет. Если интермедина выделяется мало, то зернышки пигмента собираются в центре клеток и кожа становится более светлой. Изменение окраски кожи под цвет окружающей среды имеет большое защитное значение. Если бритым белым мышам вводить интермедин, то у них отрастает черная шерсть.

Предполагается, что интермедин стимулирует активность световоспринимающего аппарата глаза, участвует в темновой адаптации, повышает остроту зрения. У женщин в период беременности содержание интермедина в крови возрастает, что увеличивает пигментацию отдельных участков

БрГУ имени А.С. Пушкина

кожи (пигментные пятна беременности). При избыточной продукции меланотропина у человека наступает патологическая пигментация кожи.

Гормоны нейрогипофиза. Нейрогипофиз выделяет два гормона: *вазопрессин* и *окситоцин*. По своей химической природе они относятся к пептидам, Вазопрессин и окситоцин вырабатываются в нейросекреторных клетках гипоталамуса и поступают по отросткам этих клеток в заднюю долю гипофиза. Задняя доля гипофиза служит местом резервирования вазопрессина и окситоцина и выхода их в кровь.

Вазопрессин (антидиуретический гормон, АДГ) вызывает две специфические реакции: 1) *уменьшает образование мочи,* т.е. уменьшает диурез (отсюда второе название – антидиуретический гормон), 2) *повышает артериальное давление,* т.к. в больших концентрациях вызывает сокращение гладкой мускулатуры мелких артериальных сосудов. В обычных условиях при физиологических концентрациях вазопрессина в крови это действие не имеет существенного значения. Однако при кровопотере, болевом шоке происходит увеличение выброса АДГ. Сужение сосудов в этих случаях может иметь адаптивное значение.

Вазопрессин уменьшает мочеобразование и повышает концентрацию мочи. Этот гормон действует на специфические рецепторы, расположенные в почечных канальцах. В результате увеличивается проницаемость стенки канальцев почек для воды, которая обратно всасывается из мочи в кровь. Это приводит к уменьшению образования выделяемой мочи. Секреция вазопрессина усиливается не только при изменениях водно-солевого баланса в организме, но и при различных стрессовых ситуациях.

При недостаточности образования АДГ развивается несахарный диабет, или несахарное мочеизнурение, который проявляется выделением больших количеств мочи (до 25 л в сутки) низкой плотности, повышенной жаждой. Причинами несахарного диабета могут быть острые и хронические инфекции (грипп, корь, малярия), при которых поражается гипоталамус, черепно-мозговые травмы, опухоль гипоталамуса. Избыточная секреция АДГ ведет, напротив, к задержке воды в организме.

Окситоцин выполняет две функции: 1) *стимулирует сокращение матки при родах;* 2) *активирует отдачу молока молочными железами*. Чувствительность мышц матки к окситоцину особенно возрастает перед родами.

В это же время усиливается секреция окситоцина, что способствует родам. Препараты, содержащие окситоцин, широко применяются в акушерской практике для усиления сократительной деятельности матки при родах.

Влияние окситоцина на секрецию молока обусловлено усилением сокращения клеток альвеол молочных желез и молочных ходов. Специфи-

БрГУ имени А.С. Пушкина

ческим возбудителем является акт сосания, т.к. при этом раздражаются рецепторы сосков, от которых импульсы передаются в гипоталамус. Следовательно, секреция окситоцина осуществляется рефлекторно.

Предполагают, что уровень окситоцина повышается при близком контакте с человеком, особенно при прикосновениях и поглаживаниях. Окситоцин участвует в формировании связей между людьми, в том числе связей между матерью и ребенком. Считают, что этот гормон понижает уровень тревожности и напряжения человека при контактах с другими людьми. По-видимому, окситоцин стимулирует выработку эндорфинов, вызывающих ощущение счастья. Окситоцин вырабатывается не только в женском, но и в мужском организме, где роль его пока невыяснена.

Взаимодействие гипоталамуса и гипофиза. Гипоталамус – это отдел промежуточного мозга, который играет важнейшую роль в интеграции функций нервной и эндокринной систем.

Некоторые ядра гипоталамуса имеют тесную функциональную связь с эндокринной железой гипофизом и регулируют выделение гипофизарных гормонов. В этом гипоталамо-гипофизарном комплексе различают две системы: 1) гипоталамо-аденогипофизарная, состоящая из некоторых ядер средней группы гипоталамуса, которые функционально связаны с передней и средней долей гипофиза; 2) гипоталамо-нейрогипофизарная, состоящая из некоторых ядер передней группы гипоталамуса, связанных с задней долей гипофиза, т.е. нейрогипофизом.

Гипоталамо-аденогипофизарная система (рис. 83) обеспечивает контроль над гормональной функцией передней и средней доли гипофиза. Образующиеся в нейросекреторных клетках средней группы ядер гипоталамуса нейрогормоны поступают по отросткам клеток к капиллярам и через стенку капилляров проникают в кровь. Венозная кровь из капилляров гипоталамуса поступает в аденогипофиз. Нейрогормоны (либерины и статины), поступившие с кровью из гипоталамуса, могут проходить через стенки капилляров в окружающие клетки и оказывать влияние на секрецию гормонов аденогипофизом.

Секреторные клетки аденогипофиза находятся под регулирующим влиянием 6-и либеринов и 3-х статинов. Свое название они получили от названий тех гормонов гипофиза, выделение которых они регулируют. Так, нейрогормон, вызывающий секрецию передней долей гипофиза тиреотропного гормона, называют *тиреотропин-рилизинг-фактором*, или *тиролиберином.* Секреция адренокортикотропного гормона стимулируегся *кортиколиберином,* соматотропного гормона – *соматолиберином* меланоцитостимулирующего гормона – *меланолиберином,* лютеинизирующего гормона – *люлиберином*, пролактина – *пролактолиберином.*

А.С. Пушкина

Статинами (их еще называют ингибиторами), оказывающими тормозящее влияние на выделение некоторых гормонов аденогипофизом, являются следующие нейрогормоны. Соматостатин тормозит выделение передней долей гипофиза соматотропного гормона (гормона роста). Пролактостатин угнетает секрецию пролактина (лютеотропного гормона). Меланостатин тормозит выделение средней долей гипофиза меланоцитостимулирующего гормона (интермедина).

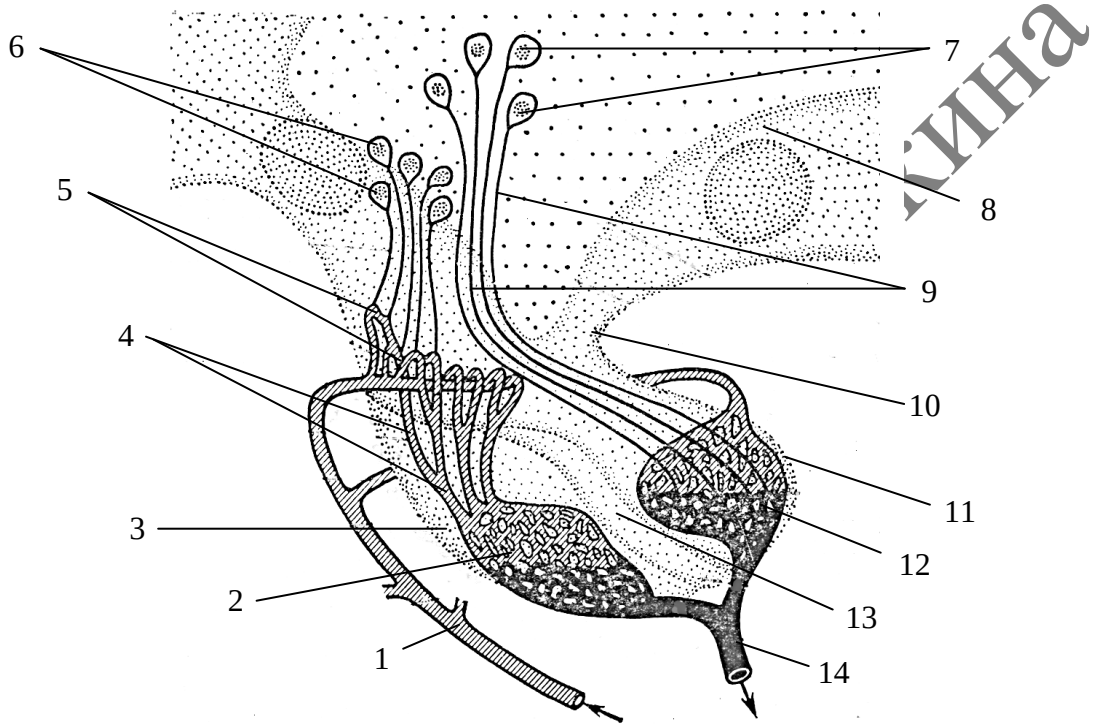

Рис. 83. Схема строения гипоталамо-гипофизарных систем (по Гриффину и Новику):

1 – внутренняя сонная артерия; *2* – втричная капиллярная сеть; *3* – передняя доля гипофиза; *4* – гипоталамо-гипофизарные воротные вены; *5* – первичная капиллярная сеть; *6* – нейросекреторные клетки гипофизотропной зоны; *7* – нейросекреторные клетки супраоптических и паравентрикулярных ядер; *8* – гипоталамус; *9* – гипоталама-гипофизарный тракт воронки; *10* – воронка (ножка) гипофиза; *11* – задняя доля гипофиза; *12* – капиллярная сеть; *13* – средняя доля гипофиза; *14* – вена гипофиза

Секреция либеринов и статинов гипоталамусом регулируется по принципу отрицательной обратной связи. При повышении содержания в плазме крови гормонов эндокринных желез, регулируемых гипоталамо-гипофизарной системой, происходит уменьшение поступления соответствующих либеринов и увеличение поступления соответствующих статинов из нейросекреторных клеток гипоталамуса в кровь. Например, повышение содержания в крови гормонов щитовидной железы вызывает уменьшение секреции в гипоталамусе тиролиберина, что тормозит выра-

ботку тиреотропного гормона в передней доле гипофиза. ТТГ меньше поступает с кровью к щитовидной железе и наблюдается снижение выделения гормонов щитовидной железой.

Гипоталамо-нейрогипофизарная система обеспечивает контроль над гормональной функцией задней доли гипофиза (нейрогипофиза). Она начинается от крупных нейросекреторных клеток некоторых ядер, входящих в переднюю группу ядер гипоталамуса. Длинные отростки (аксоны) нейросекреторных клеток этих ядер образуют мощный пучок нервных волокон – *гипоталамо-гипофизарный тракт воронки*, идущий из гипоталамуса в гипофиз (см. рис. 83). Воронкой, или ножкой гипофиза, называют сужающийся участок головного мозга, соединяющий гипофиз с гипоталамусом.

В нейросекреторных клетках передней группы ядер гипоталамуса вырабатываются гормоны окситоцин и вазопрессин. Они транспортируются в виде гранул из тел нейросекреторных клеток по аксонам к капиллярной сети нейрогипофиза. Окончания аксонов нейросекреторных клеток образуют тесные контакты с кровеносными капиллярами. В кровь капилляров нейрогипофиза выделяются окситоцин и вазопрессин после разрушения гранул.

Выделение гормонов из окончаний аксонов в капилляры происходит только при возбуждении нейросекреторных клеток. Возбудившись, они, подобно другим нейронам, вырабатывают нервный импульс, который проводится вдоль по аксону к его окончанию, и вызывает выделение гормона в капилляр. Таким образом, нейрогипофиз является только местом резервирования вазопрессина и окситоцина, синтезирующихся в нейросекреторных клетках гипоталамуса.

Гипоталамус тесно связан нервными путями с другими отделами головного мозга. Поэтому импульсы, возникающие при раздражении зрительных, слуховых, обонятельных и других рецепторов поступают в конечном итоге к гипоталамусу. Перерезка нервных путей, ведущих к гипоталамусу, приводит к подавлению функции нейросекреторных клеток и в конечном итоге к снижению выделения гормонов гипофизом.

3. Эпифиз. Щитовидная железа

Эпифиз. Эпифиз – небольшое, овальной формы образование, внешне напоминающее сосновую шишку. Поэтому его еще называют шишковидной железой. Эпифиз расположен в головном мозге над верхними буграми четверохолмия среднего мозга и представляет собой вырост крыши III-го желудочка (рис. 84). У человека эпифиз достигает максимальных размеров в 4–7 лет, а затем с возрастом постепенно уменьшается. Величина эпифиза человека варьирует от 50 до 200 мг, но кровоток в нем чрезвычайно интен-

сивен, что косвенно свидетельствует о его важной роли в организме. Около 95 % эпифиза составляют большие светлые клетки – пинеалоциты, синтезирующие и накапливающие биологически активные вещества, в том числе и гормоны.

Основной гормон эпифиза – *мелатонин.* Он назван так потому, что вызывает концентрацию темных меланиновых зерен вокруг ядер пигментных клеток кожи, в результате чего происходит осветление кожи некоторых рыб и земноводных. Следовательно, мелатонин является антагонистом (действует противоположно) меланоцитостимулирующего гормона промежуточной доли гипофиза. В переводе с греческого «мелатонин» переводится как «ночной работник», что подразумевает под собой подверженность этого вещества влиянию циркадных ритмов, то есть вырабатываться только в темное время суток или же в темноте вообще.

