

Учреждение образования
«Брестский государственный университет имени А.С.Пушкина»

Кафедра анатомии и физиологии человека и животных

Н.К.Саваневский, Г.Е.Хомич



**НЕРВНАЯ СИСТЕМА
КАК ОРГАНИЧЕСКИЙ СУБСТРАТ
ПОВЕДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА**

Пособие
для студентов психолого-педагогического факультета
отделения «Психология»

Брест 2003

УДК 612.8
ББК 28.073

Составители:

Н.К. Саваневский

Г.Е. Хомич

Рецензенты:

зав. лабораторией афферентных систем Института физиологии НАНБ, член-корреспондент НАНБ, доктор биологических наук **В.В. Солтанов**;
старший научный сотрудник НАНБ, кандидат биологических наук В.С. Левковец

Печатается по решению редакционно-издательского совета БрГУ им. А.С.Пушкина

Нервная система как органический субстрат поведения человека: Пособие / Сост. Н.К. Саваневский, Г.Е. Хомич. – Брест: БрГУ им. А.С. Пушкина, 2003. – 100 с.

Пособие написано в соответствии с Госстандартом и учебной программой по дисциплине «Физиологические основы поведения». Оно ставит своей целью оказать помощь студентам в самостоятельной подготовке по одному из сложных разделов – нервной системе. В пособии рассматриваются строение и функции различных отделов нервной системы и влияние их на поведение человека.

Данное пособие предназначено для студентов психолого-педагогического факультета отделения «Психология».

УДК 612.8
ББК 28.073

© Издательство БрГУ
им. А.С.Пушкина, 2003

ЗНАЧЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ. ОБЩИЙ ПЛАН ЕЁ СТРОЕНИЯ

Значение нервной системы и её эволюция

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. С деятельностью центральной нервной системы тесно связаны мышление, сознание, память и поведение человека.

Нервная система отсутствует у простейших одноклеточных организмов. У кишечнорастворных появляется примитивный тип нервной системы – диффузная, или сетчатая (рис. 1, А). Она состоит из одинаковых нервных клеток, соединённых между собой отростками. Диффузная нервная система реагирует на раздражение как единое целое, а точные местные реакции отсутствуют.

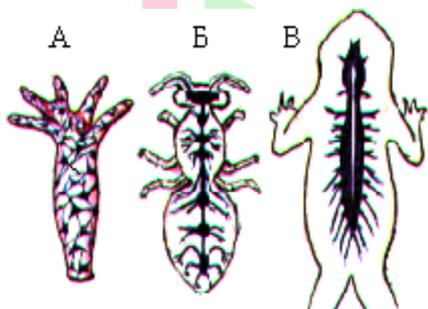


Рис. 1. Основные типы строения нервной системы: А - диффузная (кишечнополостные); Б - узловой (членистоногие); В - трубчатый (ЦНС позвоночных).

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 (рис. 1, Б).

Дальнейший процесс эволюции приводит к возникновению трубчатой нервной системы (рис. 1, В), которая имеется у позвоночных животных, в том числе и у человека.

У позвоночных животных и человека вся центральная нервная система (ЦНС) 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.

Параллельно с совершенствованием структур нервной системы шла дифференциация и специализация нейронов. Появление в процессе эво-

люции 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 передаётся 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 передаётся 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.

Стадии развития нервной системы в онтогенезе

Развитие нервной системы в онтогенезе проходит ряд фаз (рис. 2). На ранних этапах развития зародыша из клеток эктодермы возникает нервная пластинка, которая вследствие деления клеток растёт и образует

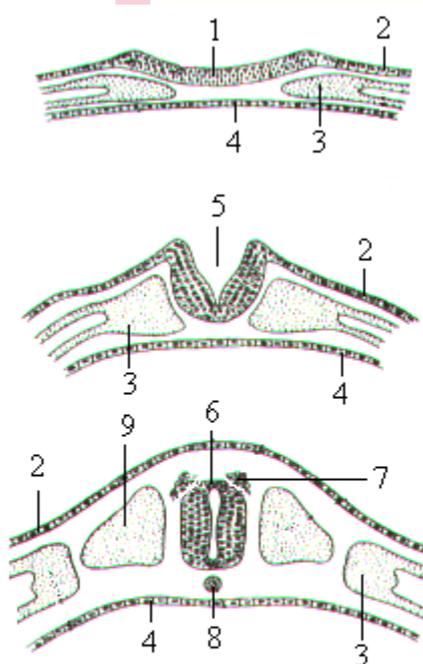


Рис. 2. Фазы развития нервной трубки: 1 - нервная пластинка; 2 - эктодерма; 3 - мезодерма; 4 - энтодерма; 5 - желобок; 6 - нервная трубка; 7 - ганглиозная пластинка; 8 - хорда; 9 - миотом.

желобок. Края желобка постепенно сходятся и вскоре срастаются, формируя нервную трубку, которая отделяется от эктодермы. Во время сворачивания нервной трубки некоторые нервные клетки остаются вне её, и из них формируется ганглиозная пластинка (нервный гребень). Она лежит между нервной трубкой и кожей и в дальнейшем даёт начало периферической нервной системе.

Клетки, возникающие из нервной трубки, могут быть либо предшественниками нейронов, либо предшественниками клеток нейроглии. Внутренний слой стенки нервной трубки даёт начало эндиме, выстилающей полости центральной нервной системы, из среднего слоя образуется серое вещество, а из наружного слоя – белое вещество.

Общий принцип развития нервной системы сводится к тому, что возникшие нейроны не остаются на месте появления, а мигрируют на свои окончательные позиции. Миграция обусловлена тем, что нервная система возник-

кает в виде тонкой эктодермальной трубки (нервная трубка), а в конечном счёте становится гораздо более крупной структурой – нервной системой.

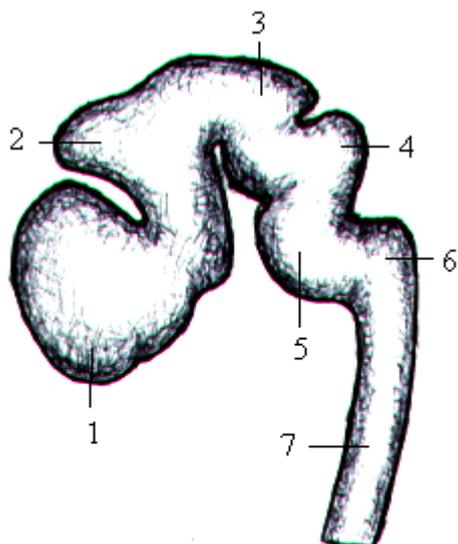


Рис. 3. Мозг 45-дневного эмбриона человека: 1 - конечный мозг; 2 - промежуточный мозг; 3 - средний мозг; 4 - мозжечок; 5 - мост; 6 - продолговатый мозг; 7 - спинной мозг.

Из нижнего отдела нервной трубки образуется спинной мозг. Головной конец нервной трубки утолщается и уже на 4-й неделе эмбрионального развития различают три мозговых пузыря. К концу 4-й недели передний мозговой пузырь начинает делиться на два, а на 5-й неделе на два делится задний (ромбовидный) пузырь. В результате головной конец нервной трубки состоит из пяти пузырей, из которых развиваются все отделы головного мозга (рис. 3). Из пятого (заднего) мозгового пузыря развивается продолговатый мозг, из четвёртого – варолиев мост и мозжечок, из третьего – средний мозг, из второго – промежуточный мозг, из первого (переднего) – большие полушария головного мозга (рис. 4). Полости мозговых пузырей развиваются в желудочки мозга.

Наиболее интенсивно растёт первый пузырь. К 6-му месяцу внутриутробного периода большие полушария полностью покрывают мозг. К этому времени все отделы мозга хорошо выражены. До 4-го месяца развития плода поверхность больших полушарий гладкая, на ней отмечается лишь вдавливание будущей боковой борозды. В дальнейшем наружный корковый слой полушарий растёт быстрее внутреннего, что приводит, начиная с 5-го месяца, к появлению борозд, делящих поверхность полушарий на доли, а затем и на извилины.

В процессе развития коры нейроны, мигрировавшие первыми, заполняют сначала глубинные слои, а последующие клетки обосновываются в более поверхностных слоях. Клетки, являющиеся предшественницами нейронов, располагаются в так называемых пролиферативных зонах, выстилающих поверхность желудочков мозга. В этих зонах происходят и все последние митотические деления клеток, становящихся нейронами. Созревание нейронов происходит гораздо медленнее, чем их образование.

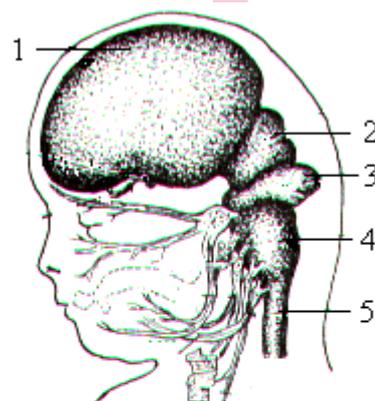


Рис. 4. Головной мозг 5-месячного человеческого плода: 1 - большие полушария, под которыми скрыт промежуточный мозг; 2 - средний мозг; 3 - мозжечок; 4 - продолговатый мозг; 5 - спинной мозг.

Созревание нейронов происходит гораздо медленнее, чем их образование.

У новорожденного ребёнка тела нервных клеток невелики, ветвление дендритов развито слабо. В дальнейшем происходит рост и дифференцировка нервных клеток. В пределах коры раньше всего созревают крупные пирамидные нейроны, а затем более мелкие вставочные нейроны, образующие локальные сети. Созревание нейронов коры связано с формированием нервных сетей коры. В первые дни после рождения ребёнка происходит бурный рост числа синапсов. Одновременно в тех или иных размерах происходят гибель нейронов и перестройка нервных связей.

Все основные борозды и извилины формируются у ребёнка к моменту рождения. Но развитие формы и величины борозд и извилин, формирование мелких новых борозд и извилин продолжается и после рождения. Филогенетически более молодые отделы коры больших полушарий у новорожденных развиты слабее и с возрастом относительно увеличиваются, а более старые, наоборот, с возрастом относительно уменьшаются.

Общий план строения 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. В нейроглии различают две группы клеток: 1) макроглию,

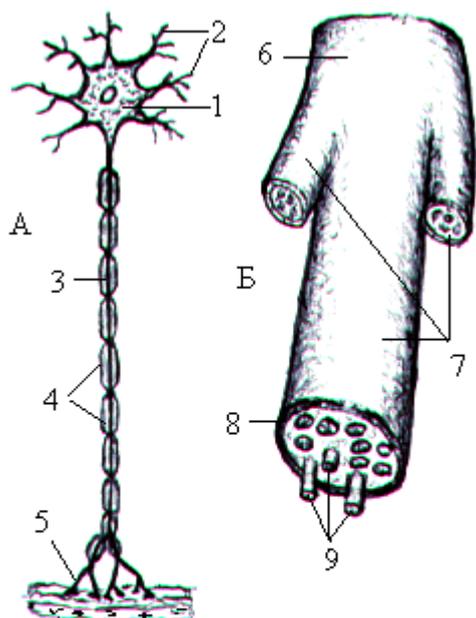


Рис. 5. Строение нейрона (А) и нерва (Б): 1 - тело нейрона; 2 - дендриты; 3 - аксон; 4 - миелиновая оболочка; 5 - окончания аксона в мышце; 6 - общий ствол нерва; 7 - разветвления нервного ствола; 8 - оболочка нерва; 9 - пучки нервных волокон.

2) микроглию. В зависимости от строения и выполняемой функции клетки макроглии в свою очередь подразделяются на эпендимоциты, олигодендроциты и астроциты.

Нейрон является структурно-функциональной единицей нервной системы. Он состоит из тела и отростков (рис. 5, А). Большинство нейронов имеет несколько (от 1 до 1000) коротких ветвящихся отростков – дендритов и один длинный (от нескольких сантиметров до 1,5 м) отросток – аксон. Особенностью нервных клеток является то, что по дендритам импульс может проводиться только к телу нейрона, а по аксону – от тела нейрона.

Отросток нейрона, окружённый оболочками, образованными олигодендроцитами, называется нервным волокном. В зависимости от строения оболочки различают безмякотные нервные волокна, или безмиелиновые, и мякотные нервные волокна, или ми-

елиновые. В безмякотных волокнах олигодендроциты образуют вокруг отростка нейрона однослойную оболочку. В мякотных нервных волокнах плоские отростки олигодендроцитов многократно закручиваются вокруг отростка нейрона, образуя слой миелина. Мякотные волокна значительно толще, чем безмякотные, и проводят нервные импульсы с большей скоростью. Пучки мякотных и безмякотных нервных волокон, покрытые общей соединительнотканной оболочкой, называются нервами (рис. 5, Б).

Нервные волокна, по которым возбуждение (нервный импульс, потенциал действия, биоток) поступает в ЦНС, называются чувствительными, или центростремительными, или афферентными. Нервные волокна, по которым импульсы передаются от ЦНС к рабочим органам, называются двигательными, или центробежными, или эфферентными. В пределах ЦНС, т.е. в спинном и головном мозге, расположены вставочные, или ассоциативные нейроны. По вставочным нейронам возбуждение передаётся с афферентных на эфферентные нейроны, а также распространяется по спинному и головному мозгу. Нервные волокна заканчиваются нервными окончаниями.

Нервную систему человека условно подразделяют на центральную – ЦНС и периферическую. ЦНС образована спинным и головным мозгом.

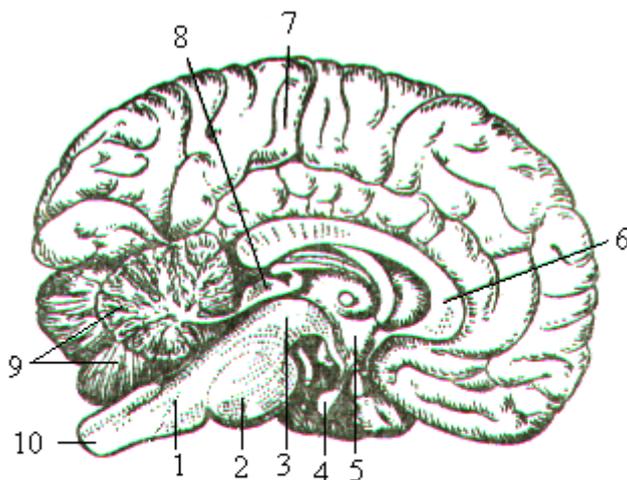


Рис. 6. Продольный разрез головного мозга: 1 - продолговатый мозг; 2 - варолиев мост; 3 - средний мозг; 4 - гипофиз; 5 - промежуточный мозг; 6 - мозолистое тело; 7 - полушарие конечного мозга; 8 - четверохолмие среднего мозга; 9 - мозжечок; 10 - спинной мозг.

Головной мозг человека состоит из 6 отделов: продолговатого мозга, варолиева моста, мозжечка, среднего мозга, промежуточного мозга и больших полушарий (рис. 6). 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 от-

носят промежуточный мозг и мозжечок.

На разрезе спинного и головного мозга можно заметить тёмные 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 и отростков нейронов.

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 ещё одна классификация нервной системы, согласно которой всю её 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 веществ. Вегетативная нервная система подразделяется на две части: парасимпатическую и симпатическую.

Строение нейрона

Нейрон содержит многие компоненты, присущие всем клеткам живого организма. В нервной клетке выделяют три отдела: тело, или сому, дендриты и аксон. 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.

Нейроны мозга в процессе индивидуального развития человека образуют многочисленные связи между собой. Каждая связь имеет определённое функциональное значение. Это создаёт 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 всё 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 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.

Нервные клетки в зависимости от их функций делятся на чувствительные, вставочные и двигательные. Чувствительными называют нейроны, которые имеют рецепторные окончания, преобразующие энергию внешнего воздействия в нервный импульс. К двигательным относятся нейроны, аксоны которых идут к исполнительным органам – к мышцам или железам. Больше всего в мозге вставочных 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 основе химической классификации нервных клеток лежат вещества, которые синтезируются в теле нейрона и выделяются его нервными окончаниями. Например, нейроны спинного мозга, управляющие работой скелетных мышц (мотонейроны), выделяют 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.

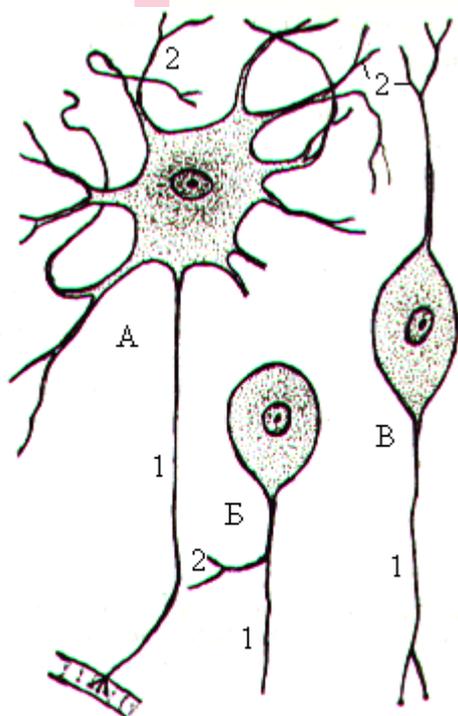


Рис. 7. Формы нейронов: А - мультиполярный нейрон; Б - униполярный нейрон; В - биполярный нейрон; 1 - аксон; 2 - дендриты.

(рис. 7), к которым относятся большинство нейронов ЦНС.

Биохимия нервной клетки. Аксонный транспорт

Оболочка ядра нервной клетки имеет большое количество впячиваний и выпячиваний, во много раз увеличивающих её площадь. Она также пронизана множеством пор, через которые транспортируется РНК к рибосомам, находящимся в цитоплазме нейрона. Рибосомы, связанные с мембраной гранулярной эндоплазматической сети, обеспечивают мощную белоксинтезирующую функцию нервных клеток. На фотографиях, полученных с электронного микроскопа, видно, что при функциональных

нагрузках или при заболеваниях увеличивается количество свободных рибосом и уменьшается число рибосом, связанных с эндоплазматической сетью.

Синтезируемый в нейроне белок идёт на поддержание и обновление многочисленных нервных отростков. Белки тела нейрона разделяют на два типа: быстро обновляющиеся (с короткой продолжительностью жизни) и медленно обновляющиеся. Быстро обновляющиеся белки живут около 1 суток, а медленно обновляющиеся – до 15 суток. Медленно обновляющиеся белки составляют основную часть структуры тела клетки, а быстро обновляющиеся поступают из тела нейрона в его отростки. Кроме строительных белков в нервной клетке синтезируются белки, обеспечивающие передачу нервных импульсов, а также белки, необходимые для нормального функционирования иннервируемой ткани, т.е. ткани, в которой заканчиваются отростки нейрона.