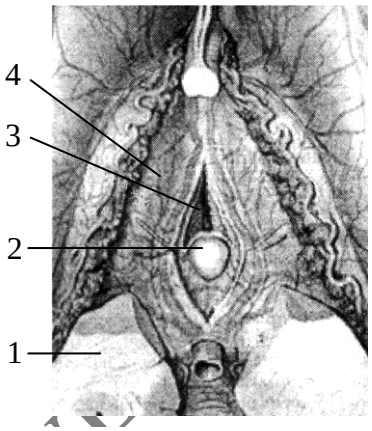

Рис. 84. Расположение эпифиза:
1 – средний мозг; *2* – эпифиз; *3* – третий желудочек; *4* – таламус

У низших позвоночных животных эпифиз является светочувствительным органом, а также железой внутренней секреции. У птиц, млекопитающих животных и человека эпифиз выполняет внутрисекреторную функцию, играя роль нейроэндокринного преобразователя, отвечающего на нервные импульсы выработкой гормонов. Так, попадающий в глаза свет возбуждает рецепторы сетчатки, импульсы от которых поступают в симпатическую нервную систему, а оттуда в эпифиз. Эти нервные сигналы вызывают угнетение активности эпифизарного фермента, необходимого для синтеза гормона мелатонина, в результате чего продукция последнего прекращается. Наоборот, в темноте мелатонин снова начинает вырабатываться. Возникающие ритмические изменения его уровня – высокий ночью и низкий в течение дня – определяют суточный, или циркадный, биологический ритм у животных, включающий периодичность сна и колебания температуры тела. Отвечая на изменения продолжительности ночи изменением количества секретируемого мелатонина, эпифиз влияет на сезонные реакции, такие как зимняя спячка, миграция, линька и размножение.

Предшественником в синтезе мелатонина является *серотонин,* который вырабатывается и накапливается в эпифизе, а также содержится в тромбоцитах и кишечнике. Образование серотонина в эпифизе увеличивается в период наибольшей освещенности, т.е. днем, и резко уменьшается ночью.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Серотонин выполняет в организме ряд важных функций: 1) является медиатором в некоторых отделах нервной системы; 2) способствует сужению кровеносных сосудов при их повреждении и свертыванию крови; 3) регулирует моторику желудочно-кишечного тракта, выделение слизи. Патологическое снижение передачи нервных импульсов по серотонинергическим нейронам отмечается при депрессивных состояниях, различных хронических болевых синдромах, при тревожных состояниях, навязчивостях, бессоннице и ряде других психических патологий. При шизофрении отмечается нарушение нормального соотношения серотонина и дофамина в подкорковых областях мозга и в лобных долях коры большого мозга. Это дало основание выдвинуть серотониновую гипотезу возникновения аффективных психозов и в частности эндогенных депрессий.

Ритмичность секреции мелатонина у людей впервые была установлена во второй половине 20-го века. Днем его уровни в крови и в других биологических жидкостях низкие, часто неопределяемые. Ночью наблюдается повышение содержания мелатонина в крови с максимумом около 2 ч. Эпифиз здорового взрослого человека выделяет в кровь за ночь около 30 мкг мелатонина. Яркий свет мгновенно блокирует его синтез, в то время как в постоянной темноте сохраняется суточный ритм выделения.

У зародышей и новорожденных млекопитающих, включая человека, мелатонин не образуется. Они пользуются материнским мелатонином, поступающим через плаценту, а потом – с молоком матери. Секреция гормона начинается лишь на третьем месяце развития ребенка. С возрастом синтез мелатонина в эпифизе резко увеличивается и достигает максимума уже в первые годы жизни (не позднее 5 лет), а затем в течение всей жизни человека постепенно и плавно снижается; резкое падение наблюдается лишь в период полового созревания.

В организме человека гормон мелатонин играет существенную роль. Установлено, что мелатонин обладает *антигонадотропным действием* и тормозит развитие половых желез. Механизм этого действия следующий. Мелатонин тормозит выделение люлиберина гипоталамусом, что приводит к уменьшению секреции аденогипофизом гонадотропных гормонов и снижению активности половых желез. При повреждении эпифиза, например, опухолью, происходит преждевременное половое созревание у детей.

Поскольку свет тормозит образование мелатонина, то весной, по мере удлинения светового дня нарастающее торможение секреции мелатонина приводит к увеличению синтеза люлиберина гипоталамусом и, следовательно, гонадотропных гормонов аденогипофизом. В результате повышается половая активность и формируется соответствующее половое поведение.

Симпатическими нервными путями эпифиз связан с органом зрения, через который он получает информацию о световом времени суток и пере-

БрГУ имени А.С. Пушкина

дает эту информацию на эндокринную систему. Эпифиз участвует в регуляции процессов протекающих в организме циклически, например менструального цикла, поддержания биоритма смены сна и бодрствования. У человека с деятельностью эпифиза связывают такие явления, как нарушение суточного ритма организма в связи с перелетом через несколько часовых поясов, расстройства сна и «зимние депрессии». Эпифиз является местом действия антидепрессантов, в том числе средств, которые восстанавливают нарушенные биоритмы. Исследования сезонных аффективных расстройств показали связь их с уровнем выработки мелатонина в организме, что позволило выдвинуть мелатониновую гипотезу депрессий. На мелатониновой гипотезе основано применение лечения сезонных депрессий ярким светом и отчасти лишением сна.

Таким образом, эпифиз играет роль своеобразных «биологических часов» в организме.

Щитовидная железа. Щитовидная, или *тиреоидная,* железа расположена в передней области шеи так (рис. 85), что охватывает спереди и по бокам верхние кольца трахеи и нижнюю часть гортани. Она подковообразной формы и состоит из трех основных частей: двух боковых долей и средней части – перешейка. Масса железы у новорожденного ребенка около 1 г, у взрослого человека – 25–30 г. У женщин размеры железы несколько больше, чем у мужчин.

Щитовидная железа начинает функционировать у зародыша человека во внутриутробном периоде развития еще задолго до рождения. Ее гормональная деятельность необходима для полноценного развития плода. До 5 лет увеличение размеров щитовидной железы происходит медленно. Затем к 12 годам ее рост постепенно увеличивается. Наиболее энергичен рост и функция тиреоидной железы у подростков, особенно у девочек, в период полового созревания. После 50 лет наблюдается постепенное уменьшение ее массы, размеров и функциональной активности.

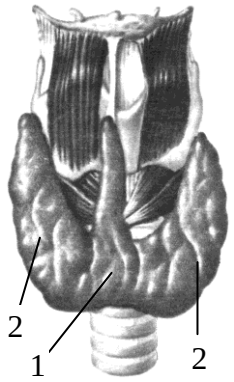

Рис. 85. Щитовидная железа:
1 – перешеек;
2 – боковые доли

Ткань щитовидной железы разделена на отдельные дольки прослойками из соединительной ткани. Каждая долька состоит из микроскопических пузырьков – *фолликулов* (рис. 86). Стенка фолликула образована однослойным эпителием, секретирующим два тиреоидных гормона – *трийодтиронин* (T_3) и *тетрайодтиронин*, или *тироксин* (T_4). В пространствах между фолликулами находятся так называемые светлые клетки, вырабатывающие гормон, регулирующий обмен кальция, – *кальцитонин,* или *тиреокальцитонин*. Для синтеза кальцитонина йод не нужен.

По объему кровоснабжения щитовидная железа занимает одно из первых мест в организме. Это указывает на ее активную эндокринную функцию. Щитовидная железа снабжена (иннервирована) симпатическими, парасимпатическими и соматическими нервами.

Характерной особенностью клеток щитовидной железы является их способность поглощать из плазмы крови и *накапливать йод.* Количество йода в клетках железы в 300 раз выше, чем в плазме крови. Он используется для синтеза трийодтиронина и тироксина. В организм человека йод поступает в основном с пищей и водой в виде йодистого калия и йодистого натрия. Поступивший йод всасывается в кишечнике и с кровью поступает в фолликулы щитовидной железы. Здесь в эпителиальных клетках фолликулов из йода и других компонентов образуются гормоны тироксин и трийодтиронин. Разрушение гормонов в организме происходит довольно медленно: период полураспада тироксина равен около 4-х суток, а трийодтиронина – 45 часов.

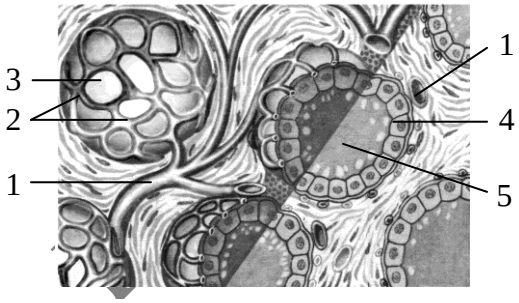

Рис. 86. Схема строения фолликула щитовидной железы:
1 – артерии; 2 – кровеносные капилляры; 3 – фолликул; 4 – клетки стенки фолликула; 5 – коллоид внутри фолликула

Содержание трийодтиронина и тироксина в крови в нормальных условиях изменяется в очень узких пределах. В чрезвычайных ситуациях секреция гормонов соответственно возрастает. Четко доказано отрицательное влияние курения на функционирование щитовидной железы из-за прямого повреждающего влияния компонентов табака на ее клетки. У курящих лиц намного чаще и в более тяжелой форме встречаются узловые образования, хронические воспаления щитовидной железы и ряд других проблем.

Секреция тиреоидных гормонов регулируется тиреотропным гормоном гипофиза. Уровень выделения тиреотропного гормона в свою очередь зависит от величины поступления тиролиберина, вырабатывающегося в гипоталамусе.

Функции щитовидной железы, как и других эндокринных желез, находящихся под влиянием гипоталамо-гипофизарной системы, регулируются по принципу отрицательной обратной связи. Так, повышение концентрации тироксина и трийодтиронина в крови вызывает уменьшение выделения тиреотропного гормона гипофизом, что приводит к снижению секреции гормонов щитовидной железой.

Влияние трийодтиронина и тироксина на функции организма. Трийодтиронин и тироксин обладают примерно одинаковым действием, но

БрГУ имени А.С. Пушкина

активность T_3 почти в 5 раз выше, чем T_4. В организме T_4 может превращаться в T_3. Эти гормоны вызывают много различных эффектов в организме, которые можно разделить на 3 основные группы: 1) *влияние на обмен веществ*; 2) *ускорение роста и развития*; 3) *участие в адаптационных реакциях организма.*

Трийодтиронин и тироксин влияют на обмен белков, жиров и углеводов, резко увеличивают окислительные процессы у человека и теплокровных животных. В результате усиления окислительных процессов значительно повышается образование тепла. При этом увеличивается потребление кислорода печенью, скелетными мышцами и сердечной мышцей. Увеличивая теплопродукцию, гормоны щитовидной железы способствуют приспособлению организма к понижению температуры окружающей среды. В связи с этим щитовидная железа функционирует в холодный период года интенсивнее, чем летом.

Тиреоидные гормоны в физиологических концентрациях увеличивают синтез белка, особенно в период роста организма. Трийодтиронин и тироксин активно воздействуют на обмен углеводов и жиров. Под их влиянием ускоряется всасывание глюкозы в кишечнике, усиливается поглощение и окисление глюкозы в мышцах и печени, активируется распад глюкозы и гликогена. Тиреоидные гормоны вызывают распад жира и снижение его концентрации в крови. Изменение содержания трийодтиронина и тироксина также влияет на обмен воды и минеральных солей.

Тироксин увеличивает частоту сердечных сокращений, дыхательных движений, повышает потоотделение, снижает способность крови к свертыванию.

Гормоны щитовидной железы многосторонне воздействуют на биохимические процессы, необходимые для нормальной жизнедеятельности, что влияет на рост и развитие организма. Тироксин и трийодтиронин стимулируют секрецию гипофизом соматотропина. Недостаток тиреоидных гормонов в детском возрасте может привести к карликовости. Одновременно с задержкой роста наблюдается отставание в развитии и нарушение состояния нервной системы. При дефиците гормонов в молодом возрасте нарушается умственное развитие, а при их недостатке в эмбриональный период наблюдается тяжелая умственная отсталость. Трийодтиронин и тироксин необходимы для нормального полового созревания.

Тиреоидные гормоны повышают возбудимость нервной системы, в том числе и высших центров вегетативной нервной системы. Импульсы, передаваемые от этих центров по нервам, изменяют деятельность внутренних органов. Например, при избытке гормонов щитовидной железы происходит учащение сердцебиений, повышение уровня артериального давления, усиление деятельности желудка.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Совместно с гормонами коры надпочечников глюкокортикоидами трийодтиронин и тироксин участвуют в адаптационных реакциях организма, в частности в приспособлении к пониженным температурам и многим другим стрессовым воздействиям.

Гипо- и гипертиреоз. Недостаточность функции щитовидной железы называется *гипотиреозом,* а избыточность функции – *гипертиреозом.* У женщин нарушения функций щитовидной железы встречаются в 10–15 раз чаще, чем у мужчин.

Гипотиреоз может возникнуть: 1) при недостатке йода в воде и пище; 2) при разрушении клеток щитовидной железы, одной из причин которого является её облучение, вызванное радиоактивным изотопом йод-131; 3) при генетических нарушениях синтеза тиреоидных гормонов. Гипотиреоз проявляется в виде *кретинизма, микседемы* и *эндемического зоба.*

Кретинизм проявляется в резкой задержке физического, полового и умственного развития. У кретинов наблюдается карликовость, нарушение пропорций тела, деформации скелета, задержка полового развития, умственная отсталость, открытый рот с большим высунутым вперед языком.

Недостаточность функции щитовидной железы у взрослых вызывает болезнь *микседему,* или слизистый отёк. При этом снижается обмен веществ, отекают ткани из-за увеличения количества тканевой жидкости, лицо и тело становится одутловатым, отечным. У больных нарушается высшая нервная деятельность – возникает медлительность мышления и речи, люди становятся апатичными, малоэмоциональными. У них ослабляется деятельность сердца, снижается температура тела, нарушаются половые функции. Отмечаются и нарушения защитных сил организма, в том числе иммунитета, что выражается частыми инфекционными и простудными заболеваниями.

Больные гипотиреозом жалуются на слабость, усталость, сонливость, ощущение холода, снижение памяти, ухудшение слуха. У них наблюдаются запоры, судороги в мышцах, боли в суставах, нарушения чувствительности, снижение потоотделения. Часто бывает угнетенное настроение, нарушения менструального цикла у женщин. Обычно у больных гипотиреозом сухая кожа, унылое выражение лица, отеки под глазами. Пульс редкий, кровяное давление снижено, может наблюдаться аритмия в работе сердца.

Эндемический зоб возникает у людей, проживающих на местности, где почва, а, следовательно, питьевая вода и пища бедны йодом. При недостаточном поступлении в организм йода уменьшается синтез тиреоидных гормонов. Снижение их образования ведет к усилению секреции гипофизом тиреотропного гормона, под влиянием которого происходит разрастание ткани щитовидной железы, т.е. образуется зоб. На первых порах разви-

БрГУ имени А.С. Пушкина

тия зоба, при небольшом дефиците йода, разросшаяся ткань железы может обеспечить необходимое для организма количество трийодтиронина и тироксина. Однако при значительном недостатке йода количество синтезируемых гормонов оказывается слишком мало и развивается гипотиреоз, вплоть до явлений микседемы и кретинизма.

Недостаток йода у беременных женщин способствует повышенной смертности плода и новорожденных, приводит к порокам развития. Установлено, что дефицит йода в рационе беременной женщины в первые три месяца беременности приводит к нарушению развития мозга у плода со снижением его функций и уменьшением количества нейронов, что в конечном итоге приводит к слабоумию. Коэффициент умственного развития таких детей на 10–15 % ниже нормы в зависимости от степени дефицита йода. У ребенка так же страдают слух, зрительная память, речь.

У детей и подростков может отмечаться задержка физического и умственного развития, уменьшение трудоспособности, уровня успеваемости, высокая заболеваемость (в том числе хроническими болезнями), нарушения полового развития. При небольшом гипотиреозе у детей происходит замедление роста и повышается утомляемость.

После рождения гормоны щитовидной железы влияют на протекание синтетических и строительных процессов мозга, что в значительной степени определяет интеллект растущего ребенка. Установлено, что в географических регионах с недостатком йода показатель интеллекта детей (IQ) ниже в среднем на 10–15 баллов, чем в зонах с достаточным содержанием йода в окружающей среде.

У взрослых и пожилых лиц при эндемическом зобе отмечается снижение физической и интеллектуальной работоспособности, раннее развитие атеросклероза. К эмоциональным нарушениям относятся снижение настроения, раздражительность, сонливость, ухудшение памяти, частые головные боли, отсутствие восстановления сил после сна. Со стороны сердечно-сосудистой системы проявлениями йодной недостаточности могут быть повышение артериального давления и нарушения сердечной деятельности, высокий уровень холестерина в крови.

При повышенной функции щитовидной железы (гипертиреозе) развивается *базедова болезнь* (тиреотоксикоз). При этом наблюдается пучеглазие (рис. 87), учащение сердцебиений, чрезмерная раздражительность, повышение расхода энергии и температуры тела, увеличение потребления пищи и вместе с тем исхудание. Больные жалуются на общую слабость, нервозность и нарушение сна, а также повышенную потливость и непереносимость жары. Иногда у них появля-

Рис. 87. Больная базедовой болезнью

БрГУ имени А.С. Пушкина

ются боли колющего или сжимающего характера в области сердца, повышается систолическое и снижается диастолическое артериальное давление.

Сосуды кожи при этом заболевании расширяются, и на ощупь она становится теплой и влажной. На коже у некоторых больных появляются участки с отсутствием пигментации. Иногда на коже может возникать крапивница и зуд. Выпадение волос на отдельных участках головы – тоже одно из проявлений базедовой болезни.

Через симпатическую нервную систему избыток гормонов щитовидной железы приводит к появлению таких симптомов, как дрожание пальцев рук, языка и всего туловища (симптом телеграфного столба), а также к чувству беспокойства и страха. Повышенная возбудимость и частые смены настроения сопровождаются потерей способности концентрировать внимание и депрессией.

При гипертиреозе очень сильно страдают глаза. Их характерные изменения – блеск глаз, расширенные глазные щели (возникает впечатление гневного, удивленного или испуганного взгляда), редкое мигание и пигментация век. Могут также возникать боли в глазных яблоках, ощущение «песка в глазах», слезотечение и светобоязнь. На последних стадиях заболевания глазные яблоки выступают из орбит (пучеглазие), веки и конъюнктива отекают и воспаляются, а роговица высыхает. Иногда в глазах появляются язвочки.

У детей часто отсутствует такой классический признак болезни как пучеглазие. Основные ее проявления у детей – это повышенная утомляемость, общая слабость и снижение способности к концентрации внимания. Больные гипертиреозом школьники плохо учатся, и у них наблюдаются резкие перемены в поведении.

Причиной гипертиреоза может служить как первичное поражение самой щитовидной железы вследствие ее воспаления, развития опухоли, действия радиации, так и усиление выделения тиреотропного гормона гипофизом. Поскольку секреция тиреотропина стимулируется гипоталамусом, предполагается, что в основе развития базедовой болезни лежит повышенная активность гипоталамуса. Через гипоталамус на функцию щитовидной железы оказывают воздействие импульсы, поступающие из коры больших полушарий головного мозга. Поэтому тяжелые психические травмы нередко приводят к развитию базедовой болезни.

Среди других заболеваний, связанных с увеличением синтеза гормонов щитовидной железой, часто встречается *узловой токсический зоб*, или токсическая аденома, причиной которой может стать действие радиации. В этом случае в железе образуется один узел *(аденома)* или несколько узлов, которые вызывают повышенную выработку тиреоидных гормонов.

ГУ имени А.С. Пушкина

При гипертиреозе содержание гормонов щитовидной железы в крови может увеличиться до концентраций, вызывающих токсическое (отравляющее) действие. Поэтому резко выраженные формы гипертиреоза называют также тиреотоксикозом.

При слабой форме гипертиреоза отмечается небольшое увеличение расхода энергии в состоянии покоя, возбуждение нервной системы. Легкие формы гипертиреоза нередко встречаются у подростков в период полового созревания, особенно у девочек. Поэтому у них наблюдается непоседливость, а иногда даже несдержанность поведения.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие железы выполняют эндокринную функцию и где они расположены в организме человека?
2. Охарактеризуйте эндокринную, аутокринную и паракринную регуляцию межклеточных отношений в целостном организме.
3. Что такое нейрогормоны и тканевые гормоны?
4. На какие группы делятся гормоны по химическому строению и какие основные функции выполняют гормоны в организме?
5. Каков механизм действия гормонов белково-пептидной, аминокислотной и стероидной групп?
6. Дайте характеристику общим свойствам гормонов.
7. Какая роль в организме тропных гормонов аденогипофиза?
8. Охарактеризуйте эффекторные гормоны аденогипофиза.
9. Какое значение в организме имеют гормоны нейрогипофиза?
10. Как происходит взаимодействие гипоталамуса и гипофиза?
11. Какова роль в организме мелатонина и его предшественника серотонина?
12. Какое влияние в организме оказывают гормоны трийодтиронин и тироксин?
13. Какие нарушения в организме происходят при гипо- и гипертиреозе?

БрГУ имени А. С. Пушкина

Лекция 18. Паращитовидные железы. Вилочковая железа. Поджелудочная железа. Надпочечники. Половые железы

План лекции:

1. Паращитовидные железы. Вилочковая железа. Поджелудочная железа.
2. Гормоны мозгового и коркового вещества надпочечников.
3. Половые железы. Половое созревание.

Основные термины на туркменском языке

1. Агрессивность – agressiwlik; çozuş meýillilik
2. Аппетит – işdä
3. Баланс, равновесие – deňagramlylyk; deňagramlylygy saklama
4. Бегство – gaçmaklyk; çekilmeklik
5. Белочная оболочка (фиброзная оболочка белого цвета) – (fibroz barda ak reňk)
6. Беременность – göwrelilik; hamylalyk
7. Бесплодие – tohumsyzlyk; nesil bolmazlyk; önelgesizlik; çaga dogurmazlyk
8. Борьба – göreş
9. Брачный – nika
10. Бронзовый – bürünç; bürünçden ýasalan; bürünçden edilen
11. Бронхи – bronhlar
12. Вилочковая (зобная) железа – (daşlyk) mäz
13. Возрастной – ýaş; ýaş boýunça
14. Воспаление – çişme
15. Вторичные половые признаки – gaýtadan jyns alamatlary
16. Выносливый – çydamly; dözümli
17. Вялость – sustluk; gowuşgynsyzlyk; keýpsizlik; lellimlik
18. Гермафродитизм – hunsalyk
19. Голодание – açlyk çekme; ajykma
20. Грубеть – ýognamak
21. Грудина – döş süňki
22. Деструктивный (разрушительный) – (ýykýan; ýumurýan; weýran edýän; berbat edýän; haraba öwürýän; zyýanly)
23. Деформироваться – deformirlenmek; formasy üýtgemek
24. Диспропорция – disproporsiýa; proporsiýasyzlyk; deň ölçegde dällik
25. Жажда – teşnelik; suwsamaklyk
26. Желудочно-кишечный тракт – garyň-içege trakty
27. Жирный – ýagly
28. Жировая ткань – ýag dokuma

БрГУ имени А. С. Пушкина

29. Избыток – artykmaç; artyk
30. Извитой (изогнутый в разные стороны) – (dürli tarapa egrem-bugramlyk)
31. Импотенция – impotensiýa; töklük ýagdaýy
32. Искривляться – gyşarmak; egrelmek; bükülmek
33. Истончение (становиться тонким) – (inçe bolmak)
34. Истощение – gowşama; halys bolma; ysgyndai düşme; güýçden gaçma
35. Кастрация – biçme; agta etme
36. Кислота – kislota; turşulyk
37. Кислотность – kislotalylyk; turşülylyk
38. Клетчатка – kletçatka
39. Кома – koma
40. Компенсировать – kompensirlemek; ýerini dolmak; tölemek
41. Конечности – ualuk
42. Концентрический – konsentrik; umumy merkezli
43. Корковое вещество – gabyk madda
44. Кровоснабжение (снабжение кровью) – gana üpjün etme
45. Лактация – laktasiýa
46. Ложный – ýalan
47. Ломкость – döwlegenlik; portluk
48. Материнский инстинкт – ejäniň instinkt
49. Маточная труба – ýatgy turba
50. Менструальный цикл – aýbaşy sikl
51. Многообразный – dürli-dürli; hili; köp dürli; köp görnüşli
52. Мозговое вещество – beýni madda
53. Молозиво – owuz; owuz süýdi
54. Мошонка – tohum haltajygy
55. Мышление – pikirlenme; oýlanma; pikir etme
56. Надпочечники – böwregiň üstündäki mäzler
57. Недоразвитие – ýetişmänlik; ýetik ösmezlik; kemter ösenlik; doly ýetişmänlik
58. Нервозность – gaharjaňlyk; gyzmalyk; girriklik; ganygyzgynlyk
59. Нехватка – ýetmezçilik; kemçilik; gytlyk; azlyk etmeklik
60. Нормализовать – normalaşdyrmak; norma salmak; kadalaşdyrmak
61. Обследование – barlama; derňeme
62. Оволосение (покрытие волосами) – (saç basyrma)
63. Ожог – ýanma; ýanmaklyk; ýanyk
64. Окисление – okislenme; turşama
65. Оплодотворение – tohumlandyrma
66. Островок – aýratyn ýerjagaz; aýratyn bölejik ýer
67. Паратгормон – paratgormon

БрГУ имени А. С. Пушкина

68. Паращитовидные железы – paragalkan görnüşln mäzleri
69. Печень – bagyr
70. Подбородок – eňek; alkym
71. Поджелудочная железа – aşgazanasty mäz
72. Подкожный – deri aşagyndaky; deri astypdaky
73. Поясничный – bil
74. Потеря сознания – özüňden gitme
75. Потребление – ulanylma; peýdalanma; sarp edilme
76. Почечные канальцы – böwrek ýol
77. Превращение – öwürme; üýtgetme; dönderme; öwrülme; dönme; üýtgeme; öwrüliş; özgerme
78. Приступ – güýjeme; tutma
79. Проводимость – geçirijilik
80. Проницаемость – geçirijilik; syzdyryjylyk
81. Просвет – yşyk; yşgalaň; ýagty; ýagty zolak
82. Пузырек – köpüjik; köpürjik
83. Разновидность – başga görnüş; üýtgeşik görnüş
84. Распад – dargama; dökülme; gaçma; pytrama; sökülme
85. Рассасывание – çekilme; gaýtma; aýrylma; çekildirme; gaýtarma; aýyrma; sorup eretme
86. Расщепление – bölme; ýarma; dilme; bölünme; ýarylma; dilinme
87. Реабсорбция (обратное всасывание) – (yzyňa sorma)
88. Рождение – dogulma; dogma; dogluş; dünýä iniş
89. Самопроизвольный – öz-özünden döreýän; öz-özünden ýüze çykýan; öz-özünden bolýan
90. Сахарный диабет (мочеизнурение) – gant keseli
91. Сбалансированный – balansirlenen
92. Семенники – tohumlyklar
93. Семенной каналец – tohum ýol
94. Серозная оболочка (мембрана из соединительной ткани на внутренней поверхности полостей тела) – (içerki üst beden boşluklary birleşdiriji dokuma membrana)
95. Скелет – gaňňyl; skelet; sennik
96. Слизистая оболочка – nemli barda
97. Смешанная функция – garyşyk funksiýa
98. Сопротивляемость – garşylyk görkezmek ukyby; garşylyk görkezijilik
99. Старение – garraýyş; garramaklyk
100. Стимулировать – stimulirlemek; höwes döretmek
101. Стимулятор – stimulýator; höwes döredijі
102. Страдать – ejir çekmek; görgi görmek
103. Судорога – damar çekme

БрГУ имени А.С.Пушкина

104.Суживать – daraltmak
105.Терпимость – çydamlylyk; dözümlilik; çydam etmeklik
106.Толерантный (терпимый) – (çydarly; çekip-çydap bolýan; oňşarly)
107.Тремор (дрожание) – (titreme; galpyldama; sandyrama; galdyrama)
108.Шок – şok
109.Эрекция – ereksiýa
110.Эякуляция (семяизлияние) – (döl goýberme; tohum goýberme)
111.Яичник – ýumurtgalyk
112.Яйцеклетка – erkeklik jyns öýjügi
113.Ясность – aýdyňlyk; açyklyk; äşgärlik; düşnüklilik

1. Паращитовидные железы. Вилочковая железа. Поджелудочная железа

Паращитовидные железы. Обычно у человека имеется две пары паращитовидных, или околощитовидных желез, которые расположены на задней поверхности щитовидной железы (рис. 88). Паращитовидные железы жизненно важны для организма. Их удаление вызывает смерть через несколько дней. Паращитовидные железы секретируют *паратгормон* (паратирин), регулирующий содержание кальция и фосфора в скелете и крови и выделение этих веществ с мочой.