Нейроны гипоталамуса способны к нейросекреции, т.е. могут синтезировать биологически активные вещества – нейрогормоны. Нейрогормоны с током крови или по аксонам нейронов гипоталамуса поступают в гипофиз, влияют на выделение гормонов гипофизом и тем самым участвуют в регуляции функций организма.

Под электронным микроскопом в нервной клетке видно большое количество различных пузырьков. В этих пузырьках содержатся многие вещества, синтезированные в нейроне. Разные по своей химической природе вещества, упакованные в пузырьки, транспортируются по нервным волокнам. В нервных окончаниях в пузырьках содержится медиатор – химическое вещество, с помощью которого нервный импульс передаётся с нейрона на нейрон.

В отростках нервной клетки имеются особые нити – нейрофибриллы. Они состоят из микротрубочек и нейрофиламентов, представляющих собой длинные волокнистые структуры белковой природы. Система нейрофибрилл принимает непосредственное участие в обеспечении транспорта веществ в нервных отростках. Эти перемещения веществ хорошо изучены в аксонах и получили название аксонный транспорт. Существует два вида аксонного транспорта: быстрый и медленный.

Быстрый аксонный транспорт – это перемещение пузырьков, митохондрий и некоторых белков от тела клетки по аксону к его окончанию или в обратном направлении со скоростью 250-400 мм в сутки. Этот транспорт не нарушается при отделении аксона от тела нейрона, но прекращается при разрушении внутриаксонных микротрубочек и нейрофиламентов. Быстрый аксонный транспорт пузырьков от тела нейрона к окончанию аксона называется антероградным транспортом. Быстрый аксонный транспорт в обратном направлении, т.е. от окончания аксона к телу нейрона, называют ретроградным транспортом.

Медленный аксонный транспорт – это перемещение всей массы белков от тела нейрона к окончанию аксона со скоростью 1-4 мм в сутки. Этот транспорт не нарушается при разрушении микротрубочек, но прекращается при отделении аксона от тела нейрона. Он имеет большое значение в процессах роста нервных отростков и их восстановления после повреждений.

Нейроглия. Гематоэнцефалический барьер

Нейроглию подразделяют на макроглию и микроглию. Клетки макроглии – астроциты, олигодендроциты и эпендимоциты выполняют в нервной системе важные функции. 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. Астроциты также способны уничтожить микробы и вредные вещества.

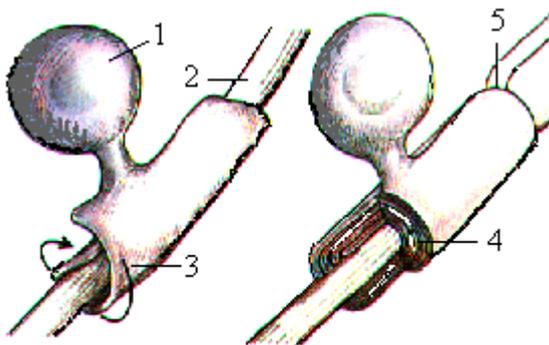


Рис. 8. Образование миелиновой оболочки: 1 - олигодендроцит; 2 - аксон; 3 - наматывание слоёв миелина; 4 - слой миелиновой оболочки; 5 - перехват Ранвье.

Олигодендроциты образуют мякотные (миелиновые) оболочки вокруг нервных волокон (рис. 8). Олигодендроциты также окружают со всех сторон нейроны и обеспечивают для них питание и выделение.

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 повреждённого мозгового вещества.

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 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 её циркуляции ведёт к расстройствам деятельности ЦНС. Количество цереброспинальной жидкости у взрослого человека равно 120-150 мл. 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. Поэтому определённые лекарства, например некоторые 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 определённой мере сам регулировать собственное функциональное состояние.

МЕМБРАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ НЕРВНЫХ КЛЕТОК

Плазматическая мембрана нейрона

Плазматической, или цитоплазматической, или клеточной мембраной, или плазмалеммой называют мембрану, отделяющую цитоплазму клетки от наружной среды. Основу плазматической мембраны нейрона составляет двойной слой молекул фосфолипидов (рис. 9). 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 мембра-

ны нейрона. Белки, пронизывающие насквозь липидную основу мембраны, образуют каналы для воды и ионов, формируют ионные насосы.

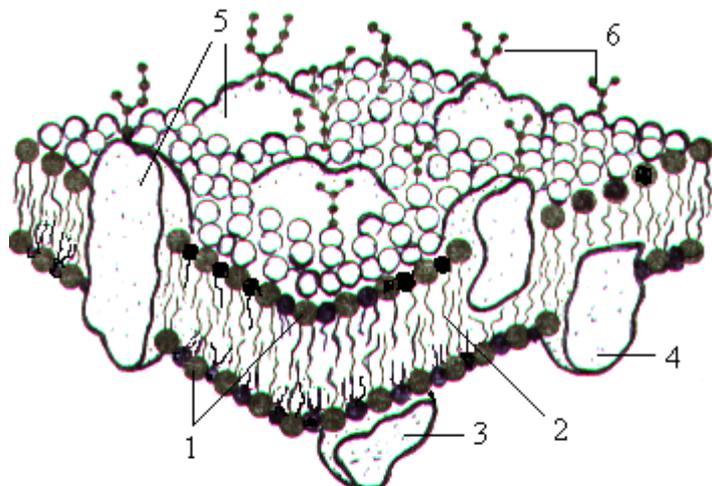


Рис. 9. Мозаичная модель клеточной мембраны: 1 - двойной слой молекул фосфолипидов; 2 - гидрофобная зона фосфолипидных молекул; 3 - молекулы белков, расположенные на поверхности фосфолипидного слоя; 4 - белки, полупогружённые в слой и полностью пронизывающие (5) слой фосфолипидов; 6 - полисахариды.

Липидные и белковые компоненты находятся в мембране в жидком состоянии и поэтому обладают значительной подвижностью (текучестью). Такая модель строения плазмалеммы получила название жидкой мозаичной мембраны.

Основные функции плазматической мембраны – барьерная, транспортная, регуляторная и каталитическая. Барьерная функция заключается в ограничении диффузии через мембрану растворимых в воде соединений. Это необходимо для защиты нейрона от чужеродных, вредных веществ и сохранения внутри клетки определённой концентрации нужных веществ. Регуляция плазматической мембраной обмена веществ между цитоплазмой и окружающей клетку средой особенно важна для нейронов по следующим причинам. Во-первых, мембрана регулирует транспорт веществ, которые непосредственно связаны с нервной сигнализацией. Во-вторых, мембрана служит местом возникновения электрических потенциалов, лежащих в основе нервных импульсов. В-третьих, она служит местом действия пептидов и гормонов. И, наконец, участки плазмалеммы образуют синапсы, где сигналы передаются от одной клетки к другой. Сложный ферментный комплекс мембраны обеспечивает восприятие информации из внеклеточной среды и передачу её внутрь клетки.

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.

Многие белки мембраны представляют собой гликопротеиды с полисахаридными цепочками, которые выступают над наружной поверхностью. Вместе с другими углеводными молекулами эти цепочки образуют тонкий слой на поверхности клетки, называемый гликокаликсом. Липидные и белковые компоненты находятся в мембране в жидком состоянии и поэтому обладают значительной подвижностью (текучестью).

Ионные каналы. Транспорт ионов

Каналы, проницаемые для ионов, или ионные каналы, образованы молекулами белков, пронизывающими 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.

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) определённых 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 закрытия и открывания и почти не меняют своего состояния при электрических воздействиях на мембрану нейрона.

Принято считать, что ионный канал имеет наружное и внутреннее расширение, так называемые «устья», и короткий суженный участок, или селективный фильтр (рис. 10). Через селективный фильтр проходят толь-

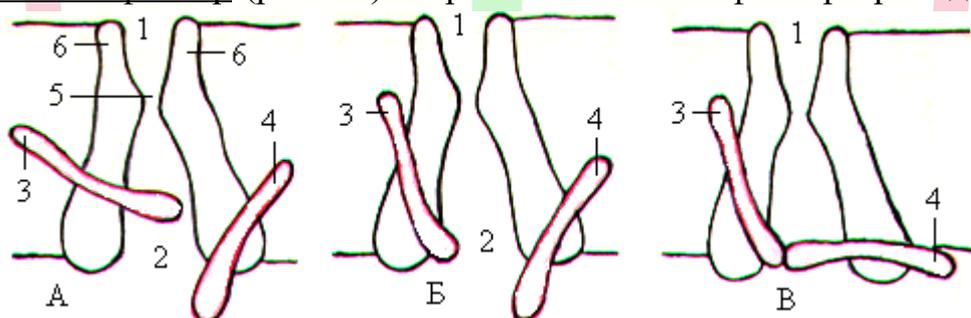


Рис. 10. Электровозбудимый натриевый канал (схема):

1 - наружное устье и внутреннее устье (2) канала; 3 - активационные «ворота»; 4 - инактивационные «ворота»; 5 - селективный фильтр; 6 - макромолекулы белка. А - в состоянии покоя активационные «ворота» закрыты, а инактивационные - открыты. Б - начинающаяся деполяризация мембраны вызывает быстрое открывание активационных и медленное закрывание инактивационных «ворот». В - при продолжающейся деполяризации инактивационные «ворота» закрываются.

ко те ионы, которые соответствуют по размерам и свойствам. Ионные каналы обладают воротными механизмами, или «воротами», с помощью которых они могут быть открытыми или закрытыми. «Ворота» расположены в области внутреннего конца канала. Они могут находиться только в двух положениях: или полностью открыты или полностью закрыты. По-

этому 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.

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 путём фильтрации, диффузии и осмоса. Активный транспорт ионов через мембрану клетки идёт 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.

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 отличие от пассивного транспорта, часто называемого утечкой ионов. 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 внутри клетки – ионов натрия. В мембране клетки имеются насосы и для других ионов, например, для ионов кальция, хлора.

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.

Мембранный потенциал 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 -100 мВ, а для нервных клеток от -60 до -70 мВ.

Причиной возникновения потенциала покоя является разная концентрация катионов и анионов снаружи и внутри клетки, а также избирательная проницаемость для них клеточной мембраны. Цитоплазма покоящейся нервной и мышечной клетки содержит примерно в 20-100 раз больше катионов калия, в 5-15 раз меньше катионов натрия и в 20-100 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 уравниваться 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.

В состоянии покоя плазматическая мембрана нервных клеток мало проницаема, а мембрана мышечных клеток хорошо проницаема для анионов хлора. Анионы хлора, которых больше во внеклеточной жидкости, диффундируют внутрь мышечной 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. Создаётся хлорный равновесный потенциал, при котором вход ионов хлора в клетку и их выход из неё находятся в равновесии.

Мембрана клетки практически непроницаема для крупных анионов органических кислот и молекул белков. Поэтому они остаются в цитоплазме и обеспечивают отрицательный потенциал на внутренней поверхности мембраны покоящейся нервной клетки. В мышечных клетках в создание отрицательного потенциала большой вклад вносят поступающие внутрь клетки анионы хлора.

Важнейшее значение мембранного потенциала покоя состоит в том, что он создаёт электрическое поле, которое воздействует на макромолекулы мембраны и придаёт их заряженным группам определённое положение в пространстве. Особенно важно то, что это электрическое поле обуславливает закрытое состояние активационных «ворот» натриевых каналов и открытое состояние их инактивационных «ворот» (рис. 10, А). Этим обеспечивается состояние покоя клетки и готовности её к возбуждению. Даже относительно небольшое уменьшение мембранного потенциала покоя открывает активационные «ворота» натриевых каналов, что выводит клетку из состояния покоя и даёт начало возбуждению.

Потенциал действия

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 определённой (пороговой) величины, то прекращение раздражения приводит к быстрому восстановлению потенциала покоя. В нервных и мышечных клетках при слабом (подпороговом) раздражении, не вызывающем ответ-

ной 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.

При достижении достаточно большой (пороговой) силы раздражения возникает быстрое кратковременное изменение величины и полярности заряда мембраны клетки, которое получило название потенциала действия, или волны возбуждения (рис. 11), или нервного импульса (для нервных клеток). Потенциал действия возникает при деполяризации 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 (рис. 10, Б) и поступление ионов натрия внутрь клетки. При нарастании силы раздражения до пороговой величины увеличение количества открытых каналов идёт медленно и происходит формирование местного потенциала.

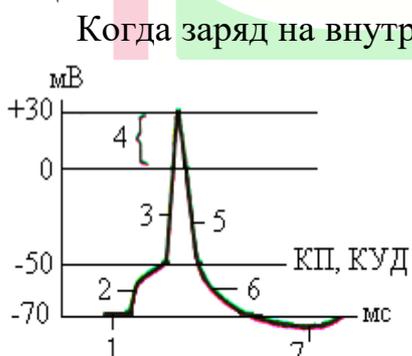


Рис. 11. Развитие возбуждения в нейроне в ответ на раздражение: 1 - уровень потенциала покоя; 2 - местный потенциал; 3 - пик потенциала действия; 4 - овершут; 5 - реполяризация; 6 - следовой деполяризации потенциал; 7 - следовой гиперполяризации потенциал.

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. Состояние мембраны в момент лавинообразного раскрытия натриевых каналов называют критическим уровнем деполяризации мембраны (рис. 11). 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. Быстрые изменения величины и полярности заряда мембраны получили название пика потенциала действия, или просто потенциала действия (рис. 11). Фаза потенциала действия, во время которой

внутренняя поверхность мембраны клетки имеет положительный заряд, называется овершут (инверсия).

Однако поступление ионов натрия в клетку быстро прекращается, т.к. продолжающаяся и увеличившаяся деполяризация мембраны приводит к закрытию инактивационных «ворот» (рис. 10, В). Таким образом, поступление ионов натрия 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 в связи с тем, что скорость срабатывания активационных «ворот» выше, то активация обгоняет инактивацию, и 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.

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. 11). Величина следовых потенциалов обычно не превышает нескольких милливольт, а длительность их у различных нервных волокон составляет от нескольких миллисекунд до нескольких сотен миллисекунд.

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. 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.

В безмякотных 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 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. 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.

ПРОВЕДЕНИЕ НЕРВНЫХ ИМПУЛЬСОВ

Распространение нервного импульса по безмякотным 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 А α) достигает 120 м/с. Другие способы передачи информации гораздо медленнее: 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.

Распространение потенциалов действия, или проведение возбуждения, осуществляется по мембране нервных и мышечных клеток. Проведение нервных импульсов по безмякотным и мякотным нервным волокнам имеет свои особенности.

При нанесении раздражения на безмякотное нервное волокно, не содержащее в своей оболочке электроизолирующего вещества миелина, в раздражаемом участке изменяется ионная проницаемость мембраны. Раскрываются активационные «ворота» натриевых каналов и ионы натрия поступают внутрь нервного волокна. Развивается потенциал действия и мембрана возбуждённого участка заряжается снаружи отрицательно, а внутри положительно (рис. 12).

Входящий внутрь волокна положительный ток, создаваемый катионами натрия, должен выходить через мембрану наружу, чтобы замкнуть электрическую цепь. Соседние невозбуждённые участки мембраны нервного волокна имеют на наружной поверхности положительный заряд, а на

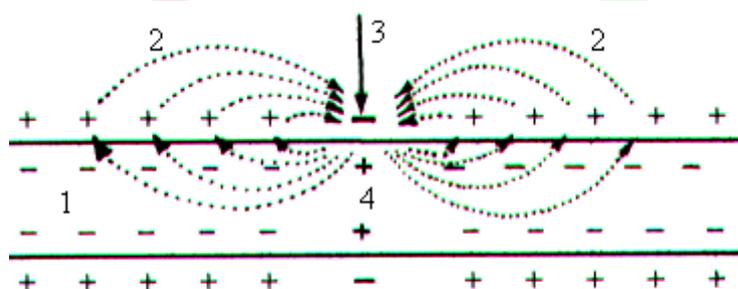


Рис. 12. Проведение нервного импульса по безмякотному нервному волокну: 1 - цитоплазма нервного волокна; 2 - местные электрические токи; 3 - источник раздражения; 4 - возбуждённый участок нервного волокна.

внутренней – отрицательный. Между возбуждённым и невозбуждёнными участками мембраны возникают местные электрические токи, которые, проходя через невозбуждённые участки мембраны, раздражают их. 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.

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. протяжённость возбуждённого 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

внутренней – отрицательный. Между возбуждённым и невозбуждёнными участками мембраны возникают местные электрические токи, которые, проходя через невозбуждённые участки мембраны, раздражают их. 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.

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 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.

Распространение нервного импульса по мякотным нервным волокнам. Типы нервных волокон

В мякотных нервных волокнах, покрытых электроизолирующей миелиновой оболочкой, местные токи могут проходить через мембрану только в перехватах Ранвье – участках волокна, лишённых 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 мкм². Поэтому в мякотных нервных волокнах распространение нервного импульса осуществляется скачкообразно: возбуждение как бы перескакивает от одного перехвата Ранвье к другому (рис. 13). Расстояние между перехватами

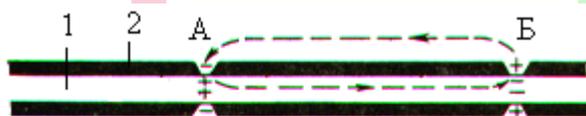


Рис. 13. Проведение нервного импульса по мякотному нервному волокну: 1 - цитоплазма волокна; 2 - миелиновая оболочка; 3 - местные электрические токи между возбуждённым (А) и соседним невозбуждённым (Б) перехватом Ранвье.

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 создаёт гарантию проведения импульсов по нервному волокну, даже если 1-2 ближайших перехвата Ранвье повреждены.

Скорость распространения импульсов зависит от диаметра нервных волокон, наличия и толщины миелиновой оболочки. Нервы у человека состоят из трёх 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 А_α имеют диаметр 13-22 мкм и скорость проведения импульсов 70-120 м/с; группы

Аβ – диаметр 8-13 мкм и скорость 40-70 м/с; группы Аγ – диаметр 4-8 мкм, скорость 15-40 м/с; группы Аδ – 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.

Строение синапса. Синаптическая передача возбуждения

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) аксо-соматические, т.е. образованные аксоном одного нейрона на теле, или соме, другого нейрона; б) аксо-дендритические, т.е. образованные аксоном одного нейрона на дендрите другого нейрона; в) аксо-аксональные, образованные аксоном одного нейрона на аксоне другого нейрона; г) дендро-дендритические, образованные дендритом одного нейрона на дендрите другого нейрона. 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 путём, и химические синапсы, в которых передатчиками сигнала, или медиаторами, являются особые биологически активные химические вещества. Существуют также 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 14).

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. 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 пресинаптической мембране и

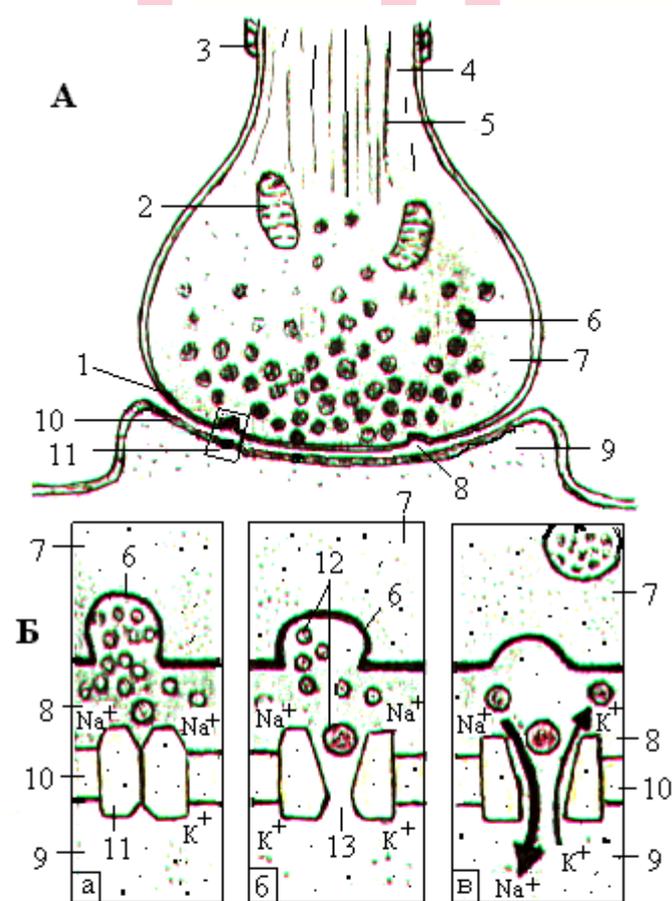


Рис. 14. Схема строения аксо-дендритического синапса (А) и выделения в нём медиатора (Б): 1 - пресинаптическая мембрана; 2 - митохондрия; 3 - миелиновая оболочка; 4 - аксон; 5 - микротрубочки; 6 - синаптические пузырьки; 7 - пресинаптический отдел; 8 - синаптическая щель; 9 - постсинаптический отдел дендрита; 10 - постсинаптическая мембрана; 11 - участок с синаптическим пузырьком и постсинаптическим рецептором, он же под большим увеличением (Б); 12 - молекулы медиатора; 13 - натриевый канал; а) - медиатор высвобождается в синаптическую щель, канал ещё закрыт; б) - медиатор взаимодействует с рецептором, канал открывается; в) - значительное перемещение ионов натрия и незначительное перемещение ионов калия.

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+} .

Размеры синаптической щели очень малы, примерно 20-50 нм, и молекулы медиатора путём 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. 14, Б). Молекулы медиатора воздействуют на мембрану постсинаптических рецепторов и вызывают в ней открытие каналов, проницаемых для ионов

натрия и калия. 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 путём. 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 передаётся химическим путём с помощью медиатора только в одном направлении – от пресинаптического отдела к постсинаптическому. Скорость передачи возбуждения через синапс примерно в 200 раз меньше, чем по нервному волокну. Это получило название синаптической задержки. Синаптическая задержка составляет около 0,2 – 0,5 мс, причём основная часть этого времени тратится на процесс выделения медиатора в синаптическую щель.

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. Медиаторами 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. В них выделяются тормозные медиаторы – гаммааминомасляная кислота (ГАМК), глицин и др. Тормозной медиатор, взаимодействуя с постсинаптическим рецептором, открывает в нём избирательные каналы для ионов хлора. В результате ионы хлора поступают из внеклеточной среды, где их больше, в цитоплазму клетки, где их меньше, и несут с собой отрицательный 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.

Рефлекторная 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 ещё больше нейронов. Примером

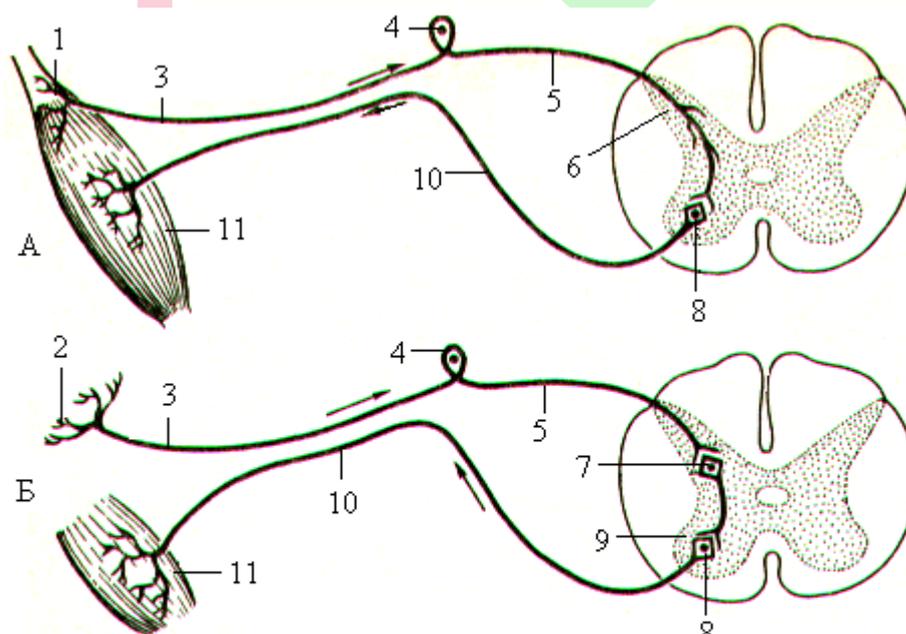


Рис. 15. Схема двухнейронной (А) и трёхнейронной (Б) рефлекторной дуги: 1 - рецептор в мышце и сухожилии; 2 - рецептор в коже; 3 - дендрит афферентного нейрона; 4 - тело афферентного нейрона в спинномозговом узле; 5 - аксон афферентного нейрона; 6 - задний рог и передний рог (9) спинного мозга; 7 - вставочный нейрон; 8 - тело и аксон (10) эфферентного нейрона; 11 - эффектор (мышца).

двухнейронной рефлекторной дуги является дуга сухожильного коленного рефлекса, который проявляется в разгибании в коленном суставе при лёгком постукивании по сухожилию ниже коленной чашечки (рис. 15, А).

В состав трёхнейронной рефлекторной дуги входят: 1) рецептор; 2) афферентный нейрон; 3) вставочный нейрон; 4) эфферентный нейрон; 5) рабочий орган (клетки мышцы или железы). Связь между нейронами в рефлекторной ду-

ге, между эфферентным нейроном и клетками рабочего органа осуществляется с помощью синапсов.

Рецепторами называют окончания дендритов афферентных нейронов, а также специализированные клетки (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 называют совокупность нейронов, необходимых для осуществления рефлекса или регуляции той или иной функции. Большинство нервных центров находится в ЦНС, но они также есть и в нервных узлах периферической нервной системы. В один нервный центр могут функционально объединяться нейроны, тела которых лежат в разных отделах нервной системы.

В нервном центре расположен вставочный нейрон, на тело или дендриты которого передаётся 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 ещё не является окончанием рефлекторного акта. В осуществляющем ответную реакцию рабочем органе раздражаются рецепторы, импульсы от которых поступают по афферентным нервным волокнам в ЦНС и информируют нервные центры о протекании рефлекторной реакции и состоянии рабочего органа. 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 – её ослабление и прекращение.

Таким образом, возбуждение при рефлекторной реакции не только передаётся по рефлекторной дуге от первоначально раздражаемого рецептора к рабочему органу, но и затем снова поступает в ЦНС от рецепторов рабочего органа, которые возбудились в результате его ответной рефлек-

торной реакции. Такая взаимосвязь между нервными центрами и иннервируемыми органами, которая наблюдается при осуществлении рефлекса, называется рефлекторным кольцом. Благодаря обратным связям, осуществляющимся по рефлекторному кольцу, ЦНС получает информацию о результатах рефлекторных реакций, вносит поправки в их осуществление, обеспечивает координированную деятельность организма.

СИНАПТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И НЕЙРОННЫЕ ЦЕПИ

Межнейронные синаптические связи

Нервная система состоит из отдельных нейронов и поэтому нуждается в механизмах, обеспечивающих межклеточные взаимодействия. Главная задача межнейронных связей заключается в передаче и обработке информации, закодированной в виде электрических сигналов – нервных импульсов. Передача импульсов с нейрона на нейрон происходит в синапсах, которые по механизму передачи могут быть электрическими, химическими и очень редко смешанными. Синапсы с электрическим механизмом передачи чаще встречаются у животных с более примитивной нервной системой, хотя они и обнаружены в мозге млекопитающих, включая приматов. Их число уменьшается в процессе эмбрионального развития. Синапсы с химическим механизмом передачи составляют большую часть синаптического аппарата центральной нервной системы высших животных и человека.

В электрических синапсах ширина синаптической щели значительно меньше, чем в химических синапсах и составляет всего 2 – 4 нм. Через синаптическую щель перекинута белковая мостик, 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

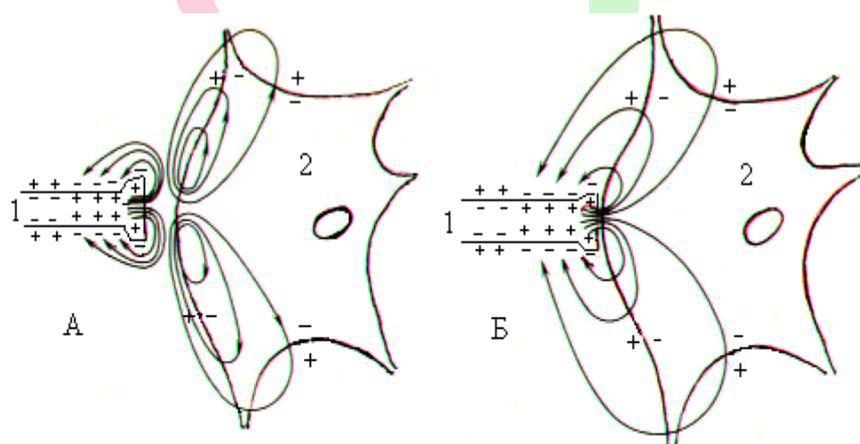


Рис. 16. Схема передачи возбуждения в химическом (А) и электрическом (Б) синапсе: 1 - аксон одного нейрона, 2 - тело второго нейрона. Стрелками показано распространение электрического тока через мембрану пресинаптического окончания аксона и постсинаптическую мембрану на второй нейрон.

позволяет пресинаптическому току (нервному импульсу) распространяться на постсинаптическую клетку примерно так же, как происходит проведение нервного импульса по нервному волокну (рис. 16). Таким образом, в электрическом синапсе генератор постсинап-

тического тока находится в пресинаптической мембране, где возникает потенциал действия. Из неё он пассивно электротоническим способом распространяется на мембрану постсинаптического нейрона.

В химических синапсах синаптическая щель относительно широка (20 – 50 нм), а синаптические мембраны имеют высокое электрическое сопротивление. Поступающий в пресинаптический отдел нервный импульс представляет собой ток, который выходит через пресинаптическую мембрану и почти целиком уходит через широкую синаптическую щель мимо постсинаптической клетки. На постсинаптическую мембрану попадает незначительно малая часть этого тока, которая не способна вызвать заметный сдвиг мембранного потенциала постсинаптического нейрона. Поэтому в химических синапсах мембранный потенциал постсинаптического нейрона изменяется с помощью специальных химических веществ – медиаторов.

Нервный импульс, поступающий в пресинаптический отдел, вызывает вход в него ионов кальция. Это приводит к выбросу медиатора из синаптических пузырьков в синаптическую щель. Воздействуя на постсинаптические рецепторы, медиатор способен изменять состояние ионных каналов постсинаптической мембраны. Изменение ионной проницаемости постсинаптической мембраны, в свою очередь, вызывает её деполяризацию – возбуждающий постсинаптический потенциал. Таким образом, в химическом синапсе генератор постсинаптического тока находится непосредственно в постсинаптической мембране и запускается медиатором, выделяемым пресинаптическим окончанием.

В некоторых межнейронных синапсах осуществляются параллельно и электрическая и химическая передача. В этих контактах синаптическая щель имеет участки со структурой электрического и химического синапсов. Такие синапсы получили название смешанных, или электрохимических.

Дегенеративные и регенеративные процессы в ЦНС

Дегенерация и гибель определённых нейронов, нервных волокон и синаптических окончаний являются неотъемлемыми составляющими процесса развития организма. Было обнаружено, что в течение короткого периода времени в самом начале эмбрионального развития, когда периферические нервные волокна устанавливают свои связи с иннервируемыми клетками-мишенями, происходит дегенерация большого числа нейронов в спинномозговых узлах и в моторных областях спинного мозга.

Гибель клеток в эмбриональный период – обычное явление для многих отделов нервной системы. Число гибнущих нейронов в некоторых случаях достигает 75 %. Часто отмечается совпадение момента гибели большого количества нейронов данного отдела ЦНС с моментом иннервации ими своих мишеней. Нейроны, аксоны которых достигают клеток-мишеней, выживают, т.к., по-видимому, получают от иннервируемых

клеток какой-то сигнал или поддерживающий трофический фактор. Таким образом, при образовании синаптических контактов происходит конкуренция за мишени, укрепление нужных связей и устранение бесполезных и избыточных.

Дегенерируют не только нейроны, но и отдельные нервные окончания и синапсы. Например, начальный сегмент аксона у мотонейронов спинного мозга имеет синапсы, которые на более поздних стадиях эмбрионального развития исчезают. В мозжечке на ранней стадии развития тело клеток Пуркинье имеет много шипиков, которые образуют синапсы с лиановидными волокнами. Позже и эти шипики и соответствующие синапсы полностью исчезают. Предполагают, что ранние соединения помогают образованию других синапсов, или обеспечивают некоторый контроль над возбудимостью, который необходим на определённой стадии развития.

После того как процессы развития полностью завершаются, новые нервные клетки не возникают, а если и возникают (обонятельные рецепторные клетки), то в незначительном числе. Однако, хотя новые нейроны не образуются, у каждого нейрона сохраняется способность к формированию новых отростков и новых синаптических контактов (рис. 17). Поэтому синаптические сети, образуемые между разными нейронами, подвергаются непрерывной модификации, особенно при овладении новыми навыками, познании и запоминании новой информации.

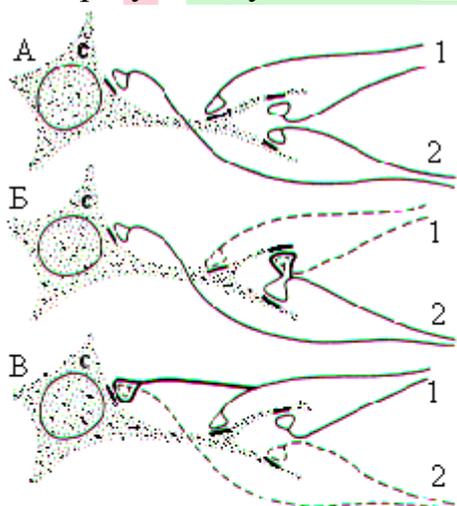


Рис. 17. Перестройка синаптических соединений в перегородочном ядре переднего мозга крысы: 1 - вход от гиппокампа; 2 - вход от медианного пучка переднего мозга. А - входы к нейрону (с) перегородочного ядра в норме. Б - после перерезки входа 1 его волокна дегенерируют (показаны пунктиром), а окончания входа 2 занимают свободные синаптические места на дендритах. В - перерезка входа 2. Окончания входа 1 занимают свободные места.

Хотя нервная система не может породить новые нейроны взамен утраченных, каждая клетка способна дать новые отростки взамен тех, которые были утрачены или повреждены. Также нервная система способна восстанавливать специфические синаптические связи. При отделении аксона от тела нейрона этот аксон дегенерирует. Однако вскоре на сохранившемся кусочке аксона образуется колбообразный вырост. Он начинает медленно со скоростью 0,5-4,5 мм в сутки расти по тому же пути, который занимал дегенерировавший аксон. При нормальных условиях новый аксон дорастает до иннервируемого органа и образует синапсы с клетками-мишенями. Таким способом происходит регенерация отростков нейрона и восстанавливается нормальная иннервация органа или ткани.

Хотя нервная система не может породить новые нейроны взамен утраченных, каждая клетка способна дать новые отростки взамен тех, которые были утрачены или повреждены. Также нервная система способна восстанавливать специфические синаптические связи. При отделении аксона от тела нейрона этот аксон дегенерирует. Однако вскоре на сохранившемся кусочке аксона образуется колбообразный вырост. Он начинает медленно со скоростью 0,5-4,5 мм в сутки расти по тому же пути, который занимал дегенерировавший аксон. При нормальных условиях новый аксон дорастает до иннервируемого органа и образует синапсы с клетками-мишенями. Таким способом происходит регенерация отростков нейрона и восстанавливается нормальная иннервация органа или ткани.

Наряду с врождённой тенденцией к образованию новых связей при повреждении старых для нейронов также присуща способность устанавливать новые связи в случае утраты прежних постсинаптических мишеней. Потеря определённого типа синаптических окончаний стимулирует возникновение аксонных выростов (колб роста), обладающих подвижностью и способных прорасти к другим клеткам и устанавливать новые синаптические контакты. Эксперименты показывают, что если перерезается один вход к нейрону, то другой вход увеличивает количество своих нервных окончаний, занимая освободившиеся постсинаптические участки на теле и дендритах этого нейрона.

Предполагают, что любой нейрон запрограммирован на образование определённого количества синапсов и реагирует на повреждение нервной ткани таким образом, чтобы компенсировать потери и попытаться восстановить необходимое количество синапсов, не смотря даже на то, что они могут образоваться в несоответствующих местах. Если две нервные клетки должны взаимодействовать более интенсивно, то число связей между ними может возрасти за счёт образования новых синапсов при одновременном сохранении старых. В опытах установлено, что если у млекопитающего вырезать определённый участок мозга и пересадить его в мозг другого животного, то пересаженный участок даёт отростки, которые устанавливают связи с мозгом реципиента.

Синаптические медиаторы

В качестве синаптических медиаторов выступает не одно, а целая группа химически разнородных веществ. Среди медиаторов больше всего веществ с относительно небольшой молекулярной массой, однако и некоторые полипептиды выполняют роль передатчиков возбуждения в ряде синапсов центральной нервной системы. Медиатором считается вещество при условиях, если оно: 1) имеется в соответствующих пресинаптических окончаниях; 2) способно высвободиться под влиянием нервного импульса; 3) способно изменять ионную проницаемость и электрический заряд постсинаптической мембраны; 4) по молекулярным и ионным механизмам действия на постсинаптическую мембрану действие вещества, высвобождаемого нервным импульсом, идентично действию этого же вещества, прикладываемого искусственно к постсинаптической мембране.