Клетками-мишенями для паратгормона в костной ткани являются преимущественно остеокласты, разрушающие кость. Действуя на кости скелета, паратгормон вызывает выход из них в кровь кальция и фосфора, т.е. он действует противоположно гормону щитовидной железы тиреокальцитонину. Кроме того, паратгормон усиливает всасывание ионов кальция из первичной мочи в кровь в канальцах почек, одновременно уменьшая реабсорбцию ионов фосфора. В результате содержание кальция в крови увеличивается, а фосфора уменьшается.

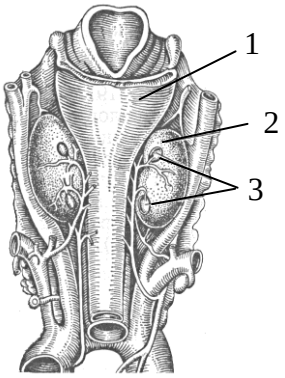

Рис. 88. Расположение паращитовидных желез (вид со спинной стороны): *1* – гортань; *2* – щитовидная железа; *3* – паращитовидные железы

При гипофункции паращитовидных желез уменьшается концентрация кальция в крови, что приводит к резкому повышению возбудимости нервной системы. Наблюдается болезнь *тетания,* характеризующаяся приступами судорог. При дефиците паратгормона у детей нарушается рост костей, зубов, волос, появляются вялость, потеря аппетита, возникают длительные сокращения групп мышц.

При гиперфункции паращитовидных желез избыток паратгормона приводит к повышенному выходу кальция из костей. Кости становятся мягкими, де-

БрГУ имени А.А. Кулешова

формируются и искривляются, в них появляются боли, могут быть переломы. Образуется избыток кальция и фосфора в крови и усиленное удаление их из организма с мочой. В связи с тем, что у больных гиперпаратиреозом много кальция выделяется с мочой, в почках образуются камни. Могут быть приступы почечной колики – сильные боли в поясничной области, кровь в моче. Повышение количества кальция в крови приводит к излишней стимуляции выделения в желудке желудочного сока и может вызвать образование язв, что также проявляется болями в подложечной области.

Вилочковая железа. Вилочковая железа, или зобная железа, или тимус (рис. 89) расположена за грудиной в верхней передней части грудной полости. Состоит из правой и левой долей, соединенных рыхлой клетчаткой. При рождении ребенка масса железы равна 10–15 г, максимальной массы (35–40 г) она достигает к 10–11 годам. После 13 лет происходит постепенное уменьшение железы, и к 66–75 годам масса ее равняется в среднем 6 г. В связи с этим полагают, что тимус стимулирует рост организма и тормозит развитие половой системы. Центральная часть тимуса образована мозговым веществом, а поверхностная часть – корковым. В корковом веществе много лимфоцитов. В мозговой части лимфоцитов значительно меньше. Наиболее характерны здесь концентрически расположенные веретенообразные эпителиальные клетки с большим светлым ядром. Предполагается, что эти клетки синтезируют гормоны вилочковой железы.

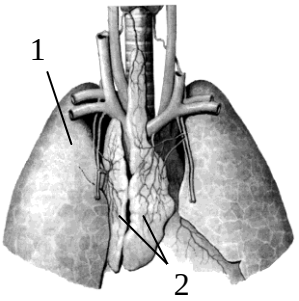

Рис. 89. Тимус:
1 – легкое; 2 – тимус

Тимусу принадлежит важная роль в *иммунной защите организма*. В тимусе происходит созревание одной из разновидностей лейкоцитов – *Т-лимфоцитов*. Это осуществляется с помощью гормонов тимуса, названных *тимозинами*. По химической природе они являются пептидами. Из них наиболее активен α-тимозин и менее активны β-тимозины. Кроме тимозинов в тимусе обнаружены и другие стимуляторы иммунных процессов – тимопоэтины, тимусный гуморальный фактор и другие. Все эти вырабатываемые в тимусе вещества взаимодействуют при регуляции созревания Т-лимфоцитов для обеспечения иммунной защиты организма. В вилочковой железе образуется лимфоцитопоэтин – вещество, участвующее в регуляции образования лимфоцитов.

Поступлению гормонов тимуса в кровь способствует соматотропный гормон гипофиза.

У детей с врожденным недоразвитием тимуса возникает уменьшение содержания лимфоцитов в крови и резко снижается образование защитных белков крови, что приводит к частой гибели от инфекций.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Обнаружены антагонистические взаимоотношения между тимусом и надпочечниками, между тимусом и половыми железами. Усиление секреции глюкокортикоидов корковым веществом надпочечников при стрессе приводит к быстрому уменьшению размеров и массы вилочковой железы. Наоборот, введение гормонов тимуса тормозит развитие и функцию коры надпочечников. Введение гормонов тимуса неполовозрелым животным задерживает наступление полового созревания. В свою очередь половые гормоны, особенно женские половые гормоны, вызывают атрофию вилочковой железы.

Внутрисекреторная функция поджелудочной железы. Поджелудочная железа расположена за желудком, на уровне первого поясничного позвонка и прилегает к аорте и нижней полой вене (рис. 90). Поджелудочная железа является железой со смешанной функцией. Одна ее часть, примерно 90 % от всей массы железы, выполняет внешнесекреторную функцию, т.е. вырабатывает пищеварительный поджелудочный сок, поступающий по протоку в 12-перстную кишку.

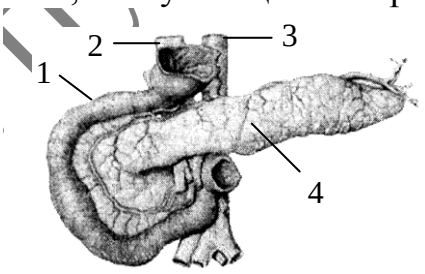

Рис. 90. Расположение поджелудочной железы: *1* – двенадцатиперстная кишка; *2* – нижняя полая вена; *3* – аорта; *4* – поджелудочная железа

Среди секреторного эпителия, вырабатывающего поджелудочный сок, расположены группы клеток – *островки Лангерганса,* в которых синтезируются гормоны. Островки Лангерганса осуществляют внутрисекреторную функцию, выделяя гормоны через межклеточную жидкость в кровь. Островки Лангерганса состоят из клеток 3-х типов: *альфа-клеток, бета-клеток* и *дельта-клеток* (рис. 91). Альфа-клетки вырабатывают гормон *глюкагон,* бета-клетки – *инсулин,* в дельта-клетках синтезируется гормон *соматостатин.*

Инсулин повышает проницаемость мембраны мышечных и жировых клеток для глюкозы, способствует транспорту ее внутрь клеток, где она включается в процессы обмена. Под действием инсулина содержание глюкозы в крови уменьшается, т.к. она переходит в клетки. В клетках печени и в мышечных клетках из глюкозы образуется гликоген, а в клетках жировой ткани – жир. В сердечной и скелетных мышцах инсулин способствует окислению глюкозы до углекислого газа и воды. Он также стимулирует синтез информационной РНК, активирует в печени синтез аминокислот. Инсулин тормозит распад жира, а также способствует синтезу белков.

Инсулиновый аппарат поджелудочной железы развивается очень рано. С возрастом увеличивается общее количество островков Лангерганса, но при пересчете на единицу массы их количество, наоборот, значительно

снижается по мере старения. Также отмечено и возрастное уменьшение секреции гормона в поджелудочной железе.

Гормон *глюкагон* оказывает в организме действие, противоположное эффекту инсулина. Глюкагон стимулирует расщепление гликогена в печени, а также превращение жиров в углеводы, что приводит к повышению концентрации глюкозы в крови. Активность глюкагона усиливается при голодании организма, что увеличивает распад гликогена в печени, выход глюкозы в кровяное русло и поддерживает ее уровень в оптимальных для жизнедеятельности пределах.

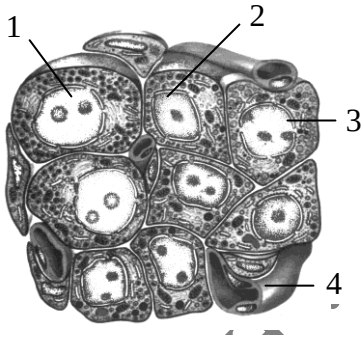

Рис. 91. Схема строения островка Лангерганса:
1 – альфа-клетка; *2* – бета-клетка; *3* – дельта-клетка; *4* – кровеносный капилляр

Возрастание секреции глюкагона и снижение выделения инсулина обнаружено при стрессе.

Гормон *соматостатин* тормозит секрецию глюкагона и инсулина, угнетает высвобождение гормонов клетками слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта.

При гипофункции поджелудочной железы происходит недостаточная выработка инсулина и возникает тяжелое заболевание – *сахарный диабет,* или сахарное мочеизнурение. При диабете увеличивается выделение мочи, организм теряет воду и ощущается постоянная жажда. Углеводы мало используются на энергетические нужды, т.к. почти не поступают из крови в клетки. Содержание глюкозы в крови резко возрастает, и она выводится из организма с мочой. Происходит сильное увеличение использования белков и жиров на энергетические цели. При этом в организме накапливаются продукты неполного окисления жиров и белков, что приводит к повышению кислотности крови. Большое увеличение кислотности крови может вызвать у больного сахарным диабетом диабетическую кому, при которой наблюдается расстройство дыхания, потеря сознания, что может привести к смерти.

Гиперфункция поджелудочной железы встречается достаточно редко вследствие инсулиномы. Инсулинома – это опухоль β-клеток островков Лангерганса, которая приводит к повышенной выработкой инсулина, выраженной гипогликемии, судорогам, потере сознания. При крайней степени гипогликемии может наступить смертельный исход. Устранить данные нарушения можно введением глюкозы и гормонами, повышающими уровень глюкозы, в частности, глюкагоном, адреналином.

2. Гормоны мозгового и коркового вещества надпочечников

Надпочечники – это парные органы, которые располагаются у человека непосредственно над верхними краями почек (рис. 92). Масса надпо-

БрГУ имени А.С. П

чечников достигает максимальных размеров к 20 годам и составляет у взрослого человека около 12–13 г каждый. Надпочечник покрыт соединительнотканной капсулой, от которой внутрь железы отходят тонкие прослойки, разделяющие его корковое вещество на множество эпителиальных тяжей, густо оплетенных капиллярами.

Надпочечники состоят из двух разнородных тканей – *мозгового вещества* и *коркового вещества.* Мозговое вещество и корковое вещество вырабатывают разные гормоны и являются самостоятельными эндокринными железами.

Гормоны мозгового вещества надпочечников. Мозговое вещество находится в центре надпочечника и составляет около 10 % всей его ткани, а остальное занимает окружающий корковый слой. Мозговое вещество состоит из крупных клеток, называемых *хромаффинными.* Хромаффинные клетки встречаются и вне надпочечников – на аорте, на месте разделения крупных артерий, в симпатических узлах. Все они объединяются понятием *«симпатоадреналовая система».* Удаление мозгового вещества надпочечников у животных не приводит к их смерти, т.к. его отсутствие компенсируется функцией вненадпочечниковой хромаффинной ткани.

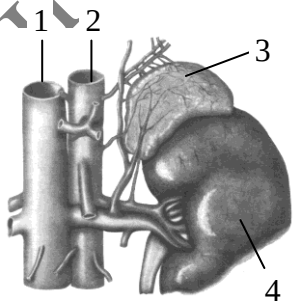

Рис. 92. Левый надпочечник:
1 – нижняя полая вена; *2* – аорта; *3* – надпочечник; *4* – почка

Мозговое вещество надпочечников вырабатывает гормоны *адреналин* и *норадреналин*, часто называемых *катехоламинами.* Секреция адреналина и норадреналина возбуждается симпатическими нервами. Все состояния организма, сопровождающиеся активной деятельностью (эмоциональное возбуждение, мышечная работа и т.д.) усиливают секрецию адреналина. Снижение уровня сахара в крови также стимулирует секрецию адреналина. Центр, регулирующий образование катехоламинов, находится в гипоталамусе, где расположены высшие вегетативные центры.

Физиологические эффекты катехоламинов многообразны. Действие адреналина во многом совпадает с эффектами возбуждения симпатических нервов. Адреналин вызывает распад гликогена в печени до глюкозы, в результате чего уровень глюкозы в крови повышается. В мышцах гликоген распадается под воздействием адреналина до молочной кислоты. Жиры, отложенные про запас в организме, распадаются до жирных кислот.

Адреналин учащает ритм сердечных сокращений, повышает возбудимость и проводимость сердечной мышцы. Он суживает мелкие артерии слизистых оболочек, кожи и внутренних органов (кроме сердца, легких, головного мозга и работающих мышц), что вызывает увеличение артери-

А.С. Пушкина

ального давления. Адреналин угнетает сокращения желудка и тонкого кишечника, расслабляет мускулатуру бронхов и мочевого пузыря. Он расширяет зрачки, повышает чувствительность рецепторов, работоспособность работающих мышц, усиливает потребление кислорода тканями.

Адреналин также вызывает повышение числа лейкоцитов в крови, оказывает выраженное противоаллергическое и противовоспалительное действие, тормозит высвобождение гистамина, серотонина и других медиаторов аллергии и воспаления, понижает чувствительность тканей к этим веществам. Одним из физиологических механизмов ограничения воспалительных и аллергических реакций является повышение секреции адреналина мозговым слоем надпочечников, происходящее при многих острых инфекциях, воспалительных процессах, аллергических реакциях.

Норадреналин преимущественно влияет на мускулатуру стенок мелких артерий, вызывая повышение артериального давления. В отличие от адреналина, повышающего только максимальное (систолическое) давление, норадреналин увеличивает и диастолическое давление. На углеводный обмен и окислительные процессы норадреналин действует значительно слабее, чем адреналин. На гладкие мышцы желудочно-кишечного тракта, мочевого пузыря и мышцу, расширяющую зрачок, норадреналин почти не действует.

И адреналин, и норадреналин способны вызывать тремор – то есть дрожание конечностей, подбородка. Особенно ясно эта реакция проявляется у детей возраста 2–5 лет, при наступлении стрессовой ситуации.

Мозговой слой надпочечника и симпатический отдел нервной системы (симпатоадреналовая система) обеспечивают *готовность организма к защитным реакциям,* требующим активной двигательной деятельности. Эта готовность выражается в усилении функции сердечно-сосудистой системы, повышении образования энергии, торможении желудочно-кишечного тракта, усилении кровоснабжения скелетной мускулатуры и др. Адреналин образно назвали «гормоном для борьбы и бегства». Его секреция резко повышается при стрессовых состояниях, пограничных ситуациях, ощущении опасности, при тревоге, страхе, при травмах, ожогах и шоковых состояниях. В жизни человека мобилизующее свойство симпатоадреналовой системы играет важную роль при подготовке организма к выполнению различных нагрузок, например при спортивных тренировках.

При опухоли в мозговой ткани надпочечника происходит избыточная секреция адреналина и норадреналина. Возникает заболевание, при котором наблюдается гипертония (систолическое давление до 250–300 мм рт. ст.), повышенная возбудимость и быстрая утомляемость, учащение сердцебиений, приступы тревоги, повышенное содержание сахара в крови, а иногда и сахарный диабет.

Корковое вещество надпочечников и его гормоны Корковое вещество, или кора надпочечников, является жизненно важной эндокринной железой. Удаление ее у животных приводит к быстрой смерти. Кора надпочечников состоит из 3-х зон: наружной – *клубочковой*, средней – *пучковой* и внутренней – *сетчатой,* прилежащей к мозговому веществу (рис. 93).

Гормоны коры надпочечников носят общее название *кортикостероиды,* или *кортикоиды.* Всего из коры надпочечников выделено более 40 кортикостероидов, однако только 5-я часть из них является физиологически активными.

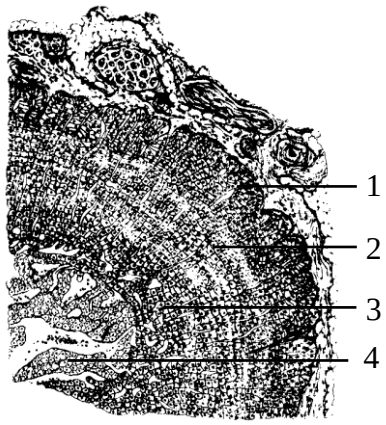

Рис. 93. Строение надпочечника:
1 – клубочковая зона; *2* – пучковая зона; *3* – сетчатая зона; *4* – мозговое вещество

На основании биологического эффекта гормоны коры надпочечников разделяют на три группы: 1) *минералокортикоиды,* выделяемые клубочковой зоной, и влияющие главным образом на минеральный и водный обмен; 2) *глюкокортикоиды,* образующиеся преимущественно в пучковой зоне и воздействующие на обмен углеводов, белков и жиров; 3) *аналоги половых гормонов* (андрогены и эстрогены), вырабатывающиеся в сетчатой зоне.

Минералокортикоиды – жизненно важные гормоны, регулирующие обмен минеральных веществ и воды в организме. Основной гормон этой группы – *альдостерон.* Под его воздействием выведение из организма натрия с мочой уменьшается, а калия увеличивается. Вместе с натрием в организме задерживается вода.

При избыточной секреции минералокортикоидов происходит чрезмерная задержка в организме натрия и выведение из него калия. В результате нарушения натрий-калиевого баланса появляется избыток воды в организме, повышается артериальное давление, возникает воспаление почек и суставов.

Недостаток минералокортикоидов вызывает удаление с мочой натрия и обезвоживание организма, а также накопление в тканях калия, что может привести к смерти. У человека с пониженным уровнем альдостерона могут проявляться также и другие симптомы. Для нормальной работы нервной системы должна быть достаточная концентрация ионов натрия снаружи клеточный мембраны и необходимый запас ионов калия внутри клетки. Они должны быть сбалансированы. Если этот баланс нарушен потерей натрия и задержкой калия, нервная система не сможет нормально генерировать и проводить нервные (электрические) импульсы и

БрГУ им

функционировать на нормальном уровне. Это может проявляться в подергивании мышц, сердечной аритмии и ряде других симптомов.

При хронической диспропорции натрия – калия, у человека развивается парадоксальный зрачковый эффект**.** В норме, при освещении глаза ярким светом зрачок сужается. Это сужение зрачка должно поддерживаться не менее 30 секунд. У людей с дефицитом альдостерона (особенно в стадии истощения надпочечников) могут быть обнаружены один из следующих эффектов:

1. Размер зрачков будет колебаться (флюктуировать) в ответ на свет. Это действительное расширение и сжатие, а не мелкое дрожание.

2. Зрачки сначала сужаются на свет, но затем ненормально расширяются при продолжении стимуляции светом более 30 секунд. Такие люди часто жалуются на чувствительность глаз к свету (например, при выходе из помещения наружу в солнечный день) или носят темные очки вне помещения или даже в помещении при ярком свете.

Глюкокортикоиды обладают мощным воздействием на обмен веществ. Свое название они получили из-за способности стимулировать образование глюкозы и гликогена в печени и повышать уровень глюкозы в крови. Основной глюкокортикоид организма человека – *кортизол,* или гидрокортизон, и в меньшей степени кортикостерон. Под влиянием глюкокортикоидов увеличивается распад белков и жиров и образование из продуктов распада глюкозы. Кортизол работает в паре с инсулином, вырабатываемым поджелудочной железой, обеспечивая достаточное количество глюкозы для клеток, где из нее высвобождается энергия. Кортизол обеспечивает достаточное количество глюкозы в крови, в то время как инсулин обеспечивает проницаемость мембран клеток для глюкозы, способствуя ее переходу в них. Если организм переживает стресс любого вида, то различные ткани и органы нуждаются в большем количестве глюкозы для выработки повышенного количества энергии.

Глюкокортикоиды регулируют водно-солевой обмен, увеличивая выведение воды из организма с мочой.

Глюкокортикоиды оказывают значительное влияние на клеточный и гуморальный иммунитет. При уменьшении содержания глюкокортикоидов в крови происходит увеличение тимуса и лимфатических узлов. Введение глюкокортикоидов нормализует функцию этих органов.

Глюкокортикоиды влияют на функции сердечно-сосудистой и центральной нервной систем, улучшают работу органов чувств, усиливают эффекты других гормонов. Они обладают противовоспалительным и противоаллергическим действием, способствуют повышению сопротивляемости организма к различным вредным воздействиям, играют важную роль в приспособлении организма к мышечной работе.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Канадским ученым Гансом Селье было установлено, что глюкокортикоиды необходимы для приспособления организма к действию стрессовых раздражителей. В отсутствие или при значительном дефиците этих гормонов стресс может привести к гибели организма. Поскольку глюкокортикоиды имеют важнейшее значение для адаптации организма, их часто называют *адаптивными гормонами*.

Кортизол влияет на поведение, настроение, возбудимость и электрическую активность нейронов мозга. Изменение поведения часто наблюдается в случаях излишка или недостатка кортизола. Например, расстройства сна часто бывают как при низком, так и при высоком уровне кортизола. Симптомы проявления недостаточной функции надпочечников часто включают повышенную нервозность, уменьшенную терпимость, снижение ясности мышления, и ухудшение памяти. Это происходит оттого, что мозг страдает как от избытка, так и нехватки кортизола.

Избыток кортизола приводит к серьезному нарушению обмена веществ, т.к. вызывает чрезмерное превращение белков в углеводы. Это состояние, известное как болезнь Иценко – Кушинга, характеризуется потерей мышечной массы, увеличением глюкозы в крови и снижением поступления ее в ткани, а также деминерализацией костей. У больных развивается центральное ожирение (накопление жира в центральной части тела), лицо приобретает «лунообразный вид», при этом руки и ноги становятся тоньше из-за потери мышечной массы. Происходит истончение кожи и усиливается ломкость капилляров, приводящие к легкому и часто спонтанному образованию синяков.

В сетчатой зоне коры надпочечников у людей обоего пола вырабатываются аналоги гормонов мужских и женских половых желез. Мужские половые гормоны, или *андрогены,* вырабатывающиеся в коре надпочечников, не обладают биологической активностью, но могут превращаться в активные формы и участвовать в развитии мужских половых органов и формировании вторичных мужских половых признаков тела. У мужчин надпочечники обеспечивают вторичный источник тестостерона и вырабатывают небольшое количество женских гормонов эстрогенов.

Женские половые гормоны – *эстрогены* и *прогестерон* в нормальных условиях в коре надпочечников вырабатываются в незначительных количествах. Эстрогены принимают участие в формировании женских вторичных половых признаков. Прогестерон оказывает влияние на матку, подготавливая ее к зачатию и к внедрению в ее слизистую оболочку оплодотворенной яйцеклетки. Половые гормоны надпочечников играют важную роль в детском и старческом возрасте, когда гормональная функция половых желез невелика.

БрГУ имени А.С. Пушкина

При опухоли сетчатой зоны коры надпочечников часто наблюдается избыточная секреция андрогенов и эстрогенов. Увеличение содержания андрогенов у женщин приводит к маскулинизации, т.е. к появлению вторичных мужских половых признаков. Развивается мускулатура, уменьшается подкожный жировой слой на бедрах, редуцируются молочные железы, нарушается менструальный цикл. Голос у таких женщин грубеет, начинают расти усы и борода (рис. 94).

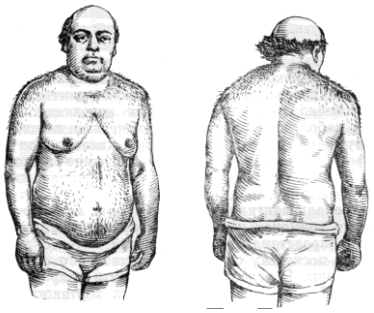

Рис. 94. Больная с опухолью сетчатой зоны коры надпочечников

У мужчин повышенная секреция эстрогенов приводит к феминизации, т.е. появлению вторичных женских половых признаков. Увеличиваются молочные железы, подкожный жировой слой на бедрах, исчезают усы и борода, атрофируются семенники.

Хроническая недостаточность функции коры надпочечников приводит к бронзовой болезни (болезни Аддисона), проявляющейся в бронзовой окраске кожи, падении артериального давления (иногда до 70/30 мм рт. ст.), потере аппетита. Люди с гипофункцией надпочечников часто выглядят и функционируют нормально. У них нет очевидных признаков какого-либо заболевания, и все же они чувствуют себя не слишком хорошо и живут с ощущением болезни или ощущения «все в сером цвете». Они часто употребляют кофе, колу, сахар и другие стимуляторы, чтобы начать день с утра и поддержать себя в течение дня. Эти люди могут казаться ленивыми и слабо мотивированными, или же потерявшими свои амбиции. Однако на самом деле все наоборот: они вынуждены даже для выполнения ежедневных задач заставлять себя намного упорнее, чем люди со здоровой функцией надпочечников.

Надпочечники также оказывают влияние на психическое состояние. В результате у людей с гипофункцией надпочечников наблюдается тенденция к повышенным страхам, тревоге и депрессии, периодам неясности мышления, увеличению проблем с концентрацией внимания и памятью. Они зачастую менее толерантны и легче выходят из себя. Когда надпочечники не выделяют достаточного количества гормонов, также вероятно развитие бессонницы.

Секреция гормонов коры надпочечников регулируется гипофизом и гипоталамусом. Кортиколиберин, образованный в гипофизотропной зоне гипоталамуса, поступает в гипофиз и вызывает выделение АКТГ (адренокортикотропного гормона). АКТГ доставляется кровью к коре надпочечников, где он стимулирует синтез и секрецию кортикостероидов. Образование кортиколиберина в гипоталамусе находится под контролем высших отделов ЦНС, которые получают и перерабатывают сигналы, поступающие в орга-

БрГУ имени А.С. Пу

низм из внешней и внутренней среды. На секреторной активности коры надпочечников отражаются эмоциональное состояние и поведение человека.

3. Половые железы. Половое созревание

Половые железы являются парными органами. В мужском организме они представлены *семенниками,* или *яичками*, в женском организме – *яичниками.* Половые железы относятся к железам со смешанной функцией. За счет внешнесекреторной функции этих желез образуются половые клетки. Внутрисекреторная функция заключается в выработке половых гормонов.