Из-за сложности строения мозга до сих пор точно не установлена химическая природа некоторых медиаторов в ЦНС. Обнаружено уже около 20 медиаторов и продолжается открытие новых. К ним относятся: ацетилхолин, норадреналин, дофамин, серотонин, гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), глицин, вещество P, АТФ, гистамин, соматостатин и др. Согласно принципу Дейла, каждый нейрон синтезирует и выделяет во всех своих синаптических окончаниях один и тот же медиатор. Нейроны, выделяющие ацетилхолин, называют холинергическими, норадреналин – адренергическими, серотонин – серотонинергическими.

Большому количеству различных медиаторов соответствует большое количество постсинаптических рецепторов, которые называют соответственно холинорецепторами, адренорецепторами, серотонинорецепторами, ГАМК-рецепторами и т.д. Этими мембранными рецепторами являются белковые молекулы, способные вступать во взаимодействие со специфическими медиаторами. В результате такого взаимодействия изменяется ионная проницаемость постсинаптической мембраны, что приводит к уменьшению или увеличению разности потенциалов между наружной и внутренней поверхностью мембраны, т.е. деполяризации или гиперполяризации.

Постсинаптические рецепторы обладают высокой чувствительностью к соответствующим медиаторам. Например, холинорецепторы реагируют на появление ацетилхолина в синаптической щели в концентрации 10^{-8} моль/л. Чрезмерно длительное действие медиатора на соответствующие рецепторы приводит к десенситизации рецепторов, т.е. к снижению чувствительности этих рецепторов к медиатору.

Один и тот же медиатор может вступать в реакцию с различными постсинаптическими рецепторами и вызывать противоположные эффекты. Например, ацетилхолин в нервно-мышечных синапсах скелетных мышц у человека действует на так называемые Н-холинорецепторы (чувствительные к никотину), которые открывают натриевые каналы в постсинаптической мембране, что вызывает деполяризацию и возникновение ВПСП. В синапсах, образованных окончаниями блуждающего нерва на клетках сердца этот же ацетилхолин действует на М-холинорецепторы (чувствительные к мускарину), открывающие под его действием калиевые каналы, что приводит к гиперполяризации постсинаптической мембраны и генерации ТПСП.

В адренергических синапсах выделяющийся норадреналин может действовать на два типа рецепторов – альфа-адренорецепторы и бета-адренорецепторы. В эффекторной ткани зачастую присутствуют как альфа-, так и бета-адренорецепторы, которые обеспечивают антагонистические или синергические действия.

Таким образом, один и тот же медиатор может взаимодействовать с различными рецепторами постсинаптической мембраны и вызывать различные эффекты.

Выделившиеся в синаптическую щель, но не вступившие в реакцию с постсинаптическими рецепторами молекулы медиатора разрушаются с помощью специальных ферментов или обратно всасываются (обратный захват) в пресинаптическое окончание.

Нейронные цепи

Нервная система человека может быть представлена в виде нервной сети, т.е. системы нейронных цепочек, передающих возбуждающие и тормозные сигналы. Нейронные сети построены из трёх главных компо-

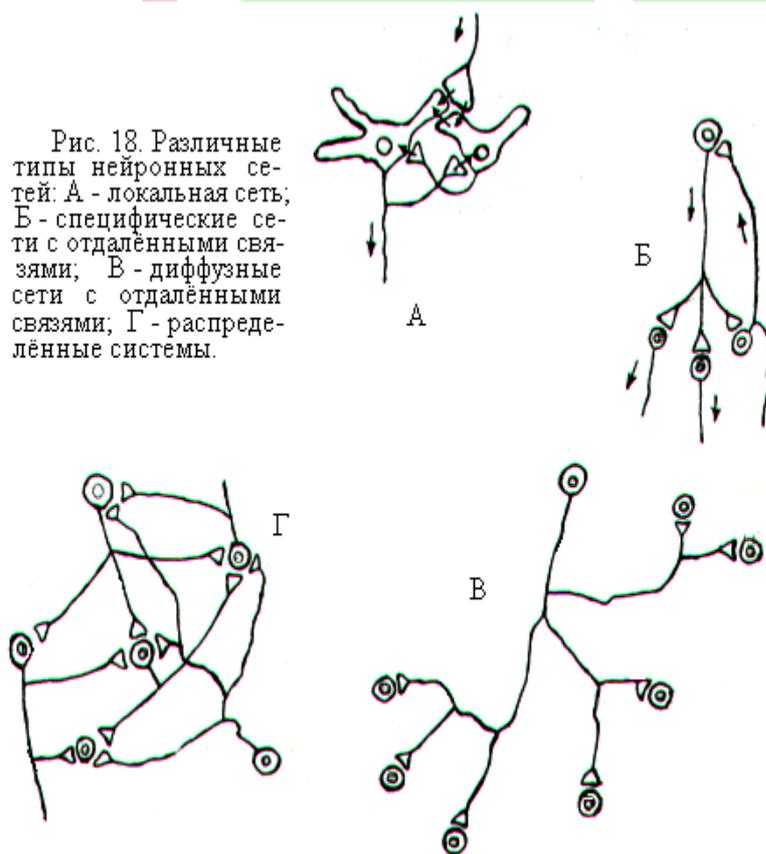
нентов: входных волокон, вставочных нейронов и эфферентных нейронов. Самыми простыми и элементарными нейронными цепями являются локальные сети, или микросети. Нередко определённый тип микросети повторяется по всему слою нервной структуры, например коры больших полушарий, и выступает в качестве модуля 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 путём 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. 18). Поэтому задачи и сферы влияния таких нейронов

Рис. 18. Различные типы нейронных сетей: А - локальная сеть; Б - специфические сети с отдалёнными связями; В - диффузные сети с отдалёнными связями; Г - распределённые системы.



весьма ограничены. Вторую разновидность локальной сети образуют нейроны, достаточно удалённые 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.

Более сложными являются сети с отдалёнными связями, соединяющие две или несколько областей нервной системы с локальными сетями. Сети с отдалёнными связями могут быть как специфическими, так и диффузными (рис. 18). Специфическое последовательное соединение нескольких областей выполняет функцию передачи информации с пери-

ферии в центральную нервную систему (например, проводниковые отделы анализаторов) или с центральных отделов на периферию (например, моторная система). В таких случаях обычно сети с отдалёнными 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.

Самый высокий уровень организации – это система соединений между целым рядом областей, управляющих каким-то поведением, в котором участвует весь организм. Такие сети носят название распределённых систем (рис. 18). Они могут находиться в разных отделах мозга и могут быть связаны гормональными воздействиями или длинными нервными путями. Распределённые системы участвуют в осуществлении высших функций двигательных и сенсорных систем, а также многих центральных систем, обеспечивающих сложные поведенческие акты, абстрактное мышление, речь и другие психофизиологические процессы.

В процессе эволюции происходило усложнение нейронных сетей. У беспозвоночных животных со слабо интегрированной нервной системой нейронные сети обычно организованы либо в форме ганглиев, либо в

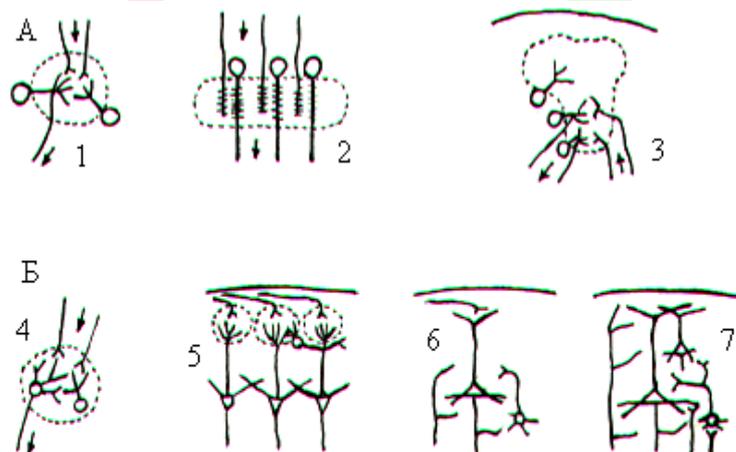


Рис. 19. Организация нейронных сетей у беспозвоночных (А) и позвоночных (Б) животных: 1 - ганглий; 2 - слой и модули; 3 - грибовидные тела; 4 - ядра (ганглии); 5 - пластинки и модули; 6 - примитивная кора (гиппокамп); 7 - сложная кора.

форме пластинок (рис. 19, А). Ганглии являются структурой с концентрированным расположением синаптических контактов между входными и выходными элементами, а пластинки – структурой с двухслойной организацией таких контактов.

У высших беспозвоночных животных интеграция сигналов на более высоком уровне происходит в нервных центрах, примером чему являются грибовидные тела мозга у насекомых. Грибовидные тела спрятаны в глубине мозга, а не на его поверхности, где они могли бы разрастаться в ширину.

У позвоночных животных и у человека часть нейронных сетей группируются в ганглии. Центры, расположенные в глубине мозга, увеличиваются за счёт образования изгибов, подобно грибовидным телам насекомых. Однако принципиально новая особенность высших позвоноч-

ных и человека – это группировка огромного количества нейронов в слои, лежащие на поверхности мозга, т.е. образование коры (рис. 19, Б).

Кора расположена таким образом, что нейроны всех её слоёв доступны для любых входных сигналов. Совместно с локальными сетями, образованными ответвлениями отростков нейронов и вставочными нейронами, кора обладает огромными возможностями для интеграции, хра-

нения 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 определённых входных и выходных связей (зрительное 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 определённых функций в той распределённой системе, в состав которой оно входит.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ НЕРВНЫХ СЕТЕЙ

Дивергенция и конвергенция путей

Во всех изученных нервных сетях обнаружены дивергенция и конвергенция путей. Дивергенцией называют способность нейрона устанавливать многочисленные синаптические связи со многими другими нервными клетками (рис. 20, 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.

Схождение многих нервных путей к одному и тому же нейрону носит название конвергенции (рис. 20, Б). Например, на каждом мото-

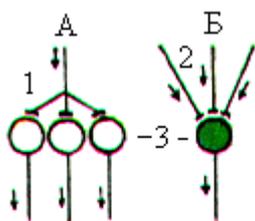


Рис. 20. Схемы дивергенции (А) и конвергенции (Б): 1 - разветвление одного аксона; 2 - аксоны разных нейронов; 3 - тела нейронов.

нейроне 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 пошлёт нервный импульс ко второй клетке. Если будет преобладать достаточной величины ТПСР, то нейрон затормозится. Такое сложение постсинаптических потенциалов называют пространственной, или одновременной суммацией.

Афферентных нейронов в нервной системе примерно в 5 раз больше, чем эфферентных. В связи с этим многие афферентные импульсы поступают к одним и тем же вставочным и эфферентным нейронам, которые являются для импульсов общими конечными путями к рабочим органам.

Впервые закономерности общих конечных путей были изучены в начале 20-го века английским физиологом Ч. Шеррингтоном. Благодаря общим конечным путям одна и та же ответная рефлекторная реакция определённой группы мотонейронов может быть получена при раздражении различных нервных структур. 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 её значением для жизнедеятельности организма в данный момент.

Временная и пространственная суммация. Окклюзия

Если ритмическое раздражение наносится с достаточно большой частотой, то импульсы, поступающие друг за другом в синапс по одному нервному пути, вызывают в постсинаптическом нейроне быстро возникающие друг за другом ВПСР. Эти ВПСР суммируются, достигая в конечном итоге порогового уровня, что приводит к развитию потенциала действия, или нервного импульса, в постсинаптическом нейроне. Такого рода повышение возбудимости нейрона в ходе последовательных ВПСР называется временной суммацией, или временным облегчением. Временная суммация играет очень важную физиологическую роль, потому что многие нейронные процессы (например, разряд рецептора) имеют ритмический характер и, таким образом, могут суммироваться, давая начало надпороговому возбуждению в постсинаптической мембране.

Наличие конвергенции многих путей, т.е. нервных цепочек, на одних и тех же эфферентных нейронах лежит в основе пространственной суммации и окклюзии. Пространственная суммация, или пространственное облегчение, наблюдается в том случае, когда одновременно по нескольким нервным путям поступают слабые импульсы к одному и тому же нейрону. Раздельная стимуляция каждого из этих входов к нейрону вызывает только подпороговый ВПСР. При одновременной же стимуляции нескольких входов ВПСР суммируются и в нейроне возникает потенциал действия.

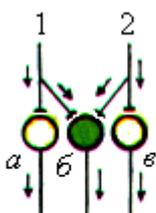


Рис. 21. Схема окклюзии (объяснение см. в тексте).

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 афферентных путей (на рис.21 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.

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

Торможение в нервных сетях

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. 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 вошёл в историю физиологии под названием Сеченовское торможение. Он доказывает, что торможение – это активный процесс, осуществляющийся в нервной системе наряду с торможением.

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.

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. 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 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.

Таким образом, вставочные тормозные нейроны не возбуждают, а тормозят те клетки, на которых оканчиваются их аксоны. Вставочные тормозные нейроны обуславливают осуществление антагонистического, или реципрочного, торможения (рис. 22). Реципрочным торможением является торможение мотонейронов мышц-антагонистов, например, мышц-сгибателей и мышц-разгибателей. При активации нервных путей, возбуждающих мотонейроны мышц-сгибателей, мотонейроны мышц-разгибателей тормозятся импульсами тормозных вставочных нейронов, и наоборот.

Возвратное постсинаптическое торможение – 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 в спинном мозге, клетки Пуркинье моз-

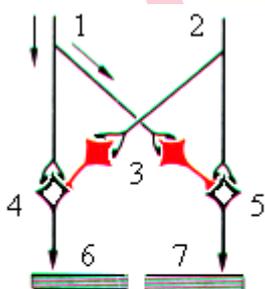


Рис. 22. Схема реципрочного торможения: 1 - вход к мотонейрону (4) мышцы-сгибателя (6); 2 - вход к мотонейрону (5) мышцы-разгибателя (7); 3 - вставочные тормозные нейроны.

жечка, корзинчатые клетки в промежуточном мозге и мозжечке.

Клетки Реншоу участвуют в регуляции уровня активности отдельных 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

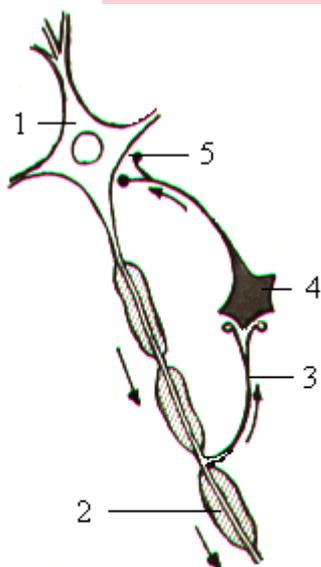


Рис. 23. Схема возвратного постсинаптического торможения: 1 - мотонейрон; 2 - аксон мотонейрона, идущий к мышце; 3 - коллатераль аксона; 4 - клетка Реншоу; 5 - тормозной синапс.

Рис. 24), регулируя поступление импульсов через эти нейроны в другие отделы ЦНС, в том числе и в кору больших полушарий.

Ещё одной формой возвратного торможения является латеральное торможение (рис. 25). Латеральное торможение осуществляется тормозными вставочными нейронами, которые соединены таким образом, что они влияют не только на возбуждённую 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 возбуждённому нейрону. Возбуждённый нейрон оказывается со всех сторон окружённым зоной торможения. Латеральное торможение обеспечивает контраст, т.е. выделение существенных сигналов из фона.

Рис. 23). Такая замкнутая 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 мозжечка своими тормозящими влияниями на клетки подкорковых ядер и ствола мозга участвуют в регуляции тонуса мышц.

Корзинчатые клетки промежуточного мозга и мозжечка вызывают синхронное торможение большого количества связанных с ними нейронов (рис. 24), регулируя поступление импульсов через эти нейроны в другие отделы ЦНС, в том числе и в кору больших полушарий.

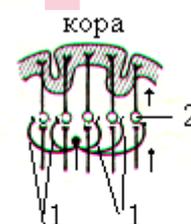


Рис. 24. Корзинчатая клетка: 1 - аксоны корзинчатой клетки; 2 - нейроны таламуса.

промежуточного к центрам

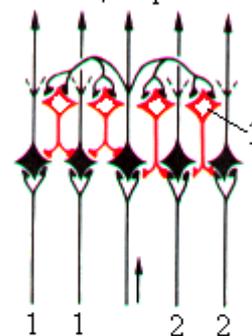


Рис. 25. Латеральное торможение: 1 - постсинаптическое; 2 - пресинаптическое; 3 - тормозной нейрон.

Оно играет особенно важную роль в сенсорных системах, где может иметь форму постсинаптического торможения или пресинаптического.

Пресинаптическое и пессимальное торможение

Торможение может развиваться ещё в пресинаптическом отделе путём 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.

Пресинаптическое торможение возникает в пресинаптической области перед синаптическим контактом, т.е. там,

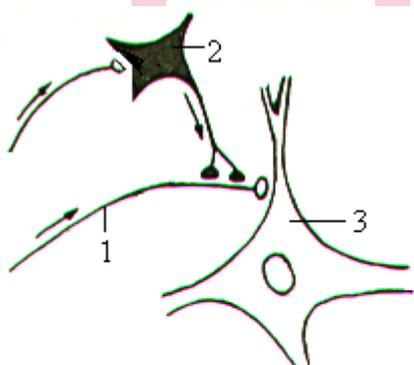


Рис. 26. Схема пресинаптического торможения: 1 - афферентное волокно; 2 - тормозной нейрон, образующий тормозные синапсы на окончании волокна; 3 - нейрон, возбуждаемый импульсами, приходящими по нервному волокну.

где аксон возбуждающего нейрона лишён миелиновой оболочки перед переходом его в нервное окончание (рис. 26). С этим лишённым миелина участком контактирует аксон тормозного вставочного нейрона и образует тормозной аксо-аксональный синапс. Импульсы, поступающие по аксону тормозного нейрона в аксо-аксональный 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 остаётся незаторможенным и способен реагировать на импульсы, поступающие по другим входам. Пресинаптическое торможение обуславливает ограничение притока афферентных импульсов к нервным центрам.

Торможение деятельности нейрона может осуществляться и без участия особых тормозных структур. В этом случае торможение развивается в возбуждающих синапсах 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 деполяризация синаптических мембран может быть сильной и стойкой.

СПИННОЙ МОЗГ

Строение спинного мозга

Спинной мозг – наиболее древний в филогенетическом плане отдел ЦНС. Он располагается в позвоночном канале и представляет собой немного сплюснутый в переднезаднем направлении цилиндрический тяж длиной около 45 см у взрослого человека (рис. 27). Спинной мозг покрыт тремя оболочками – твёрдой, паутинной и мягкой. Внутри позвоночного канала он удерживается при помощи связок, которые идут от твёрдой мозговой оболочки к внутренней стенке канала. Пространство между твёрдой и паутинной (субарахноидальное пространство), а также между паутинной и мягкой оболочками (субдуральное пространство) заполнено спинномозговой жидкостью.