Мужские половые железы. Семенники закладываются на ранних этапах развития плода в организме матери под влиянием Y-хромосомы. Основными функциями семенников плода являются: 1) выработка фактора, направляющего формирование структур половых органов по мужскому типу; 2) секреция гормона тестостерона, под влиянием которого происходит развитие половых органов, а также настройка гипоталамуса на «мужской'» тип секреции гонадолиберина.

Семенники снаружи покрыты серозной оболочкой, под которой расположена белочная оболочка. От белочной оболочки отходят перегородки, разделяющие семенник на дольки. На поперечном разрезе семенника хорошо видно, что между перегородками расположены извитые семенные канальцы, впадающие в семявыносящие канальцы, которые в свою очередь впадают в придаток семенника (рис. 95).

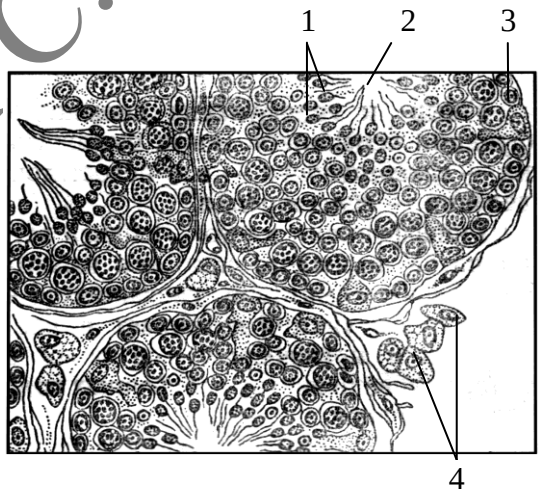

Рис. 95. Строение семенника:
1 – сперматозоиды; *2* – просвет извитого семенного канальца; *3* – клетки Сертоли; *4* – клетки Лейдига

Извитые семенные канальцы – это структурная и функциональная единица мужской половой железы. Общая их длина около 250 м. Стенка канальца выстлана *клетками Сертоли.* Между ними, а также ближе к просвету канальца расположены клетки, из которых формируются зрелые сперматозоиды. В клетках Сертоли образуется белок, необходимый для концентрирования и транспорта половых гормонов.

Для нормального образования сперматозоидов температура семенника должна быть 32–34 °С. Этому способствует анатомическое положение семенников: они вынесены из брюшной полости в мошонку. Если в результате дефекта развития яички не опустились в мошонку, а остались в брюшной полости, где температура выше, то образования сперматозоидов не происходит.

мени А. С. Пушкина

Гормональная функция семенников осуществляется *клетками Лейдига*, расположенными между семенными канальцами. Клетки Лейдига секретируют мужские половые гормоны – *андрогены,* 90 % которых составляет тестостерон. По химической природе все андрогены являются стероидами. Исходным продуктом для их синтеза является холестерин. В семенниках вырабатывается и небольшое количество женских половых гормонов – эстрогенов.

Тестостерон влияет на формирование половых признаков. Это наглядно проявляется при удалении половых желез (кастрации). Если кастрация произведена задолго до половой зрелости, то половые органы не достигают зрелого состояния. Наряду с этим не развиваются *вторичные половые признаки.* Вторичные половые признаки – это особенности половозрелого организма, не связанные непосредственно с половой функцией, но являющиеся характерными отличиями мужского или женского организма. Вторичными половыми признаками мужчин являются: большее оволосение лица и тела, меньшее количество жира и большее развитие мышц, более низкий тембр голоса, развитие скелета по мужскому типу (более широкие плечи и узкий таз).

Благодаря тестостерону у мужчин растет борода и увеличивается вероятность облысения, становится низким голос. После кастрации половозрелого организма некоторые вторичные половые признаки сохраняются, а некоторые – утрачиваются. При врожденном дефекте развития семенников у лиц мужского пола наружные половые органы формируются по женскому типу (мужской ложный гермафродитизм).

Уровень тестостерона понижается у людей, чрезмерно употребляющих алкоголь, а также у курящих. Более низким становится уровень тестостерона у мужчин в 50–60 летнем возрасте, и они становятся менее агрессивными и охотнее нянчатся с детьми или другими своими родственниками.

При недостаточной секреции андрогенов в молодом возрасте окостенение хрящей запаздывает, и продолжительность роста костей увеличивается. В результате конечности становятся непропорционально длинными.

Андрогены *усиливают синтез белка* в печени, почках и особенно в мышцах. Полученные синтетическим путем мужские половые гормоны применяют в медицине для лечения дистрофий у детей, сопровождающихся недоразвитием мышечной массы.

Тестостерон оказывает выраженное влияние на центральную нервную систему и высшую нервную деятельность. Воздействие тестостерона на мозговые структуры необходимо для первого проявления *полового инстинкта.* Андрогены играют важнейшую роль в регуляции сексуального поведения и возникновении сексуальных интересов и влечения. Тестосте-

рон ответственен за подъем сексуальной энергии и сексуальный отклик, причем как у мужчин, так и у женщин.

В опытах на животных показано, что андрогены активно воздействуют на эмоциональную сферу, в частности усиливают агрессивность самцов, особенно в брачный период. Давно известно, что кастрация сельскохозяйственных животных делает их спокойными и выносливыми.

Регуляция образования сперматозоидов и секреции гормонов в семенниках осуществляется гипоталамо-гипофизарной системой. Для того чтобы уровень тестостерона удерживался в норме, мужчине нужна физическая нагрузка.

Гипофункция семенников в детском и подростковом возрасте проявляется в снижении образования и действия андрогенов, приводящем к недоразвитию половых органов, вторичных половых признаков и бесплодию. Гипофункция мужских половых желез может развиться после нормального периода полового развития организма в более позднем возрасте в результате деструктивно-воспалительных процессов в семенниках. Она характеризуется ослаблением и даже исчезновением вторичных половых признаков, уменьшением оволосения на лице и теле, уменьшением семенников, прогрессирующим нарушением половых функций (эрекции, эякуляции), приводящих к импотенции и бесплодию.

Гиперфункция семенников развивается в результате гормонально-активных доброкачественных или злокачественных опухолей либо увеличения железистой ткани яичек. Сопровождается преждевременным (до 9–10 лет) половым созреванием и проявляется преждевременной гипертрофией наружных и внутренних половых органов, ранним и более сильным развитием вторичных половых признаков.

Женские половые железы. Женские половые железы – яичники – это парные органы, выполняющие как внешнесекреторную, так и внутрисекреторную функцию. Внешнесекреторная функция заключается в созревании яйцеклеток, а внутрисекреторная – в выработке женских половых гормонов, выделяющихся непосредственно в кровь.

Яичники взрослой женщины – это небольшие органы, массой 6–8 г каждый. Они расположены в малом тазу, по обеим сторонам матки. Снаружи яичник покрыт одним слоем эпителиальных клеток (рис. 96). Под ним расположено корковое вещество, в котором находятся яйцевые фолликулы и желтые тела на различных стадиях развития. Центр яичника занимает мозговое вещество, которое состоит из рыхлой соединительной ткани и содержит кровеносные и лимфатические сосуды и нервы.

Структурной и функциональной единицей яичника является *фолликул*, представляющий собой пузырек, в котором созревает яйцеклетка. В яичнике новорожденной девочки содержится от 40 000 до 400 000 первич-

ных фолликулов, однако, полное развитие получают на протяжении всей жизни женщины только 400–500 фолликулов. По мере созревания фолликул увеличивается почти в 100 раз. Зрелый фолликул называют *граафовым пузырьком*. Полость зрелого фолликула заполнена фолликулярной жидкостью.

Созревший фолликул выступает над поверхностью коркового слоя яичника, затем разрывается и из него вместе с фолликулярной жидкостью выбрасывается зрелая яйцеклетка. Из остатков фолликула образуется *желтое тело*, которое является временной железой внутренней секреции. Если оплодотворения яйцеклетки не произошло и не наступила беременность, то желтое тело функционирует 10–12 дней, а затем рассасывается. Если возникла беременность, то желтое тело сохраняется длительное время.

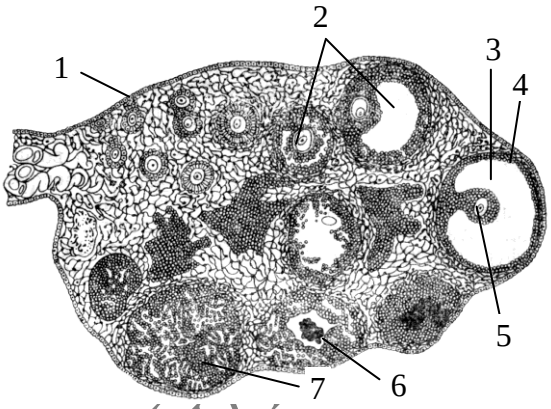

Рис. 96. Строение яичника:
1 – слой эпителиальных клеток; *2* – фолликулы на разных стадиях развития; *3* – граафов пузырек; *4* – стенка граафова пузырька; *5* – созревшая яйцеклетка; *6* – свежее желтое тело; *7* – зрелое желтое тело

Клетками стенки граафова пузырька вырабатываются гормоны – *эстрогены*, а желтым телом – гормон *прогестерон*. Из группы эстрогенов основным гормоном является *эстрадиол*. Меньшее значение имеют малоактивные *эстрон* и *эстриол*. Под воздействием эстрогенов происходит рост яйцеводов и матки, разрастаются их мышечные оболочки и железистые клетки. Эстрогены способствуют окостенению хрящей. Поэтому при раннем половом созревании рост девочек останавливается раньше, а при замедлении полового созревания формируются более длинные конечности.

Эстрогены обеспечивают развитие женских вторичных половых признаков. Вторичными половыми признаками женщин являются: меньшее оволосение лица и тела, более высокий тембр голоса, меньшее развитие мускулатуры и большее развитие жировой ткани, формирование скелета по женскому типу (узкие плечи, широкий таз).

Кроме того, эстрогены обладают выраженным воздействием на высшую нервную деятельность, способствуя формированию полового инстинкта. Благодаря эстрогену взрослая женщина сохраняет молодость и красоту, хорошее состояние кожи и позитивное отношение к жизни. Если количество эстрогена в женском организме соответствует норме, женщина, как правило, чувствует себя замечательно и зачастую выглядит моложе своих сверстниц с нарушенным гормональным фоном. Эстрогены облада-

БрГУ имени А.С.

ют успокаивающим и улучшающим память действием. Повышение уровня эстрогенов улучшает настроение и общее самочувствие. Предполагается, что именно чрезвычайно низкий уровень эстрадиола является причиной депрессий в период менопаузы.

Гормон желтого тела – прогестерон стимулирует процессы, обеспечивающие прикрепление оплодотворенной яйцеклетки в стенке матки и сохранение зародыша и плода до наступления родов. Под влиянием прогестерона и эстрогенов слизистая оболочка матки разрастается, в результате чего в неё может внедриться оплодотворенная яйцеклетка. Усиливается деятельность маточных желез, секрет которых служит для питания развивающегося зародыша. После предварительного воздействия эстрогенов на молочные железы прогестерон активирует в них развитие железистой ткани.

Прогестерон снижает возбудимость некоторых участков головного мозга. Этот гормон вызывает *материнский инстинкт*, а также повышение аппетита и отложение жира во время беременности. Благодаря прогестерону женщина не только физически готовится к рождению ребенка, но и переживает психические изменения. Уровень прогестерона в крови у женщины повышается, когда она видит маленьких детей.

Прогестерон расслабляет мускулатуру матки и делает нечувствительной к веществам, возбуждающим ее сокращения. Все это способствует полноценному протеканию беременности. Если по какой-либо причине во время беременности прекращается секреция прогестерона, то происходит внутриутробная гибель плода и его рассасывание на ранних стадиях беременности или выкидыш в более поздние сроки.

Выделение женских половых гормонов, а также гонадотропных гормонов у зрелой женщины характеризуется цикличностью.

В яичнике образуется также небольшое количество мужского полового гормона тестостерона. Предполагают, что тестостерон в женском организме влияет на формирование некоторых вторичных половых признаков, стимулирует половое созревание и поведение.

Гипофункция яичников у женщин – это целый комплекс патологических состояний. Яичники не обеспечивают нормальный менструальный цикл, так как происходит снижение выработки соответствующих гормонов. При этом фолликулы плохо созревают, желтое тело не формируется. Овуляция практически не наступает, что сопровождается бесплодием. Вырабатываемые яичниками гормоны участвуют не только в выполнении женщиной ее детородной роли. Они влияют на работу сердечно-сосудистой, нервной, опорно-двигательной систем, кожи и т. д., отвечая за нормальное функционирование организма в целом. Яичники взаимодействуют по типу обратной связи с гипоталамусом, гипофизом, надпочечни-

ГУ имени А.С. Пушкина

ками, щитовидной железой и ЦНС. Поэтому при наличии гипофункции яичников может страдать весь женский организм.

Гиперфункция яичников у женщин встречается значительно реже. При гиперфункции яичников вырабатывается большее число гормонов, чем необходимо организму женщины. Симптомы гиперфункции яичников выражены слабо или отсутствуют совсем. Чаще всего женщина замечает сбой менструального цикла. При обследовании обнаруживается увеличение яичников.

Поскольку в яичниках вырабатываются не только эстрогены, но и андрогены, то в случае гиперфункции обычно преобладает один из вырабатываемых гормонов. При избытке андрогенов у женщин возможно появление мужских признаков, при преобладании женских гормонов наступает преждевременное старение, женщина выглядит значительно старше своего возраста.