Вверху над первым шейным позвонком – атлантом – спинной мозг переходит в продолговатый мозг, а внизу на уровне 2-го поясничного позвонка заканчивается заострением – мозговым конусом. От конуса отходит концевая нить, прикрепляющая снизу спинной мозг ко 2-му копчиковому позвонку. Спинной мозг имеет два утолщения – шейное и поясничное, образованные большим скоплением нейронов и нервных волокон. Из этих утолщений выходят нервы к верхним и нижним конечностям.

У ребёнка в первые 3 месяца внутриутробной жизни спинной мозг занимает всю длину позвоночного канала. Затем, вследствие более быстрого роста позвоночника, спинной мозг отстаёт в росте и его нижние отделы – поясничный, крестцовый и копчиковый располагаются в более высоко расположенных отделах позвоночника.

Вдоль спинного мозга проходят передняя срединная щель и задняя срединная борозда, которые делят его на две симметричные половины. На боковых поверхностях спинного мозга симметрично выходят передние корешки и входят задние корешки спинномозговых нервов (рис. 28). Участок спинного мозга, который соответствует каждой

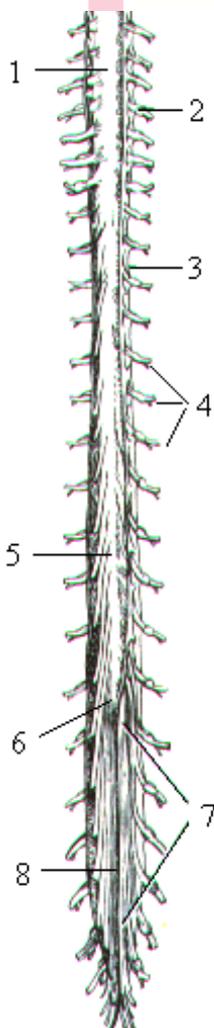


Рис. 27. Спинной мозг: 1 - шейное утолщение; 2 - спинномозговой узел; 3 - твёрдая мозговая оболочка (вскрыта); 4 - спинномозговые нервы; 5 - поясничное утолщение; 6 - мозговой конус; 7 - конский хвост; 8 - концевая нить.

паре корешков, называется сегментом. Сегменты обозначаются латинскими буквами в соответствии с отделом спинного мозга: шейный (cervicalis) – С, грудной (thoracalis) – Th, поясничной (lumbalis) – L, крестцовый (sacralis) – S, копчиковый (coccygeus) – Co. Рядом с буквой, которой называется отдел мозга, ставят цифру, обозначающую номер сегмента в данном

отделе. Например, L₂ – второй поясничной сегмент. Всего в спинном мозге человека – 31 сегмент.

Шейный отдел спинного мозга имеет 8 сегментов и переходит на уровне 7-го шейного позвонка в грудной отдел, состоящий из 12 сегментов. Нижняя граница грудного отдела лежит на уровне 10-11-го грудного позвонка. Поясничной отдел состоит из 5 сегментов, нижняя граница которых проходит на уровне 12-го грудного позвонка. Крестцовый отдел (5 сегментов) на уровне 1-го поясничного позвонка переходит в копчиковый отдел, чаще всего состоящий из 1 сегмента. Копчиковый отдел заканчивается на уровне нижнего края 1-го поясничного позвонка.

Место выхода спинномозговых корешков из мозга не соответствует уровню межпозвоночных отверстий. Поэтому корешки, прежде чем выйти из позвоночного канала, направляются вниз вдоль спинного мозга и в поясничном отделе позвоночника образуют пучок – конский хвост.

Задние корешки состоят из аксонов чувствительных нейронов, тела которых находятся в спинномозговых нервных узлах, или ганглиях, расположенных по обе стороны у входа или во входе в позвоночник - межпозвоночном отверстии. Чувствительные нейроны имеют один отросток, который сразу после отхода от тела клетки делится на две ветви. Одна из них проводит нервные импульсы от рецепторов к телу клетки и является дендритом, другая – от тела нервной клетки к нейронам спинного мозга и является аксоном. Проведение нервных импульсов из одной ветви в другую может проходить и без участия тела чувствительного нейрона.

Передние корешки образованы аксонами двигательных нейронов, или мотонейронов, тела которых расположены в передних рогах спинного мозга. В грудном отделе в передние корешки кроме аксонов двигательных нейронов входят аксоны вегетативных нейронов, тела которых находятся в боковых рогах спинного мозга. Передние и задние корешки (спинномозговые корешки) в области межпозвоночного отверстия соединяются в спинномозговой нерв. У человека 31 пара спинномозговых нервов, соответствующих 31 сегменту спинного мозга.

В опытах на животных с перерезкой отдельных корешков было установлено, что каждый сегмент спинного мозга иннервирует три поперечных отрезка, или метамера, тела: свой собственный, соседний сверху и соседний снизу. Это создаёт надёжность иннервации, т.к. для того чтобы лишить чувствительности участок тела, необходимо перерезать три смежных задних корешка. Точно также сокращение мышц и движение

участка тела исчезает при повреждении или перерезке трёх соседних передних корешков.

На поперечном разрезе спинного мозга видно, что его очень узкий центральный канал окружён серым веществом (рис. 28). Оно образовано телами и дендритами нейронов и напоминает форму летящей бабочки. Выступающие части серого вещества называют передними и задними рогами. В грудном отделе и верхней части поясничного отдела между передними и задними рогами есть ещё и боковые рога.

В спинном мозге человека содержится примерно 13 млн. нейронов.

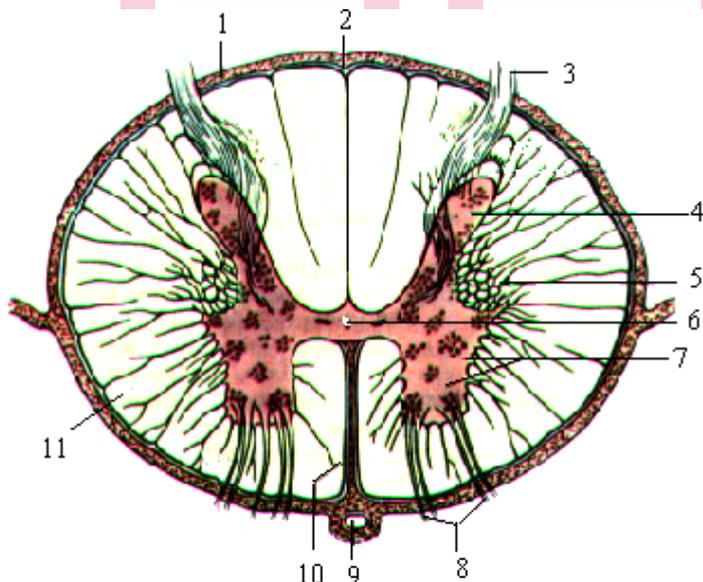


Рис. 28. Поперечный разрез спинного мозга: 1 - мягкая оболочка спинного мозга; 2 - задняя срединная борозда; 3 - задний корешок (чувствительный); 4 - задний рог; 5 - боковой рог; 6 - центральный канал; 7 - передний рог; 8 - передний корешок (двигательный); 9 - передняя спинномозговая артерия; 10 - передняя срединная щель; 11 - белое вещество.

Из них только около 3 % составляют эфферентные клетки – двигательные, или мотонейроны, и вегетативные нейроны. Остальные 97 % приходятся на долю вставочных нейронов, или интернейронов. Мотонейроны спинного мозга подразделяются на два основных типа: альфа-мотонейроны и гамма-мотонейроны.

Серое вещество спинного мозга со всех сторон окружено белым веществом. Белое вещество делится на три парных канатика – передний, боковой и задний. Передний канатик расположен между передней срединной щелью и передним рогом серого вещества, боковой канатик – между передним и задним рогом, задний канатик – между задним рогом и задней срединной бороздой. Белое вещество спинного мозга образовано в основном продольно идущими нервными волокнами, объединёнными в пучки, которые являются проводящими путями для нервных импульсов.

Функции 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.

Спинной мозг выполняет интегративную, проводниковую и рефлекторную функции. Интегративная функция заключается в объединении (интеграции) поступающей информации от рецепторов. Она у спинного мозга проявляется слабо. 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. 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 идут в составе задних и боковых канатиков (рис. 29). Их называют чувствительными путями, т.к. они проводят импульсы от температурных, болевых,

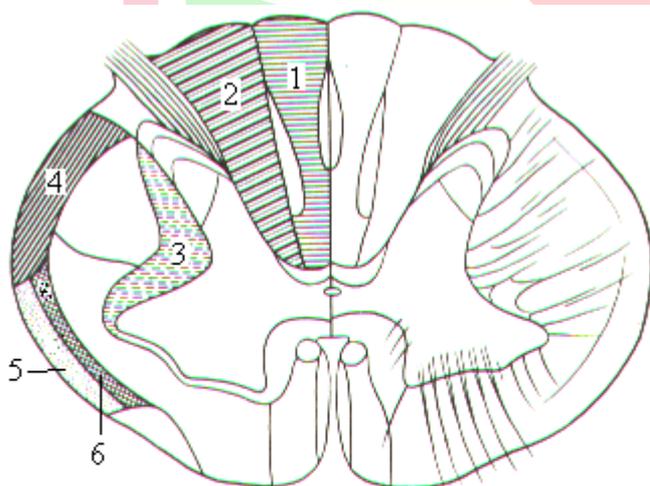


Рис. 29. Схема расположения основных восходящих путей в белом веществе спинного мозга: 1 - тонкий пучок (пучок Голля); 2 - клиновидный пучок (пучок Бурдаха); 3 - дорсолатеральный; 4, 5 - спинномозжечковые пути; 6 - спиноталамический путь.

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 спинно-мозжечковые пути, ведущие в мозжечок и спиноталамический путь, ведущий в ядра таламуса.

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. 30). 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.

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. 30).

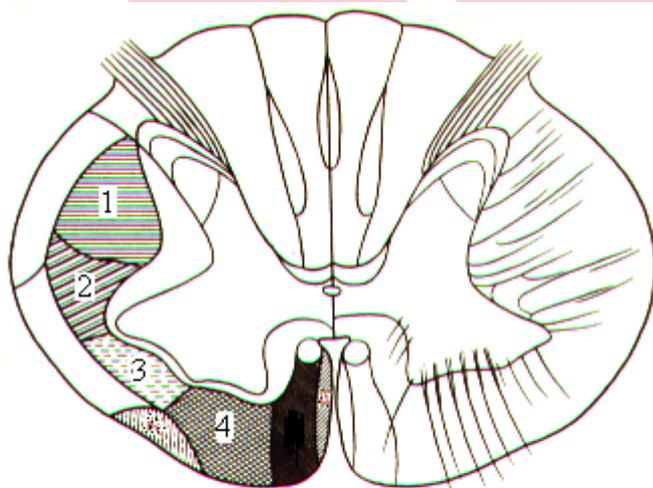


Рис. 30. Схема локализации основных нисходящих путей спинного мозга: 1 - пирамидный путь; 2 - руброспинальный путь; 3, 4 - вестибулоспинальные пути.

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 (эфферентные) волокна выходят через передние корешки. В задних корешках волокон примерно в 5 раз больше, чем в передних.

Спинной мозг выполняет много рефлекторных функций. В нём 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.

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 перерезки или вследствие травмы у человека, исчезают многие сложные формы активности, создаваемые спинным мозгом - спинальный шок. Продолжительность спинального шока у человека от нескольких недель до 4-5 месяцев. Когда шок проходит, рефлексы восстанавливаются.

Рефлексы, протекающие с участием спинного мозга, подразделяются на двигательные и вегетативные. Двигательные рефлексы осуществля-

ются с помощью альфа-мотонейронов передних рогов. 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 (внутриверетённым) мышечным волокнам, которые являются мышечными рецепторами. Импульсы, поступающие от гамма-мотонейронов, не вызывают сокращения 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 произошёл 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.

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. 31), 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 эфферентно-

го 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 разгибателей ноги (рис. 31, А), таких как четырёхглавая мышца бедра (коленный рефлекс) или трёхглавая мышца голени (ахиллов рефлекс). Сухожильные рефлексы можно вызвать

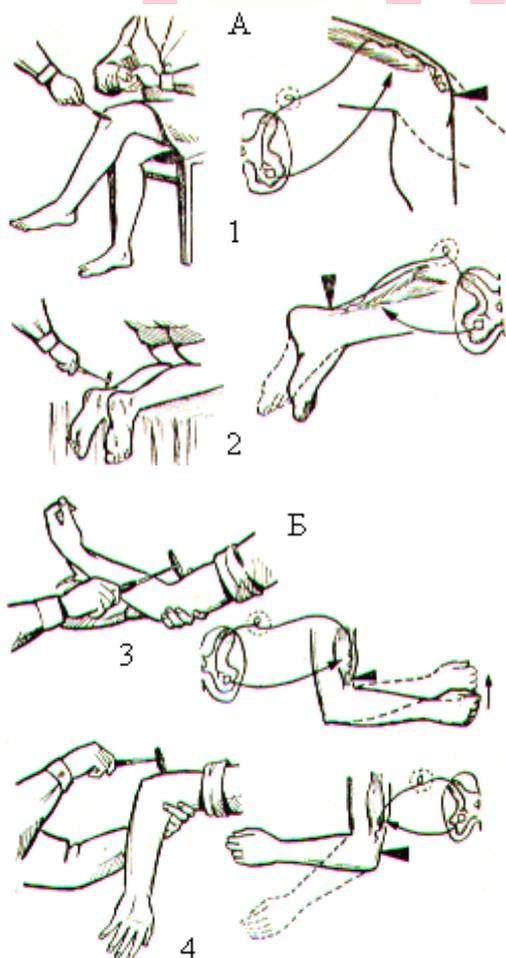


Рис. 31. Наблюдение сухожильных рефлексов человека (слева) и схемы их рефлекторных дуг (справа): А - нижние конечности, Б - верхние конечности; 1 - коленный рефлекс; 2 - ахиллов рефлекс; 3 - рефлекс двуглавой мышцы; 4 - рефлекс трёхглавой мышцы.

и в мышцах-сгибателях. На руке они чётко проявляются на двуглавой и трёхглавой мышцах (рис.31, Б).

Важное значение для поддержания выпрямленной позы и стояния человека имеют рефлексы растяжения. Под влиянием силы тяжести раздражаются рецепторы растяжения (мышечные веретёна) в мышце. Так, при стоянии четырёхглавая мышца бедра подвергается растяжению из-за тенденции колена сгибаться под влиянием гравитации. От мышечных веретён четырёхглавой мышцы поступают длительное время асинхронные импульсы к альфа-мотонейронам спинного мозга. В ответ альфа-мотонейроны посылают тоже асинхронные импульсы к экстрафузальным волокнам четырёхглавой 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 режесгибательных мышц без заметного их утомления. Тонические рефлексы направлены на поддержание определённой позы. В их осуществлении кроме механизмов спинного мозга участвуют двигательные центры головного мозга.

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 мото-

нейронов 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 определённых раздражениях внутренних органов и характеризуются появлением двигательных реак-

ций 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 регуляции 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 крестцовом отделе – центры парасимпатического отдела вегетативной нервной системы. Эти центры участвуют в регуляции пищеварения, дыхания, кровообращения, мочеиспускания, дефекации, осуществляют некоторые половые рефлексы.

ПРОДОЛГОВАТЫЙ МОЗГ И ВАРОЛИЕВ МОСТ

Строение продолговатого мозга и варолиева моста

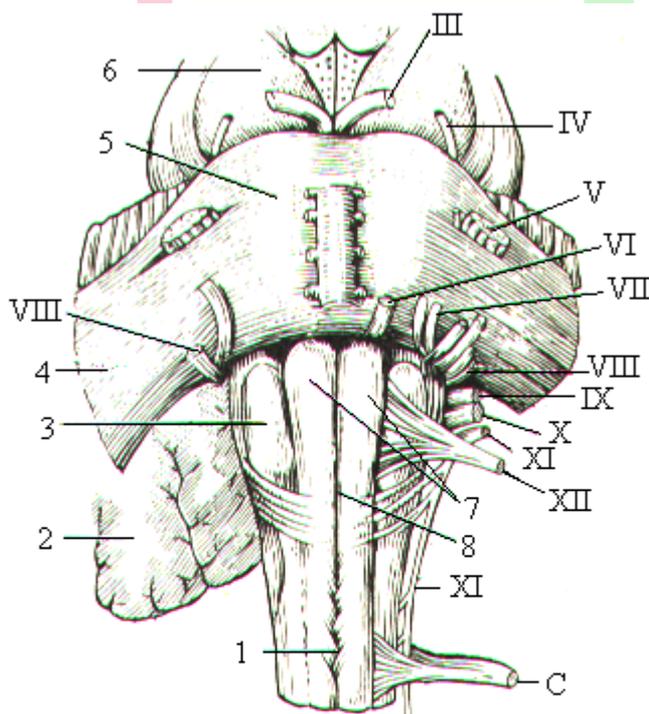


Рис. 32. Часть ствола мозга с передней стороны: 1 - перекрёст пирамид (место перехода продолговатого мозга в спинной); 2 - мозжечок; 3 - олива продолговатого мозга; 4 - средняя ножка мозжечка; 5 - варолиев мост; 6 - средний мозг (ножка мозга); 7 - пирамиды продолговатого мозга; 8 - передняя срединная щель; 9 - XII - соответствующие пары черепно-мозговых нервов; С - первый спинномозговой нерв.

Продолговатый мозг является продолжением спинного и в нижней части похож на него по строению и форме (рис. 32). В продолговатом мозге частично сохраняется сегментарное строение, типичное для спинного мозга. Вверху продолговатый мозг переходит в варолиев мост, а боковые его отделы переходят в нижние ножки мозжечка, который находится сзади. В продолговатом мозге продолжают, переходя со спинного мозга, передняя срединная щель, задняя срединная борозда, а внутри центральный канал. По бокам передней срединной щели располагаются пирамиды, образо-

ванные пучками проводящих путей. Сбоку от пирамид с каждой стороны продолговатого мозга находятся оливы.

Задняя поверхность продолговатого мозга разделена задней срединной бороздой. По бокам от неё расположены тонкий и клиновидный пучки, образующие задний канатик. Задние канатики продолговатого мозга являются продолжением задних канатиков спинного мозга. Вверху задние канатики переходят в нижние ножки мозжечка.

Продолговатый мозг участвует в образовании одной из полостей головного мозга – IV-го желудочка. Продолговатый мозг и мост образуют дно IV-го желудочка – ромбовидную ямку (рис. 33). Внизу IV желудочек сообщается с центральным каналом спинного мозга, вверху переходит в водопровод среднего мозга.