Женский половой цикл. С наступлением половой зрелости в половых органах женского организма человека и других млекопитающих возникают периодические изменения, получившие название *полового цикла*. Его регуляция осуществляется эндокринной системой. Во время каждого цикла происходит созревание одного, а иногда нескольких фолликулов, содержащих созревающие яйцеклетки. Выход из фолликула зрелой, способной к оплодотворению яйцеклетки, называется *овуляцией.* Параллельно с созреванием фолликула во время цикла возникают изменения в слизистой оболочке половых органов. Достигая определенного максимального уровня, эти изменения вновь подвергаются обратному развитию.

При всем разнообразии половой цикл состоит из нескольких периодов: предовуляционного, овуляционного, послеовуляционного и периода покоя.

В *предовуляционном периоде* происходит увеличение обычно одного из фолликулов, одновременно разрастается эпителий матки. Предовуляционные изменения возникают вследствие повышения секреции аденогипофизом фолликулостимулирующего гормона, который активизирует внутрисекреторную функцию яичников, в результате чего усиливается выработка эстрогенов (рис. 97). Под воздействием эстрогенов слизистая оболочка матки и ее железы разрастаются, усиливаются сокращения мышечного слоя матки. За несколько дней до овуляции уровень ФСГ снижается до минимальных величин, а затем наступает резкий подъем, достигающий максимума в период овуляции.

Содержание лютеинизирующего гормона начинает резко нарастать за несколько дней до овуляции, достигая пика в период разрыва фолликула. После этого его содержание в крови очень быстро уменьшается.

В *овуляционном периоде* происходит овуляция, т.е. разрыв фолликула и выход из него зрелой, способной к оплодотворению яйцеклетки. Биологическая надежность воспроизведения вида у человека обеспечивается огромным количеством яйцеклеток, достигающим в препубертатном возрасте 300 тысяч. Однако в каждом овуляционном периоде из 10–15 одновременно растущих фолликулов до конца созревает и овулирует лишь один.

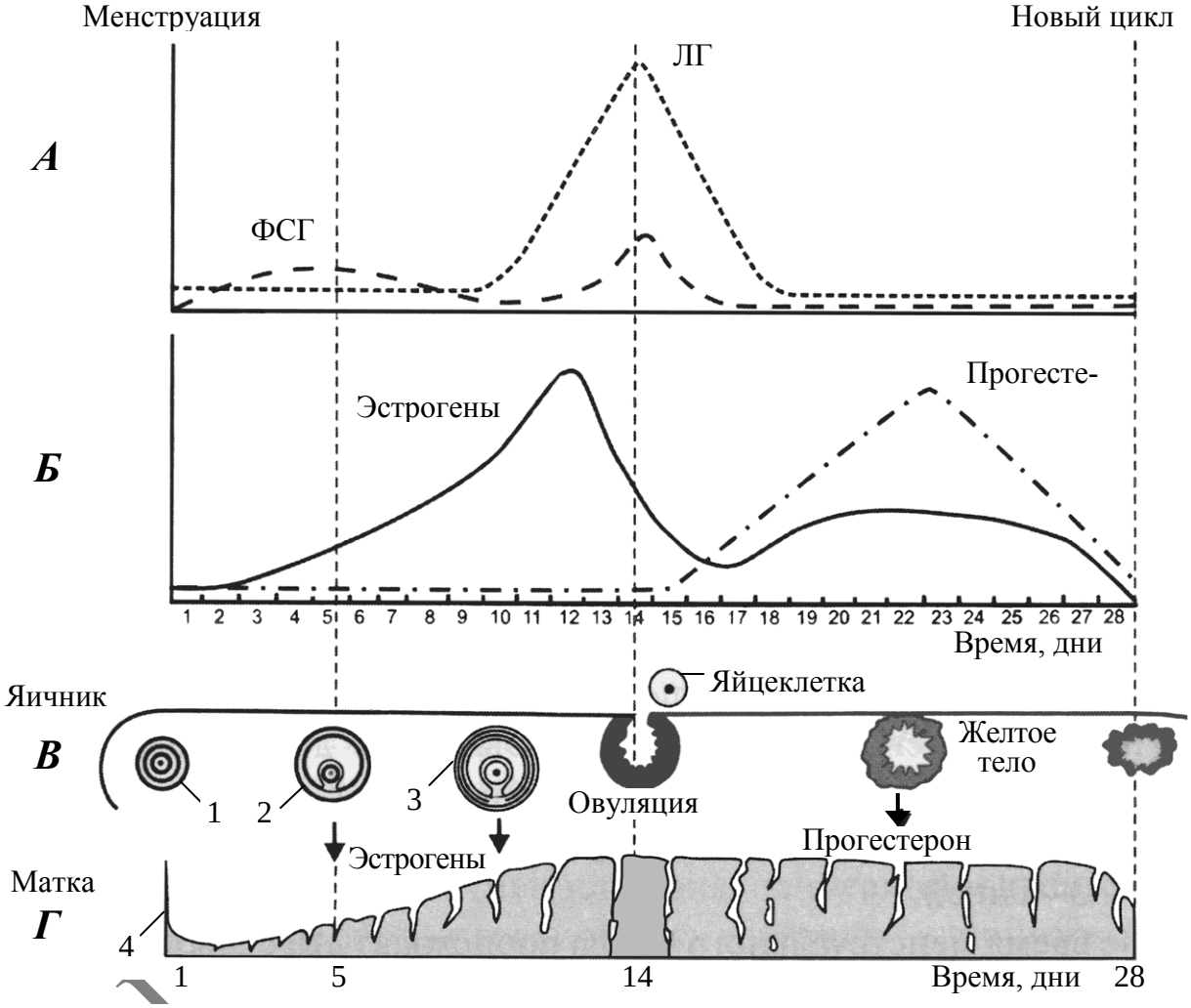

Рис. 97. Изменения концентрации в крови гонадотропных гормонов гипофиза (*А*), женских половых гормонов (*Б*), развитие фолликулов и желтого тела в яичнике (*В*) и толщина слизистой оболочки матки (*Г*) на протяжении менструального цикла женщины:

1 – первичный фолликул; *2, 3* – развивающиеся фолликулы; *4* – толщина слизистой оболочки матки. *ФСГ* – фолликулостимулирующий гормон; *ЛГ* – лютеинизирующий гормон

Во время овуляции усиливается приток крови к маточным трубам (яйцеводам), возникает напряжение их гладкомышечных волокон, происходит движение ресничек эпителиальных клеток, выстилающих изнутри

маточные грубы. Брюшной конец маточной трубы открывается и во время овуляции может плотно соприкасаться с яичником. Это обычно способствует после разрыва фолликула попаданию зрелой яйцеклетки и фолликулярной жидкости в маточную трубу. Последующие попеременные сокращения мышечных волокон маточной трубы продвигают созревшую яйцеклетку в сторону матки. Время прохождения яйцеклетки по трубе до матки составляет у женщины около 3 суток.

По мере приближения момента овуляции и, особенно в период овуляции происходит перестройка функций половых органов и организма в целом. Эти изменения возникают под влиянием эстрогенов, образующихся в фолликулах. Изменение гормональной функции яичников отражается на базальной температуре тела (измеряемой в прямой кишке). Как правило, до овуляции базальная температура колеблется в пределах 36,1–36,8 °С, а на 1-й или 2-й день после овуляции она скачкообразно повышается на 0,6–0,8 °С, удерживаясь на таком уровне фактически до наступления менструации. Для определения срока овуляции базальную температуру измеряют ежедневно, утром после сна в одно и то же время, одним и тем же медицинским термометром.

Вышедшая из фолликула яйцеклетка может быть оплодотворена. Оплодотворение возникает лишь в том случае, если половой акт произойдет незадолго до овуляции или вскоре после нее. Если оплодотворение не произошло, то наступает следующий период полового цикла – *послеовуляционный.* Он наступает, когда на месте лопнувшего фолликула вслед за овуляцией образуется желтое тело, которое развивается из стенок опустевшего фолликула. Разрыв фолликула уменьшает количество секретируемых эстрогенов (рис. 97).

Желтое тело является временной железой внутренней секреции, вырабатывающей гормон прогестерон. Под влиянием прогестерона уменьшается выделение аденогипофизом фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов. Снижение концентрации в крови ЛГ приводит к тому, что спустя несколько суток желтое тело начинает рассасываться и полость бывшего фолликула заполняется соединительной тканью. При этом уменьшается, а затем прекращается выработка прогестерона (рис. 97). Убыль ФСГ приводит к уменьшению образования в яичниках эстрогенов. Неоплодотворенная яйцеклетка остается в половых путях женщины в течение нескольких дней и затем погибает.

Если же произошло оплодотворение яйцеклетки, желтое тело не рассасывается, а увеличивается в размерах, активно функционирует, и его часто называют желтым телом беременности.

Снижение концентрации в крови прогестерона и эстрогенов вследствие рассасывания желтого тела вызывает изменение кровообращения в

сосудах слизистой оболочки матки. Застой крови в сосудах и замедление кровотока приводит к повышению давления внутри сосудов, стенки их разрываются и начинается кровотечение. Одновременно возникают тонические сокращения маточной мускулатуры, приводящие к отторжению слизистой оболочки матки. Выведение из организма частей слизистой оболочки вместе с кровью называется менструацией. Средняя продолжительность менструации 2–3 суток.

Вслед за послеовуляционым периодом наступает период *межовуляционного покоя.* В это время фолликулы относительно малы, слизистая оболочка матки тонкая и содержит меньше кровеносных капилляров. Период покоя переходит в предовуляционный период следующего полового цикла. В яичниках начинают развиваться новые фолликулы и снова возрастает секреция эстрогенов.

У женщин половой цикл принято называть *менструальным циклом*. Его принято считать от первого дня наступившей менструации до первого дня следующей менструации. Длительность менструального цикла у женщин 18–45 лет, т.е. детородною возраста, бывает в пределах от 21 до 35 суток. Лучшим считается менструальный цикл, продолжающийся 28 суток, т.к. при этом наблюдается наиболее постоянная периодичность циклических изменений. Начинаются менструальные циклы в периоде полового созревания, т.е. в 11–16 лет, и прекращаются в 45–50 лет.

Изменения концентрации гонадотропных и половых гормонов в плазме крови женщины на протяжении менструального цикла могут оказывать заметное влияние на ее поведение. У некоторых женщин перед менструацией усиливается возбудимость нервной системы, повышается вспыльчивость и раздражительность.

Внутрисекреторные процессы во время беременности и лактации. Для наступления беременности созревшая яйцеклетка, выйдя из фолликула яичника и оказавшись в брюшной полости, должна попасть в маточную трубу, встретиться там со сперматозоидом и оплодотвориться. Образовавшаяся зигота должна начать делиться и одновременно продвигаться благодаря сокращениям маточной трубы и движениям ресничек ее эпителия в матку, чтобы затем прикрепиться и внедриться в слизистую оболочку. С этого момента наступает беременность.

Начало и развитие беременности сопровождаются гормональными изменениями в материнском организме. Как только зародыш прикрепляется к стенке матки клетки его наружной оболочки – хориона начинают активно вырабатывать хорионический гонадотропин человека (ХГЧ). Секреция ХГЧ необходима для сохранения и поддержания беременности, т.к. он контролирует выработку важнейших гормонов беременности – прогестерона и эстрогенов. При существенном дефиците ХГЧ эмбрион открепляет-

ся от матки и происходит выкидыш. Концентрация ХГЧ в крови у беременной нарастает и достигает максимума к 10–11 неделе беременности, затем немного уменьшается и остается постоянной до родов.

Клетки хориона вырабатывают также гормон соматомаммотропин, который вызывает рост молочных желез.

Сложный комплекс гормонов и других гормоноподобных веществ выделяет в материнский организм плацента. Она начинает формироваться со 2-й недели беременности и достигает пика развития к 36–37 неделям.

Плацента продуцирует огромное количество эстрогенов, включая эстрадиол, эстрон и эстриол. Их количество составляет от 50 до 100 мг ежедневно, тогда как продукция эстрогенов, вырабатываемых яичниками небеременной женщины – менее 1 мг в сутки. Большая часть эстрогенов секретируется в материнскую кровь, но значительная их часть поступает также в кровь плода.

Гормон прогестерон, обеспечивающий нормальное протекание беременности, секретируется на начальных ее сроках в желтом теле, которое образовалось в яичнике на месте лопнувшего при овуляции фолликула. Спустя 12 недель беременности плацента становится главным местом продукции прогестерона. Большая его часть секретируется в кровь матери и поддерживает тонус мускулатуры матки, а также обеспечивает подавление материнского клеточного иммунного ответа на образующиеся у плода антигены. Прогестерон в значительных количествах поступает и к плоду, где концентрация его в крови плода в 7 раз выше, чем в материнской крови. У плода плацентарный прогестерон используется как субстрат для синтеза собственных стероидных гормонов.

В плаценте вырабатываются гипофизарно-подобные гормоны, характерные только для беременности. Наиболее важными для регуляции эндокринных функций плаценты, поддержания беременности и развития плода являются человеческий хорионический гонадотропин, человеческий хорионический соматомаммотропин (плацентарный лактоген) и плацентарный кортикотропин.

В плаценте продуцируются и нейропептиды – тиреолиберин, кортиколиберин, соматолиберин и соматостатин, подобные нейрогормонам гипоталамуса.

Возникновение и развитие беременности сопровождаются изменениями деятельности многих эндокринных желез. Передняя доля гипофиза увеличивается при беременности в 2–3 раза, что отражается на его функции. Резко угнетается секреция фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов и, наоборот, в 5–10 раз возрастает к окончанию беременности продукция пролактина. Содержание соматотропного гормона в крови беременной женщины слегка повышается в конце беременности, а

БРГ

концентрация тиреотропного гормона начинает повышаться вскоре после наступления беременности и достигает максимума перед родами. Также повышается концентрация адренокортикотропного гормона.

Синтез окситоцина в задней доле гипофиза достигает максимума в конце беременности и при родах. Считается, что его выброс в конце доношенной беременности является пусковым механизмом начала родовых схваток.