Варолиев мост расположен над продолговатым мозгом в виде поперечного белого вала (рис. 32). Сверху он переходит в ножки мозга, а боковые его отделы переходят в средние ножки мозжечка. Мост и мозжечок часто объединяют под названием задний мозг. Белое вещество моста в его передней части представлено поперечно идущими волокнами, направляющимися в средние ножки мозжечка. Они пронизываются продольными пучками волокон пирамидных путей, образующих затем пирамиды продолговатого мозга и направляющиеся в спинной мозг.

В продолговатом мозге и мосту основная часть серого вещества располагается в белом отдельными группами, или ядрами, которые являются рефлекторными центрами. Из 12 пар черепных (черепно-мозговых) нервов, выходящих из головного мозга и черепа самостоятельно, без связи со спинным мозгом, V-XII пары отходят от ядер, расположенных в продолговатом мозге и мосту (рис. 32). Часть из этих нервов иннервируют лицевую и глазодвигательную мускулатуру, что свидетельствует о сегментарных чертах строения продолговатого мозга и моста.

Функции продолговатого мозга и варолиева моста

Продолговатый мозг и 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 кортикобульбарный 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 (рис. 33) 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. Здесь же находятся центры

некоторых защитных рефлексов: чихания, кашля, рвоты, мигания, слёзоотделения.

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 обра-

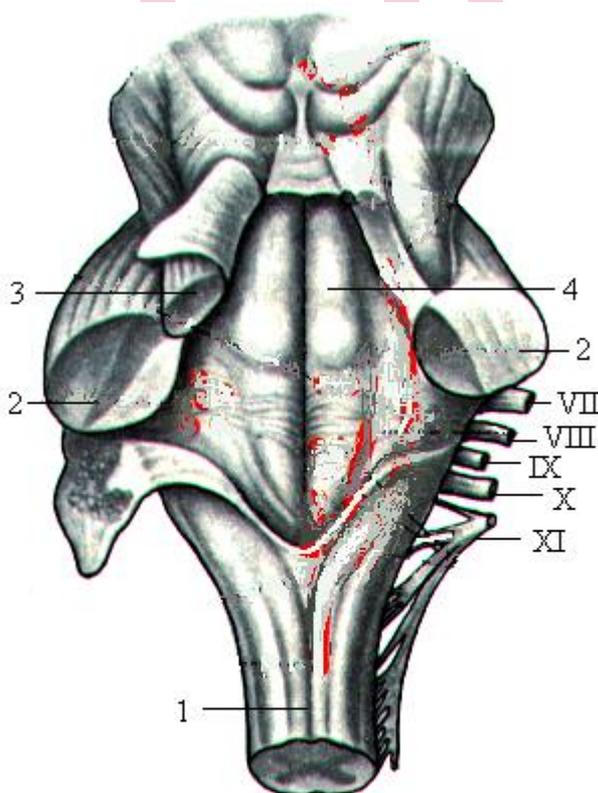


Рис. 33. Задняя поверхность моста и продолговатого мозга (мозжечок удалён и вскрыта полость IV-го желудочка): 1 - задняя срединная борозда; 2 - средние ножки мозжечка (перерезаны); 3 - верхняя ножка мозжечка (перерезана); 4 - дно IV-го желудочка (ромбовидная ямка); VII - XI - соответствующие пары черепномозговых нервов.

зом 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 определённая поза; 2) установочные, или выпрямительные рефлексы, ко-

торые 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 трёх 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 подъёма происходит сгибание конечностей и человек слегка приседает, а в начале спуска – их разгибание и человек слегка выпрямляется.

СРЕДНИЙ МОЗГ

Строение среднего мозга

Средний мозг совместно с варолиевым мостом и продолговатым мозгом образует ствол головного мозга, в котором он занимает относительно небольшую по объёму часть. К стволу мозга иногда также относят промежуточный мозг и мозжечок. Средний мозг расположен над варолиевым мостом спереди от мозжечка. Он состоит из ножек мозга и крыши среднего мозга, или четверохолмия (рис. 34).

Ножки мозга занимают переднюю часть среднего мозга и представляют собой белые округлые тяжи, выходящие из моста и направляющиеся к большим полушариям. На поперечном разрезе среднего мозга видно, что каждая ножка состоит из покрышки и основания, на границе которых находится чёрное вещество, или чёрная субстанция. Чёрная субстанция представляет собой скопление тел нейронов, содержащих пигмент меланин, придающий нейронам характерный тёмный цвет.

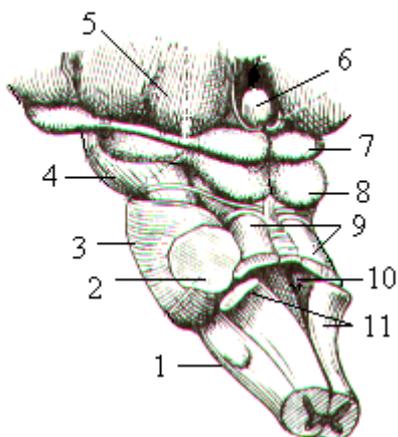


Рис. 34. Ствол мозга сбоку и сверху (мозжечок удалён): 1 - продолговатый мозг; 2 - средняя ножка мозжечка; 3 - мост; 4 - ножка мозга; 5 - промежуточный мозг; 6 - эпифиз; 7 - верхние и нижние (8) бугры четверохолмия; 9 - верхние и нижние (11) ножки мозжечка; 10 - четвертый желудочек.

Основание ножек образовано в основном нервными волокнами, идущими из коры больших полушарий в спинной, продолговатый мозг и мост. Покрышка ножек мозга состоит из восходящих нервных волокон, направляющихся в отдел промежуточного мозга – таламус. Среди этих волокон залегают ядра, самыми крупными из которых

являются красные ядра. Они представляют собой удлинённые образования, расположенные между чёрной субстанцией и находящимся в центре серым веществом (рис. 35).

Четверохолмие составляет заднюю часть среднего мозга. Перпендикулярными бороздами четверохолмие делится на верхние, или передние, и нижние, или задние холмики (двухолмия), или бугры. В углублении между верхними холмиками находится железа внутренней секреции – эпифиз. Между ножками мозга и четверохолмием в центре среднего мозга проходит узкий канал – водопровод мозга (Сильвиев водопровод), сообщающийся снизу с IV-м желудочком, а сверху – с III-м желудочком.

Функции среднего мозга

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. Передние бугры четверохолмия являются первичными подкорковыми зрительными центрами, а задние бугры – первичными подкорковыми слуховыми центрами. Ядра, расположенные в передних и задних буграх четверохолмия, участвуют в осуществлении сторожевого рефлекса 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.

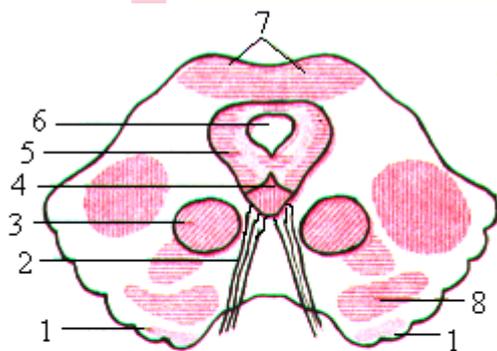


Рис. 35. Средний мозг на поперечном разрезе (схема): 1 - ножки мозга; 2 - глазодвигательный нерв; 3 - красное ядро; 4 - ядро глазодвигательного нерва; 5 - центральное серое вещество; 6 - водопровод мозга; 7 - бугры четверохолмия; 8 - чёрная субстанция.

Повреждение чёрной субстанции приводит к дегенерации дофаминергических нервных путей к полосатому телу, что является одной из причин возникновения тяжёлого заболевания нервной системы – болезни Паркинсона.

В покрывке среднего мозга располагаются ядра глазодвигательного (рис. 35) и блокового нервов (соответственно III-й и IV-й пары черепно-

Чёрная субстанция среднего мозга участвует в регуляции тонуса мышц и различных тонких движений (например, мелких движений пальцев рук). Чёрная субстанция функционально связана с подкорковыми ядрами больших полушарий – полосатым телом и бледным шаром. Нейроны чёрной 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.

мозговых нервов). Эти нервы управляют движениями глаз, аккомодацией глаза, зрачковым рефлексом.

Важным промежуточным центром проводящих путей ствола мозга являются красные ядра. Они связаны нервными путями с корой больших полушарий, ретикулярной формацией, мозжечком и спинным мозгом. От красных ядер берёт начало нисходящий руброспинальный путь, идущий к мотонейронам спинного мозга. С его помощью осуществляется регуляция тонуса скелетных мышц, а именно: происходит повышение тонуса мышц-сгибателей и уменьшение тонуса 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 наступает резкое повышение тонуса разгибательной мускулатуры (рис. 36). Конечности у него 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.



Рис. 36. 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.

РЕТИКУЛЯРНАЯ ФОРМАЦИЯ

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. Между нейронами ретикулярной формации образуются очень много синапсов.

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 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. 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 передаётся по двум ретикуло-спинальным 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 участие в процессах, связанных с поддержанием позы и организацией целенаправленных движений.

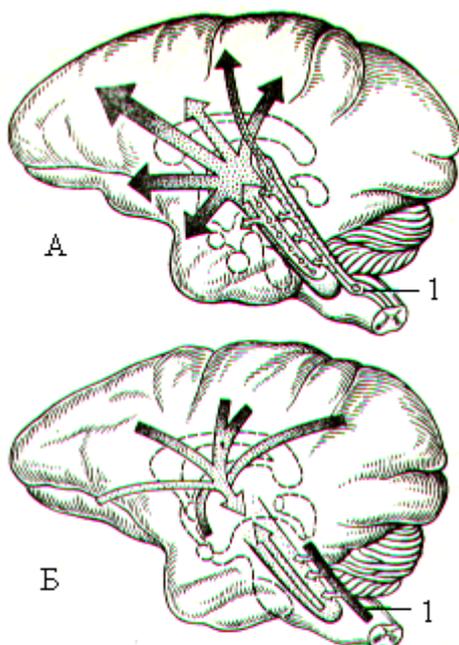


Рис. 37. Связи ретикулярной формации с корой больших полушарий: А - схема распространения восходящих путей, активирующих кору; Б - схематическое изображение нисходящих путей коры к ретикулярной формации; 1 - специфические афферентные пути к коре, отдающие коллатерали к ретикулярной формации.

Активность самой ретикулярной формации поддерживается непрерывным поступлением импульсов, идущих от рецепторов тела. Важная роль в поддержании её активности принадлежит гуморальным факторам, по отношению к которым она обладает высокой чувствительностью.

Благодаря работам Х. Мегуна и Дж. Морucci были открыты восходящие, активирующие влияния ретикулярной формации на кору больших полушарий (рис. 37). Обнаружено, что ретикулярная формация участвует в регуляции сна и бодрствования. Раздражение и возбуждение её с помощью вживленных в мозг электродов вызывает пробуждение у спящих животных. Эта поведенческая реакция пробуждения сопровождается учащением ритма электроэнцефалограммы в обширных областях коры больших полушарий.

Разрушение восходящих путей от ретикулярной формации приводит к глубокому сну у бодрствовавших животных и уменьшению частоты колебаний электроэнцефалограммы.

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 ретикулярной 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 её 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 определённый 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.

МОЗЖЕЧОК

Строение мозжечка

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 необходимым органом. У людей с врождённым отсутствием мозжечка не

наблюдается каких-либо серьёзных нарушений движений, препятствующих их жизнедеятельности.

Мозжечок человека состоит из непарной средней части – червя и расположенных по обе стороны от червя двух полушарий. Со стволом мозга мозжечок соединяется тремя парами ножек. Толстые средние ножки охватывают продолговатый мозг и, расширяясь, переходят в варолиев мост (рис. 38). Верхние ножки мозжечка идут к четверохолмию среднего мозга, а нижние ножки спускаются вниз и сливаются с продолговатым мозгом. Через нижние и средние ножки главным образом входят в мозжечок афферентные волокна, а через верхние ножки выходят эфферентные волокна.

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. На поверхности полушарий и червя имеются поперечные параллельные борозды, между которыми рас-

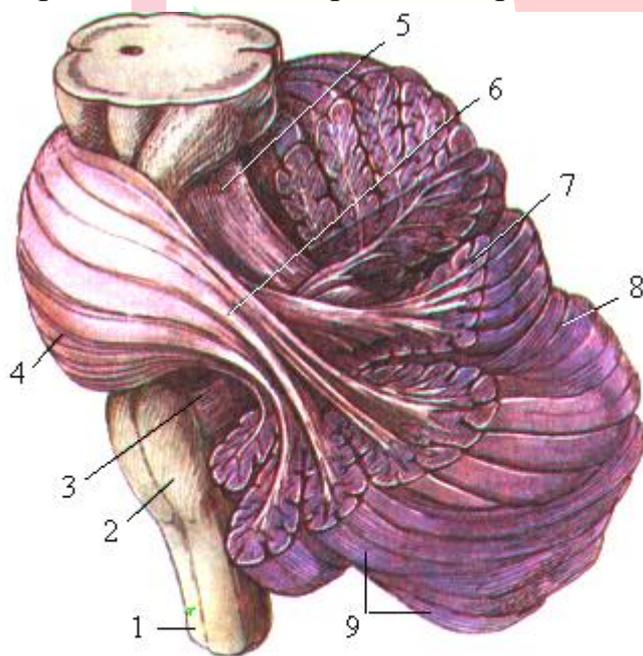


Рис. 38. Срединная поверхность мозжечка (вид слева): 1 - спинной мозг; 2 - продолговатый мозг; 3 - нижняя ножка мозжечка; 4 - мост; 5 - верхняя ножка мозжечка; 6 - средняя ножка мозжечка; 7 - лист; 8 - левое полушарие мозжечка; 9 - листки (извилины) мозжечка.

положены узкие длинные листки мозжечка. Каждый листок (извилина) мозжечка представляет собой тонкую прослойку белого вещества, покрытого корой. Листки группируются в дольки, которые отделяются более глубокими бороздами. Складчатое строение во много раз увеличивает поверхность коры мозжечка (рис. 38).

На поперечном срезе коры мозжечка различают три слоя: наружный – молекулярный, средний – ганглиозный и внутренний – зернистый (рис. 39). Молекулярный слой составляют: 1) параллельные волокна, представляющие собой Т-образные разветвления аксо-

нов многочисленных клеток-зёрен, тела которых находятся во внутреннем слое; 2) разветвления дендритов клеток Пуркинье, клеток Гольджи, а также аксонов клеток-зёрен, тела которых залегают в нижележащих слоях; 3) корзинчатые клетки; 4) некоторое количество звёздчатых клеток.

В ганглиозном слое находятся тела около 7 млн. клеток Пуркинье, ориентированные вертикально по отношению к поверхности коры мозжечка. Их дендриты поднимаются вверх в молекулярный слой, где сильно

ветвятся. На дендритах клеток Пуркинье находится множество шипиков, на которых образуют синапсы параллельные волокна. Аксоны клеток Пуркинье выходят из коры мозжечка вниз и направляются к ядрам мозжечка. Аксоны клеток Пуркинье являются практически единственным выходом из коры мозжечка.

Под ганглиозным слоем лежит зернистый, или гранулярный, слой. В нём насчитывается свыше 10 млрд. клеток-зёрен, или гранулярных клеток. Аксоны этих клеток поднимаются вертикально вверх в молекулярный слой, где Т-образно ветвятся. Ветви идут параллельно поверхности коры (параллельные волокна) и образуют синапсы на дендритах других клеток. В зернистом слое находятся тела клеток Гольджи, дендриты которых поднимаются вверх и разветвляются в молекулярном слое, а аксоны образуют синапсы на клетках-зёрнах.

За исключением клеток-зёрен, все вышеописанные нервные клетки, тела которых расположены в коре мозжечка, являются тормозными.

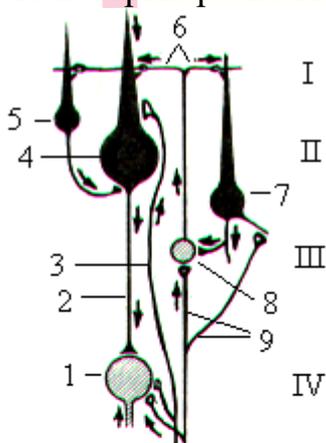


Рис. 39. Важнейшие межнейронные связи в коре мозжечка: I - молекулярный, II - ганглиозный, III - зернистый слой, IV - внутренне мозжечковые ядра; 1 - клетка внутреннего мозжечкового ядра; 2 - аксон клетки Пуркинье (4); 3 - лазающее волокно; 4 - клетка Пуркинье; 5 - корзинчатые клетки; 6 - параллельные волокна; 7 - клетка Гольджи; 8 - клетка-зерно; 9 - моховидные волокна.

Вход в кору мозжечка осуществляется по трём типам афферентных волокон: моховидным, лиановидным и норадренергическим. Моховидные, или мшистые, волокна идут от нейронов ядер варолиева моста и образуют синапсы на клетках-зёрнах. Лиановидные, или лазающие, волокна идут из продолговатого мозга. Они сильно ветвятся, оплетая дендриты клеток Пуркинье и формируя на них многочисленные возбуждающие синапсы (рис. 39). Норадренергические волокна поступают из голубого пятна, которое расположено в боковой части ромбовидной ямки, или дна IV желудочка, образованного задними поверхностями продолговатого мозга и моста.

В белом веществе мозжечка человека находятся парные ядра: ядро шатра, вставочное, или промежуточное ядро, которое разделяется на шаровидное и пробковидное ядра, и зубчатое ядро. Эфферентные волокна разных участков коры мозжечка, являющиеся аксонами клеток Пуркинье, направляются к строго определённым ядрам мозжечка. В соответствии с проекцией коры мозжечка на его ядра кору мозжечка подразделяют на три продольные зоны – кору червя, кору промежуточной околочервячной зоны и кору остальной части полушарий мозжечка. Так, эфферентные волокна от коры червя мозжечка идут к ядру шатра, от промежуточной околочервячной зоны коры – к вставочному ядру, а от остальных боковых участков коры полушарий мозжечка – к зубчатому ядру.

Функции 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.

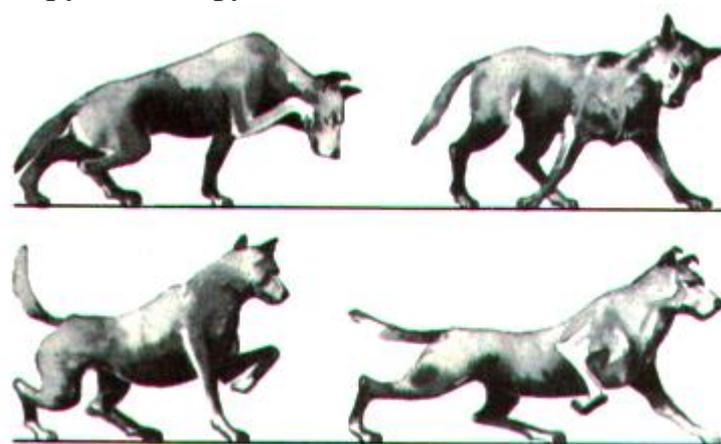
Эфферентные пути от мозжечка идут к спинному и продолговатому мозгу, к ретикулярной формации, красным ядрам среднего мозга, к промежуточному мозгу, коре больших полушарий и к подкорковым ядрам.