У большинства женщин во время беременности увеличиваются размеры щитовидной железы и повышается концентрация в крови тироксина и трийодтиронина.

Функционирование паращитовидных желез несколько снижено, что может сопровождаться нарушениями обмена кальция, проявляющимися в судорожных явлениях в мышцах, повышенной потребности в кальции (некоторые беременные женщины хотят съесть мел).

Во время беременности увеличивается кора надпочечников и возрастает в ней кровоток, что приводит к усиленной продукции глюкокортикоидов и минералокортикоидов.

Уже в середине беременности грудные железы готовы к кормлению, но выделению молока препятствуют гормоны плаценты. После ее отделения от матки уровень плацентарного прогестерона, эстрогенов и хорионического гонадотропина падает, что и запускает лактацию. *Лактация* – сложный физиологический процесс, регулируемый различными гормонами, основными из которых являются пролактин, окситоцин и плацентарный лактоген (соматомаммотропин). Также имеет значение нормальная секреция эстрогенов.

Основным органом-мишенью пролактина являются молочные железы. Пролактин необходим для осуществления лактации. Он повышает секрецию молозива, способствует созреванию молозива и превращению его в молоко. Пролактин также стимулирует рост и развитие молочных желез и увеличение числа долек и протоков в них.

Окситоцин во время грудного вскармливания расширяет протоки молочных желез, усиливает сокращения клеток альвеол и молочных ходов, тем самым обеспечивая поступление молока ребенку. Специфическим возбудителем секреции окситоцина и пролактина является акт сосания, т.к. при этом раздражаются рецепторы сосков, от которых импульсы передаются в гипоталамус.

Плацентарный лактоген играет важную роль в созревании и развитии молочных желез во время беременности и в их подготовке к лактации. После рождения ребенка его уровень постепенно падает, а потом становится незначительным.

Брестский государственный университет имени А.С. Пушкина

Нормальная концентрация эстрогенов в крови будущей мамы обеспечивает рост и ветвление молочных протоков, отвечает за развитие альвеол готовит молочную железу к последующим серьезным нагрузкам. Также эстрогены поддерживают высокий уровень пролактина, т.к. увеличивают количество и объем клеток гипофиза, ответственных за его синтез.

Половое созревание. Развитие половых желез и формирование половых признаков на протяжении детства протекает очень медленно. Половое созревание представляет собой процесс формирования репродуктивной функции женского и мужского организмов. Этот процесс заканчивается половой зрелостью, выражающейся в способности к созданию полноценного потомства.

В половом созревании обычно различают три периода: *предпубертатный, пубертатный* и *постпубертатный.* Каждый из этих периодов характеризуется спецификой функционирования желез внутренней секреции и всего организма в целом.

Предпубертатный период охватывает 2–3 года непосредственно перед появлением признаков полового созревания. Характеризуется отсутствием вторичных половых признаков.

Пубертатный период часто подразделяют по совокупности первичных и вторичных половых признаков на 4 стадии.

Первая стадия пубертатного периода – это начало полового созревания. Она начинается у мальчиков в 12–13 лет, у девочек – в 10–11 лет. На этой стадии увеличивается секреция гипофизом гормона роста и гонадотропных гормонов, усиливается выработка половых гормонов и гормонов надпочечников. У девочек гормона роста вырабатывается больше и поэтому размеры тела их в эту стадию больше, чем у мальчиков. Начинается развитие половых органов и вторичных половых признаков.

Во 2-ю стадию пубертатного периода продолжается дальнейшее развитие половых органов и вторичных половых признаков. У мальчиков увеличивается секреция гормона роста и они начинают быстро расти.

В 3-ю стадию у мальчиков меняется голос, появляются юношеские угри, начинается рост волос на лице и в подмышечных впадинах, быстро идет рост тела. У девочек интенсивно развиваются молочные железы, оволосение почти такое же, как и у взрослых женщин, появляются менструации. Количество гормона роста в крови у девочек уменьшается, и скорость роста падает.

В 4-ю стадию пубертатного периода и у мальчиков и у девочек окончательно развиваются половые органы и вторичные половые признаки. У девочек стабилизируются сроки менструаций. У мальчиков ночью могут происходить самопроизвольные семяизвержения – поллюции.

БрГУ имени А.С. Пушкина

Постпубертатный период характеризуется достижением общего физического развития и зрелостью половых органов. Наступает период половой зрелости, что позволяет без физического и психического вреда для организма осуществлять половые функции. У девушек половая зрелость наступает в 16–18 лет, у юношей – в 18–20 лет. На сроки наступления половой зрелости оказывают влияние генетические, социальные и экологические факторы.

Половой зрелостью обозначают заключительный этап индивидуального полового созревания организма, характеризующийся его общим физическим развитием и морфофункциональным состоянием половых органов, позволяющим человеку без ущерба для своего здоровья и здоровья плода осуществлять половые функции. Эти функции объединяют комплекс процессов, включающих созревание половых клеток, способность к совершению полового акта, оплодотворения, зачатия, беременности, вынашивания плода, физиологических родов и лактации.

В период полового созревания, когда усиливается деятельность эндокринных желез, физиологическое состояние организма значительно изменяется. У подростков рост внутренних органов не всегда поспевает за ростом костной и мышечной систем. Сердце опережает в росте кровеносные сосуды, в результате чего кровяное давление увеличивается. Это часто приводит к головокружениям, головной боли, быстрой утомляемости. В постпубертатный период эти нарушения, как правило, исчезают.

Резкое увеличение количества гормонов в крови влияет на высшую нервную деятельность подростков. Эмоции у них изменчивы и противоречивы, излишняя стеснительность чередуется с развязностью, проявляется нетерпимость к опеке взрослых и их замечаниям. Эти особенности подростков необходимо учитывать учителям, психологам, воспитателям и родителям.

Вопросы для самоконтроля

1. Какой гормон выделяют паращитовидные железы и какую роль в организме он выполняет?
2. Раскройте роль тимуса в иммунной защите организма.
3. Какова роль в организме гормона эпифиза мелатонина и его предшественника серотонина?
4. Укажите роль гормонов поджелудочной железы.
5. Какие гормоны секретирует корковое вещество надпочечников? Их роль в организме.
6. Охарактеризуйте гормоны мозгового вещества надпочечников.
7. Какие функции выполняют мужские и женские половые гормоны?

БрГУ имени А.С. Пушкина

8. Какие гормоны обусловливают чередование периодов полового цикла в женском организме?
9. Какие гормоны вырабатывает плацента и какова их роль для развития плода?
10. Какие гормоны регулируют лактацию?
11. Дайте характеристику периодам полового созревания.

БрГУ имени А.С. Пушкина

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Данилова, Н.Н. Физиология высшей нервной деятельности / Н.Н. Данилова, Л.Л. Крылова. – Ростов н/Д: Феникс, 1999. – 384 с.

Мозг: теоретические и клинические аспекты / под ред. В.И. Покровского. – М.: Медицина, 2003. – 367 с.

Нормальная физиология человека / под ред. акад. РАМН Б.И. Ткаченко. – М.: Медицина, 2005. – 465 с.

Общий курс физиологии человека и животных: учебник для биол. и мед. специальностей вузов. В 2 т. / А. Д. Ноздрачев [и др.] ; под ред. А. Д. Ноздрачева. – М. : Высш. шк., 1991. – 1040 с.

Саваневский, Н.К. Физиология человека : учеб.-метод пособие / Н.К. Саваневский, Г.Е. Хомич; под ред. Н.К. Саваневского. – Минск: Новое знание; М.: ИНФРА-М, 2015. – 686 с.

Сидоров, А.В. Физиология межклеточной коммуникации : учеб. пособие / А.В. Сидоров. – Минск : БГУ, 2008. – 215 с.

Смирнов, В.М. Физиология сенсорных систем и высшая нервная деятельность: учеб. пособие / В.М. Смирнов, С.М. Будылина. – М.: Академия, 2003. – 304 с.

Смирнов, В.М. Физиология центральной нервной системы: учеб. пособие / В.М. Смирнов, В.Н. Яковлев. – М.: Академия, 2002. – 352 с.

Судаков, К.В. Нормальная физиология : учебник / К.В. Судаков – М.: Мед. информ. агенство, 2006. – 920 с.

Физиология человека : учебник / под ред. В.М. Покровского, Г.Ф. Коротько. – М. : Медицина, 2003. – 656 с.

Физиология человека : в 3 т. / под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. – М. : Мир, 1996 Т. 1. – 323 с.

БрГУ имени А.С. Пушкина

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие ……. 2
Лекция 1. Введение. Внутриклеточные основы возбудимости …….. 4
1. Предмет, задачи и методы физиологии. История развития физиологии, ее связь с другими науками …….. 6
2. История изучения животного электричества. Раздражимость и возбудимость ……. 10
3. Строение и функции плазмалеммы возбудимых клеток. Селективные ионные каналы. Ионные насосы …… 14
Лекция 2. Мембранные потенциалы …….. 18
1. Понятие о мембранном потенциале, равновесном ионном потенциале и потенциале покоя ……. 19
2. Механизм возникновения потенциала действия. Следовые потенциалы ……... 21
3. Закономерности реагирования возбудимых тканей на действие раздражителей …….. 25
Лекция 3. Функциональная организация центральной нервной системы ……..... 31
1. Функции нервной системы. Нейрон – структурно-функциональная единица нервной системы. Нейроглия ……. 34
2. Нервные волокна. Проведение возбуждения по нервным волокнам …….. 43
3. Классификация и строение синапсов ……. 47
Лекция 4. Нервные центры. Рефлекторная и координационная деятельность нервной системы ……... 53
1. Свойства нервных центров ……. 54
2. Торможение в нервной системе …….. 57
3. Рефлекторная и координационная деятельность нервной системы ……. 62
Лекция 5. Функции спинного, заднего, среднего мозга и мозжечка … 68
1. Функциональная организация спинного мозга ……. 70
2. Функции заднего и среднего мозга …… 76
3. Мозжечок и его функции …… 79
Лекция 6. Функции ретикулярной формации, промежуточного мозга и лимбической системы …… 83
1. Ретикулярная формация ствола мозга …… 86
2. Функции промежуточного мозга …… 89
3. Лимбическая система …….. 98
Лекция 7. Кора больших полушарий головного мозга …… 102
1. Структурно-функциональная организация коры ……. 104

БрГУ имени А.С. Пушкина

2. Функции коры больших полушарий …….. 107
3. Электрическая активность коры больших полушарий …… 114
Лекция 8. Автономная (вегетативная) нервная система …….. 120
1. Структурно-функциональная организация вегетативной нервной системы …….. 122
2. Влияние симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы на иннервируемые органы … 127
3. Функции вегетативных ганглиев …… 130
Лекция 9. Строение мышц. Механизм мышечного сокращения …… 135
1. Структурно-функциональная организация скелетных мышц. Виды и режимы сокращения мышц …….. 136
2. Механизм и энергетика мышечного сокращения ……. 138
3. Типы и режимы сокращения мышц. Особенности структуры и функций гладких мышц ……... 142
Лекция 10. Регуляция мышечной деятельности. Двигательная активность организма …….. 148
1. Регуляция мышечной деятельности ……... 149
2. Двигательная активность организма. Двигательные навыки …. 152
3. Характеристика двигательной активности. Физическая работоспособность. Физическое утомление ……. 158
Лекция 11. Учение И.П. Павлова об анализаторах. Понятие о сенсорных системах …….. 165
1. Учение И.П. Павлова об анализаторах, их классификация …. 166
2. Общие принципы построения и функционирования анализаторов ……... 169
3. Сенсорные системы, их роль в познании окружающего мира ... 173
Лекция 12. Зрительная, слуховая и вестибулярная сенсорные системы ……. 176
1. Зрительная сенсорная система …… 180
2. Слуховая сенсорная система ……... 188
3. Вестибулярная сенсорная система ……. 194
Лекция 13. Обонятельная, вкусовая, кожная, двигательная и висцеральная сенсорные системы ……... 197
1. Обонятельная и вкусовая сенсорные системы …….. 199
2. Кожная сенсорная система …….. 203
3. Двигательная и висцеральная сенсорные системы ……... 208
Лекция 14. Основы высшей нервной деятельности ……. 214
1. Условные рефлексы, их образование и торможение …… 218
2. Процессы обработки информации в коре больших полушарий …… 232
3. Типы высшей нервной деятельности человека и животных …... 235

ГУ им. А.С. Пушкина

Лекция 15. Нейрофизиологические основы психической деятельности …… 245
1. Формы психической деятельности. Функциональная асимметрия больших полушарий головного мозга ……. 247
2. Физиологические механизмы внимания, его роль в процессах запоминания и обучения ……..... 255
3. Виды и механизмы памяти …….. 259
Лекция 16. Сон и бодрствование. Эмоции. Целенаправленное поведение …….. 267
1. Сон и бодрствование. Сновидения …… 269
2. Нейрофизиологические механизмы эмоций. Теории эмоций …. 273
3. Целенаправленное поведение. Теория функциональных систем П.К. Анохина ……... 279
Лекция 17. Общая характеристика эндокринных желез. Гипофиз. Эпифиз. Щитовидная железа …… 286
1. Общая характеристика эндокринных желез и их гормонов …... 288
2. Гипофиз. Гормоны передней, средней и задней долей гипофиза ……... 296
3. Эпифиз. Щитовидная железа ……. 304
Лекция 18. Паращитовидные железы. Вилочковая железа. Поджелудочная железа. Надпочечники. Половые железы ….. 314
1. Паращитовидные железы. Вилочковая железа. Поджелудочная железа ……. 317
2. Гормоны мозгового и коркового вещества надпочечников …... 320
3. Половые железы. Половое созревание …….. 327
Рекомендуемая литература ……. 341

БрГУ имени А.С. Пушкина