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 рефлексом 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 рефлексом 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 через таламус промежуточного мозга посылается в двигательные зоны коры больших полушарий. 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 рас-



стройства: атония, астения, астазия, атаксия, асинергия, дисметрия, адиадохокинез, дезэквilibрия (рис. 40).

Атония характеризуется резким ослаблением

Рис. 40. Походка собаки с разрушенным мозжечком.

мышечного тонуса. Она обычно сопровождается астенией – слабостью и повышенной утомляемостью мышц. Астазия проявляется в утрате способности мышц к длительному тетаническому сокращению, вследствие чего конечности и голова непрерывно дрожат и качаются, т.е. наблюдается тремор. 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. Асинергия сочетается с дисметрией, или утратой соразмерности движения. При дисметрии наблюдается несоответствие между интенсивностью мышечного сокращения и задачей выполняемого движения, движения становятся размахистыми 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 дезэквilibрия, т.е. потеря способности сохранять равновесие.

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. 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 её контролем.

ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ МОЗГ

Структуры промежуточного мозга. Функции таламуса

Промежуточный мозг расположен 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 освещённости, контраста, яркости, цвета и другой зрительной 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.

Таламус имеет форму двух крупных тел эллипсоидной формы, по бокам срастающихся с большими полушариями. Серое вещество в таламусе сгруппировано в ядра, которые расположены главным образом в области боковой стенки III-го желудочка (рис. 41). Всего в таламусе насчитывают до 40 ядер. По функциональному значению ядра подразделяют на специфические, неспецифические, ассоциативные и моторные.

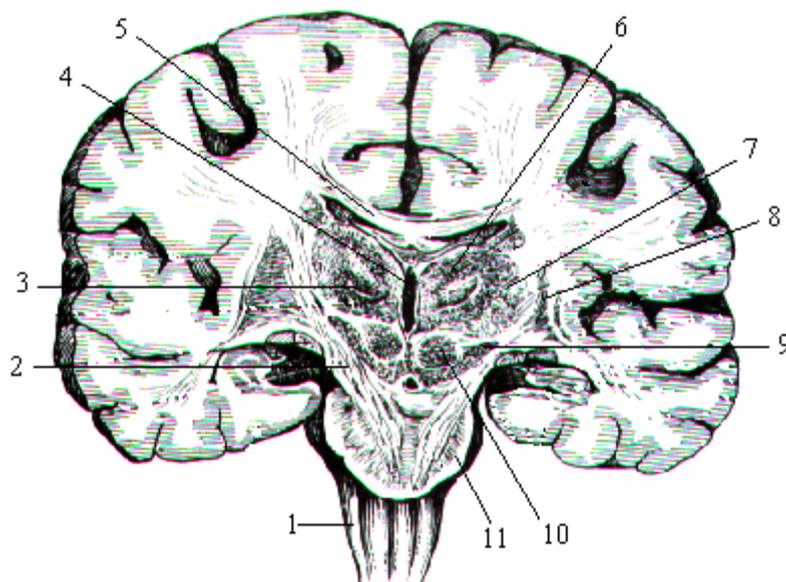


Рис. 41. Фронтальный разрез головного мозга в области ножек мозга: 1 - продолговатый мозг; 2 - основание ножки мозга; 3 - вентральное, 6 - медиальное и 7 - латеральное ядра таламуса; 4 - третий желудочек; 5 - мозолистое тело; 8 - чечевицеобразное ядро; 9 - чёрная субстанция среднего мозга; 10 - красное ядро; 11 - варолиев мост.

На нейронах 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.

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. 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 определённых точках коры, а при их повреждении пропадает определённый вид чувствительности.

Неспецифические ядра таламуса имеют многочисленные нервные связи с ретикулярной формацией, со специфическими и ассоциативными ядрами таламуса 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.

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.

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 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 специфиче-

ческих (проекторных) ядер. Через ассоциативные ядра таламус связан с ассоциативными областями коры.

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

Функции гипоталамуса

Гипоталамус расположен под таламусом и впереди от ножек мозга. Он включает в себя такие анатомические структуры, как серый бугор, воронку и сосцевидные тела (рис. 42). 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.

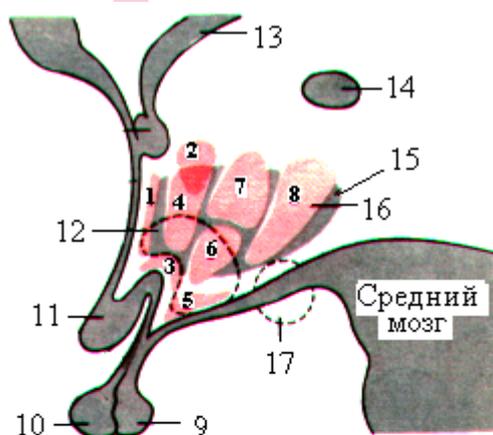


Рис. 42. Расположение основных ядерных групп гипоталамуса: 1 - преоптическое, 2 - паравентрикулярное, 3 - супраоптическое, 4 - переднее, 5 - инфундибулярное, 6 - вентромедиальное, 7 - дорсомедиальное и 8 - заднее ядра гипоталамуса; 9 - нейрогипофиз; 10 - аденогипофиз; 11 - зрительный перекрест; 12 - гипофизотропная зона; 13 - свод; 14 - промежуточное вещество; 15 - латеральный гипоталамус; 16 - медиальный гипоталамус; 17 - сосцевидное тело.

Также в этих ядрах имеются своеобразные нейроны-датчики, реагирующие на различные изменения внутренней среды организма: температуру и вязкость крови, концентрацию минеральных 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. Повреждение задней группы ядер гипоталамуса вызывает подавление образования тепла в организме и снижение температуры тела - гипотермию.

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. В ядрах гипоталамуса расположены высшие центры вегетативной нервной системы, причём в ядрах передней группы расположены главным образом центры парасимпатического отдела, а в ядрах задней группы – преимущественно центры симпатического отдела.

В ядрах средней группы находятся центры, регулирующие обмен веществ и пищедобывательные поведенческие реакции.

Разрушение передней группы ядер сопровождается нарушением отдачи тепла и повышением температуры организма – гипертермией.

Одной из главнейших функций гипоталамуса является регуляция деятельности гипофиза. Различают две системы регуляции: 1) гипоталамо-аденогипофизарная, состоящая из некоторых ядер средней группы гипоталамуса, которые функционально связаны с аденогипофизом; 2) гипоталамо-нейрогипофизарная, состоящая из некоторых ядер передней группы гипоталамуса, связанных с задней долей гипофиза, т.е. нейрогипофизом.

Обнаружено, что секреция гормонов аденогипофиза регулируется нейрогормонами гипоталамуса, которые являются как бы гормонами гормонов. Нейрогормоны вырабатываются нейросекреторными клетками

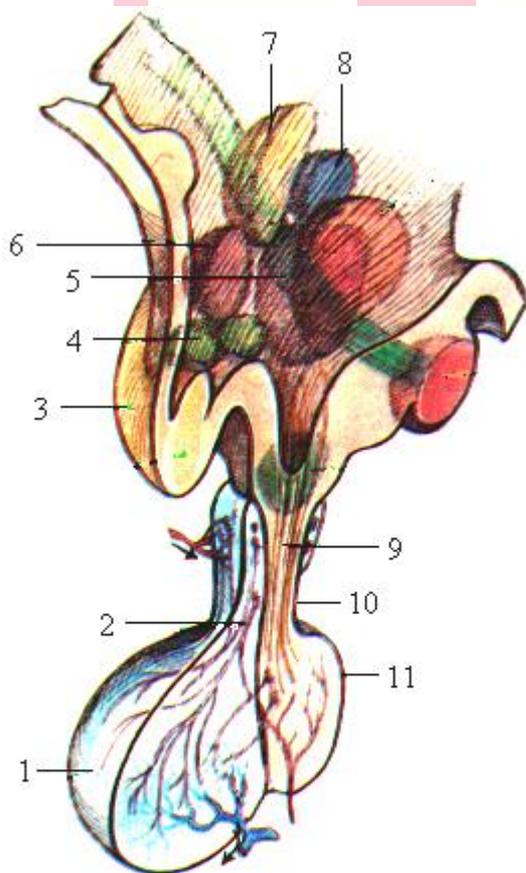


Рис. 43. Гипоталамус и гипофиз (схема): 1 - аденогипофиз; 2 - воротные вены; 3 - зрительный тракт; 4 - супраоптическое ядро гипоталамуса; 5 - вентромедиальное ядро; 6 - преоптическая область; 7 - паравентрикулярное ядро; 8 - дорсомедиальное ядро; 9 - нейрогипофизарный тракт; 10 - ножка гипофиза; 11 - нейрогипофиз.

вентромедиального и дорсомедиального ядер, входящих в среднюю группу ядер гипоталамуса (рис. 43). Эти ядра образуют так называемую гипофизотропную зону, с которой начинается гипоталамо-аденогипофизарная система. Нейрогормоны секретируются двух видов: 1) либерины, или рилизинг-факторы, усиливающие секрецию гормонов аденогипофизом; 2) статины (ингибиторы), оказывающие тормозящее действие на выделение некоторых гормонов аденогипофизом. Образующиеся в нейросекреторных клетках нейрогормоны поступают по аксонам этих клеток в кровь и с током крови по кровеносным сосудам поступают из гипоталамуса в аденогипофиз, где воздействуют на клетки, секретирующие тот или иной гормон. Секреция самих либеринов и статинов регулируется по принципу отрицательной обратной связи.

Гипоталамо-нейрогипофизарная система начинается от нейросекреторных клеток супраоптического и паравентрикулярного ядер передней группы ядер гипоталамуса. В этих клетках образуются гормоны окситоцин и вазопрессин (антидиуретический гормон), которые транспортируются (аксонный транспорт) по их длинным аксонам в нейрогипофиз, где и поступают в кровь. Регуляция

секреции окситоцина и вазопрессина осуществляется по механизму нейрогуморального рефлекса, афферентным звеном которого являются нервные пути от осморецепторов или механорецепторов до гипоталамуса, а эфферентным звеном – выделяющийся в кровяное русло гормон.

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.

Благодаря связям гипоталамуса с гипофизом создаётся единая нейрогуморальная регуляция функций.

Участие гипоталамуса в регуляции поведения

При электрическом раздражении разных маленьких участков гипоталамуса у животных наблюдаются разнообразные поведенческие реакции. Важнейшими из таких реакций являются оборонительное поведение и бегство, пищевое поведение (потребление пищи и воды), половое поведение, регуляция сна и бодрствования. Все эти поведенческие комплексы направлены на обеспечение выживания особи и вида и включают в себя моторные, вегетативные и гормональные компоненты.

В гипоталамусе обнаружено несколько зон, обуславливающих пищевое поведение. Так, разрушение вентромедиальных ядер гипоталамуса вызывает чрезмерное потребление пищи и ожирение (рис. 44, Б). В этом случае наблюдаются все реакции, характерные для животного при поиске пищи. Оно начинает есть, даже если не голодно, и при этом пережёвывает несъедобные предметы. Происходит обильное слюноотделение, повышенная перистальтика и усиленное кровоснабжение кишечника. Предполагают, что в этом участке гипоталамуса находится «центр насыщения», регулирующий величину потребления пищи.

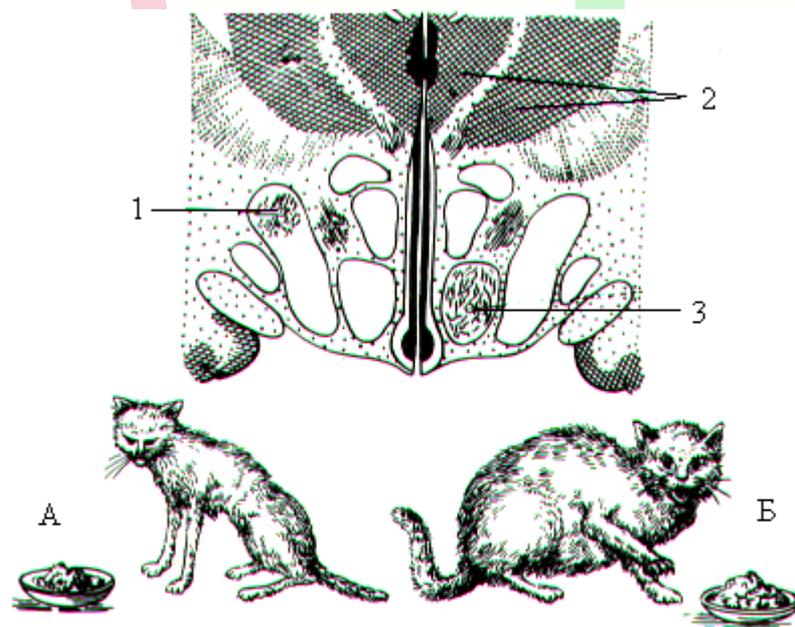


Рис. 44. Влияние повреждений латерального ядра (А) и вентромедиального ядра (Б) гипоталамуса на пищевое поведение: А - разрушение латерального ядра вызывает потерю аппетита, Б - разрушение вентромедиального ядра вызывает ярость и чрезмерный аппетит; 1 - латеральное ядро; 2 - таламус; 3 - вентромедиальное ядро гипоталамуса.

При разрушении в гипоталамусе небольшого участка (латерального ядра), расположенного сбоку от вентромедиальных ядер, наблюдается полный отказ от

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. 44, А). Эта зона была названа «центром голода», или «пищевым центром». Если же «центр голода» не разрушать, а возбуждать электрическим раздражением через вживленные электроды, то у животного возникает пищевое поведение, т.е. поиск и приём пищи. Предполагается, что нейроны центра насыщения по мере потребления пищи активируются и подавляют функции центра голода.

Гипоталамус также участвует в регуляции приспособительных поведенческих реакций, направленных на поддержание водного баланса организма. В передней области гипоталамуса имеются нейроны с осморцепторной функцией, т.е. обладающие способностью возбуждаться при увеличении осмотического давления крови, вызванного уменьшением воды в организме. Дефицит воды создаёт мощную мотивацию, направленную на его устранение, и появление чувства жажды.

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. 45), 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.

Работы, проведённые 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.

При локальном электрическом раздражении передних отделов гипоталамуса у бодрствующих животных возникает оборонительное поведение. Например, при таком раздражении кошка принимает угрожающую позу, оскаливает зубы, шипит и выпускает когти. У неё изменяются вегетативные реакции – учащается дыхание, подымается шерсть на спине, расширяются зрачки, возрастает артериальное давление, кровоток в скелетных мышцах увеличивается, а в кишечнике уменьшается. Из мозгово-

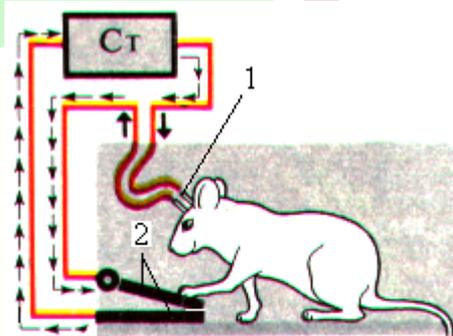


Рис. 45. Самораздражение: 1 - электроды вживленные в гипоталамус; 2 - пластинки, замыкающие электрическую цепь; Ст - электростимулятор.

го вещества надпочечников в кровь выбрасываются адреналин и норадреналин, а из гипофиза – адренокортикотропный гормон, приводящий к увеличению выделения гормонов корковым веществом надпочечников. В связи с тем, что данная агрессивная реакция не направлена на какой-то объект, то она называется ложной яростью.

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

Области гипоталамуса, раздражение которых приводит к поведенческим реакциям, широко перекрываются. В связи с этим пока не удалось точно определить конкретные группы нейронов или другие анатомические структуры, отвечающие за то или иное поведение.

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.

Таким образом, гипоталамус является важным центром регуляции поведенческих реакций. Вместе с тем, нейронная организация гипоталамуса, благодаря которой это маленькое, весом 5 г у взрослого человека, образование способно управлять множеством жизненно важных поведенческих и нейрогуморальных процессов, остаётся мало изученной.

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КОНЕЧНОГО МОЗГА

Большие полушария головного мозга. Подкорковые ядра

Конечный мозг – это самый крупный и главный отдел головного мозга у человека, управляющий деятельностью других отделов головного мозга и спинным мозгом. Он составляет 80 % массы всего головного мозга человека и состоит из сильно развитых парных частей – правого и левого большого полушария. Большие полушария разделены продольной щелью, в глубине которой соединяются между собой мозолистым телом (рис. 46). Мозолистое тело представляет собой белое вещество, состоящее из нервных волокон, соединяющих правое и левое полушария. В толще белого вещества ниже уровня мозолистого тела в обоих полушариях находятся полости - боковые желудочки (в правом полушарии – правый, или 1-й боковой желудочек, а в левом полушарии – левый, или 2-й боковой желудочек). Они являются местом образования и ёмкостью для цереброспинальной жидкости и сообщаются с 3-м желудочком, расположенным в промежуточном мозге.

Под мозолистым телом находится свод. Он образован двумя изогнутыми пучками нервных волокон, которые в средней части соединены

между собой, а спереди и сзади расходятся, образуя столбы и ножки свода. Между передней частью мозолистого тела и сводом натянута тонкая вертикальная пластинка мозговой ткани – прозрачная перегородка (рис. 46). Снаружи большие полушария покрыты тонким слоем серого вещества. Его называют плащом, или чаще корой больших полушарий.

Под корой расположено белое вещество больших полушарий, в глубине которого находятся скопления серого вещества – подкорковые ядра, или подкорковые узлы, или базальные ганглии. К подкорковым ядрам относятся хвостатое ядро и отделённое от него полоской белого вещества чечевицеобразное ядро. Чечевицеобразное ядро в свою очередь делится

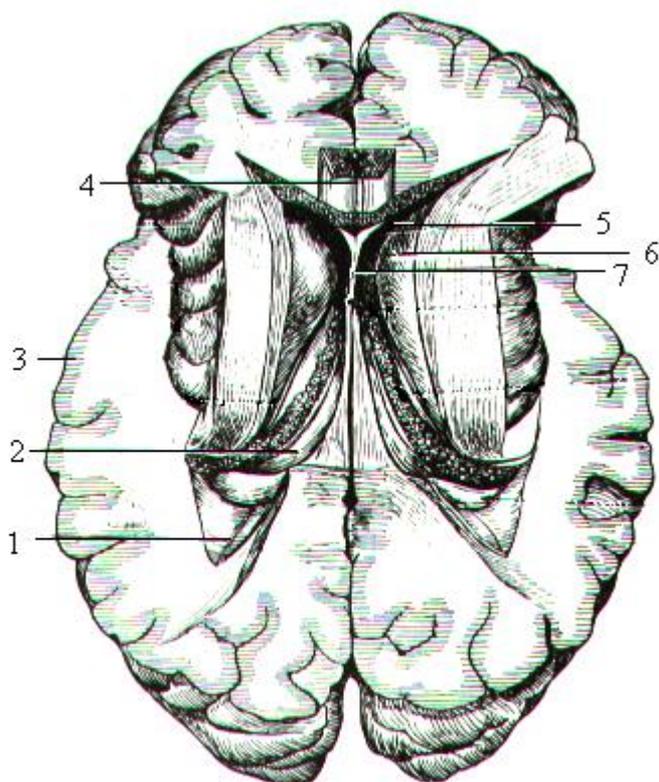


Рис. 46. Разрез больших полушарий на уровне боковых желудочков: 1 - задний рог бокового желудочка; 2 - свод; 3 - кора; 4 - мозолистое тело; 5 - передний рог бокового желудочка; 6 - голова хвостатого ядра; 7 - прозрачная перегородка.

полоской белого вещества на скорлупу и бледный шар, или бледное ядро (паллидум). В состав базальных ганглиев часто включают также ограду и реже – миндалевидное тело, или миндалину. Хвостатое ядро и скорлупа примыкают друг к другу и их часто объединяют под общим названием «полосатое тело» (стриатум) из-за того, что скопления тел нейронов, образующих серое вещество этих ядер, чередуются с прослойками белого вещества.

Хвостатое ядро, скорлупа и бледный шар формируют так называемую стриопаллидарную систему, к которой часто относят субталамическое ядро (люисово тело) промежуточного мозга и чёрную субстанцию среднего мозга (рис. 47). Все эти структуры функционируют совместно. Подкорковые ядра имеют многочисленные афферентные и эфферентные нервные связи с корой больших полушарий, средним и промежуточным мозгом, лимбической системой и мозжечком. Для нормального функционирования подкорковых ядер очень важное значение имеет дофамин, выполняющий роль тормозного медиатора, а также медиатор ацетилхолин.

Большая часть афферентных импульсов, приходящих к подкорковым ядрам, поступает в полосатое тело. Эти импульсы исходят почти всегда из трёх источников: 1) от всех областей коры больших полушарий; 2)

от специфических ядер таламуса; 3) от чёрной субстанции среднего мозга по дофаминергическому пути.

Эфферентные пути стриопаллидарной системы главным образом выходят через бледный шар. Один путь образован аксонами расположенных в бледном шаре нейронов и идёт к различным ядрам промежуточного и среднего мозга, в том числе и к красным ядрам среднего мозга, от которых начинается руброспинальный экстрапирамидный путь, осуществляющий регуляцию движений. Второй важный эфферентный путь идёт от внутреннего отдела бледного шара к ядрам таламуса и далее к среднему мозгу. Таким образом, базальные ганглии играют главным образом роль промежуточного звена в цепи, связывающей двигательные области коры со всеми остальными её областями.

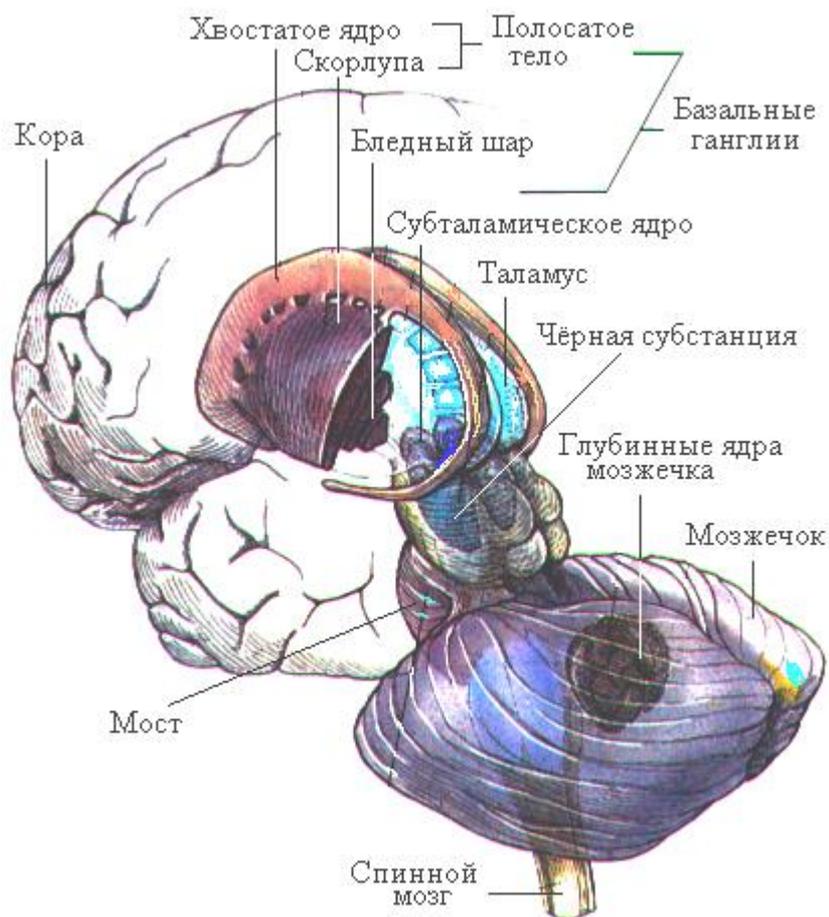


Рис. 47. Базальные ганглии (часть полушарий удалена).

Подкорковые ядра играют важную роль в регуляции движений и сенсомоторной координации. При поражении базальных ганглиев развиваются три типа серьезных нарушений: 1) изменение мышечного тонуса, 2) утрата некоторых определённых движений, 3) появление нескольких видов произвольных движений.

Изменение мышечного тонуса при большинстве заболеваний подкорковых ядер заключается главным образом в его усилении. Возникает гипертонус, или восковидная ригидность, не зависящая от положения суставов и фазы движения. Ригидность может иногда захватывать все группы мышц, которые бывают настолько напряжены, что выполнение произвольных движений практически невозможно. Чаще всего повышенный тонус развивается в мышцах, противодействующих силе гравитации. При пассивных движениях мышцы расслабляются не постепенно, а ступенчато («симптом зубчатого колеса»).

Возникает гипертонус, или восковидная ригидность, не зависящая от положения суставов и фазы движения. Ригидность может иногда захватывать все группы мышц, которые бывают настолько напряжены, что выполнение произвольных движений практически невозможно. Чаще всего повышенный тонус развивается в мышцах, противодействующих силе гравитации. При пассивных движениях мышцы расслабляются не постепенно, а ступенчато («симптом зубчатого колеса»).

Утрата некоторых определённых движений, или акинезия, имеет различное выражение в зависимости от места и степени патологических изменений в подкорковых ядрах. Акинезия проявляется в скованности движений, неподвижной позе и маскообразном лице с немигающим выражением глаз. Больные испытывают большие, а иногда непреодолимые трудности при начале или завершении движения. Утрачиваются содружественные движения, обычно связанные с определёнными видами двигательной активности. Например, при ходьбе отсутствуют содружественные движения рук. Больной встаёт и садится, не производя при этом целого ряда естественных содружественных движений туловища и конечностей.

Непроизвольные движения, возникающие при заболеваниях базальных ганглиев, включают разные виды двигательных расстройств. Среди них преобладают несколько видов дрожания, или тремора, хорея, атетоз и болезнь Паркинсона. Наиболее часто тремор проявляется в концах конечностей, однако может захватывать голову, лицо и туловище. Тремор, возникающий во время покоя, называется статическим тремором. Он подавляется при выполнении произвольных движений. Наиболее тяжёлую форму тремор приобретает при эмоциональном возбуждении.

Хорея – это заболевание, при котором происходят непроизвольные быстрые, иногда причудливые судорожные подёргивания, вовлекающие различные группы мышц. Это может быть сгибание пальца, отведение рук, подъём плеча, гримаса лица и т.п. Иногда эти движения кажутся целесообразными, однако, чаще производят впечатление бессмысленных действий. Они могут возникать не только в покое, но и сопровождать произвольные акты. Хорея, как правило, вызвана поражением полосатого тела.

Атетоз возникает, как и хорея, при поражении полосатого тела. Он проявляется в виде медленных червеобразных движений кистей и пальцев рук. Обычно наблюдаются чередующиеся сильные сгибания и разгибания кистей и пальцев рук. В тяжёлых случаях вовлекается лицевая мускулатура. Гримаса на лице часто возникает одновременно с движением конечности.

Болезнь Паркинсона, или дрожательный паралич, возникает при обширных поражениях нейронов подкорковых ядер и особенно бледного шара. При этой болезни также повреждаются чёрная субстанция среднего мозга и дофаминергический афферентный путь, идущий от чёрной субстанции к полосатому телу и, по-видимому, оказывающий на него тормозное влияние. Болезнь Паркинсона проявляется в виде комбинации тремора, ригидности и акинезии.

В последнее время для выяснения роли подкорковых ядер в осуществлении движений используют в опытах на животных вживленные микроэлектроды. В опытах на обезьянах установлено наличие взаимосвязи между разрядами нейронов полосатого тела и медленными, направ-

ленными из стороны в сторону червеобразными движениями конечностей. По современным представлениям, базальные ганглии являются одним из уровней иерархической системы регуляции движений. Получая информацию от ассоциативных зон коры, подкорковые ядра участвуют в создании программы целенаправленных движений. От подкорковых ядер далее информация поступает в передний таламус, где она объединяется с информацией, приходящей от мозжечка. Из ядер таламуса импульсы направляются в двигательную кору, которая отвечает за осуществление программы целенаправленного движения через нижележащие двигательные центры, расположенные в стволе мозга и в спинном мозге.

Строение коры больших полушарий

Кора больших полушарий в филогенетическом плане является наиболее молодым образованием головного мозга. У рыб имеются только зачатки коры, у земноводных, рептилий и птиц размеры её 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, а также 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.

Поверхность больших полушарий покрыта тонким слоем (от 1,5 до 5 мм) серого вещества – плащом, или корой больших полушарий. Сверху

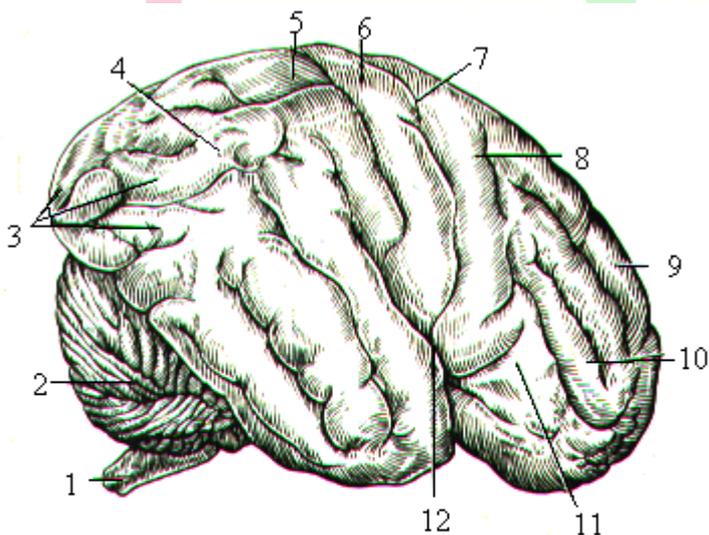


Рис. 49. Извилины и борозды больших полушарий: 1 - спинной мозг; 2 - мозжечок; 3 - извилины затылочной доли; 4 - нижняя теменная долька; 5 - верхняя теменная долька; 6 - задняя центральная извилина; 7 - центральная борозда; 8 - передняя центральная извилина; 9 - верхняя лобная извилина; 10 - средняя лобная извилина; 11 - нижняя лобная извилина; 12 - боковая борозда.

на коре имеются многочисленные неровные углубления – борозды, между которыми выступают извилины (рис. 49). Борозды и извилины увеличивают поверхность коры до 1500 - 2000 см² без увеличения объёма черепа. У человека около 65 % поверхности всей коры расположено в глубине борозд. Величина и форма борозд и извилин у каждого человека имеют значительные индивидуальные колебания. Однако существует несколько постоянных бо-

розд, которые ясно выражены у всех и раньше других появляются в процессе развития зародыша. Эти борозды разделяют каждое из полушарий на большие участки, называемые долями.

Центральная борозда отделяет лобную долю от теменной, боковая (латеральная, Сильвиева) борозда – височную долю от лобной и теменной, теменно-затылочная борозда разделяет теменную и затылочную доли. В глубине боковой борозды располагается островковая доля. Иногда в качестве отдельной доли выделяют лимбическую долю, расположенную на внутренней поверхности большого полушария и включающую две извилины: поясную и парагиппокампову (рис. 50). Более мелкие борозды

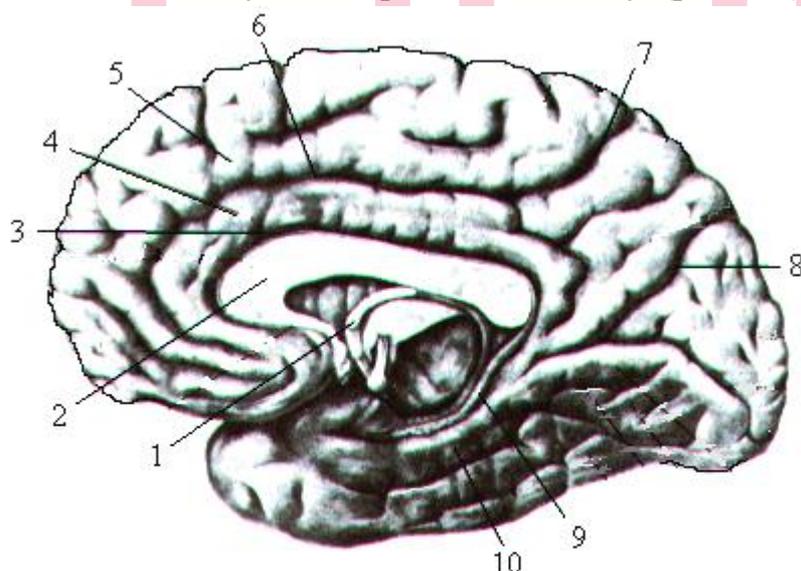


Рис. 50. Борозды и извилины медиальной и нижней поверхности правого полушария: 1 - свод; 2 - мозолистое тело; 3 - борозда мозолистого тела; 4 - поясная извилина; 5 - верхняя лобная извилина; 6, 7 - поясная борозда; 8 - теменно-затылочная борозда; 9 - борозда гиппокампа; 10 - парагиппокампова извилина.

делят доли на извилины.

Кора больших полушарий состоит из 10 – 18 млрд. нервных клеток, их отростков и нейроглии. Клетки нейроглии выполняют ряд важных 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 – шипики, 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 звёздчатые клетки (клетки-зёрна). Они имеют сильно ветвящиеся дендриты и аксоны, образующие внутрикортковые 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 её глубине, что определяет архи-

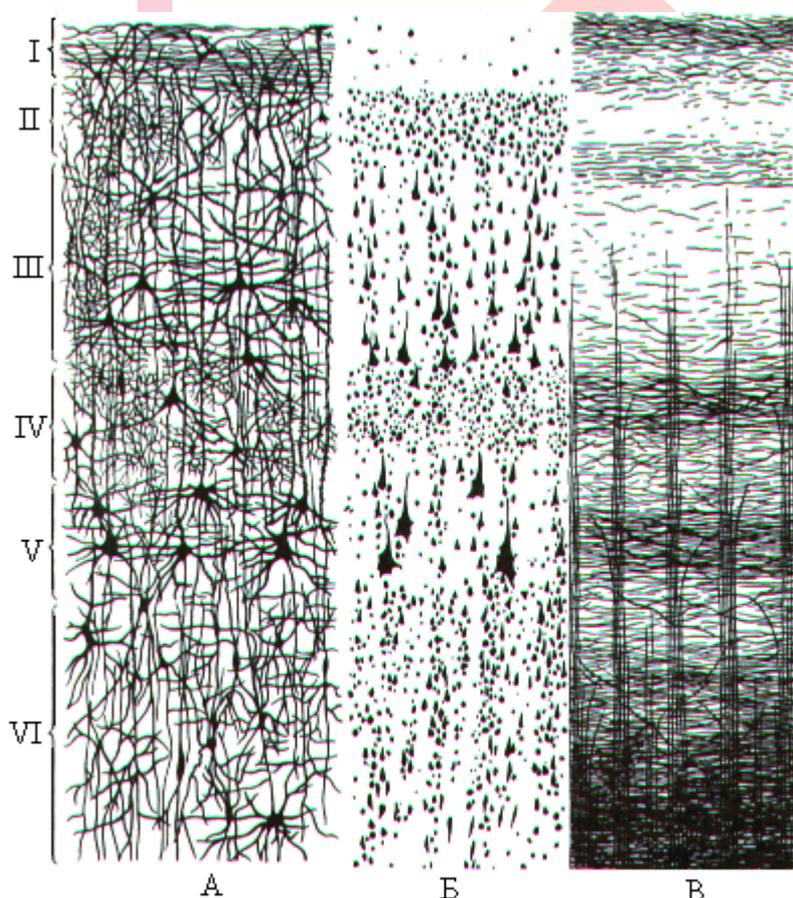


Рис. 51. Схема строения коры больших полушарий. А - слои клеток; Б - типы клеток; В - волокнистое строение. I - молекулярный слой; II - наружный зернистый слой; III - наружный пирамидный слой; IV - внутренний зернистый; V - внутренний пирамидный слой; VI - полиморфный слой.

тектuru коры, или её цитоархитектуру.

В связи с тем, что тела и отростки нейронов расположены упорядоченно, на поперечном срезе коры выделяют 6 горизонтальных слоёв (рис. 51). 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 звёздчатых нейронов. Встречаются в нём и малые пирамидные клетки.

Второй слой, называемый наружным зернистым, содержит множество мелких звёздчатых нейронов. Встречаются в нём и малые пирамидные клетки.

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

Четвёртый слой – внутренний зернистый – состоит из множества звёздчатых клеток (клеток-зёрен), обуславливающих 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.

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 слоёв 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 (рис. 52). Впоследствии было установлено, что цитоархитектоническое разделение коры на поля в известной степени соответствует делению коры на зоны по функциональным и нейрохимическим особенностям. Поля, имеющие одинаковую функциональную специализацию, объединяют в области. Всего на карте коры больших полушарий че-

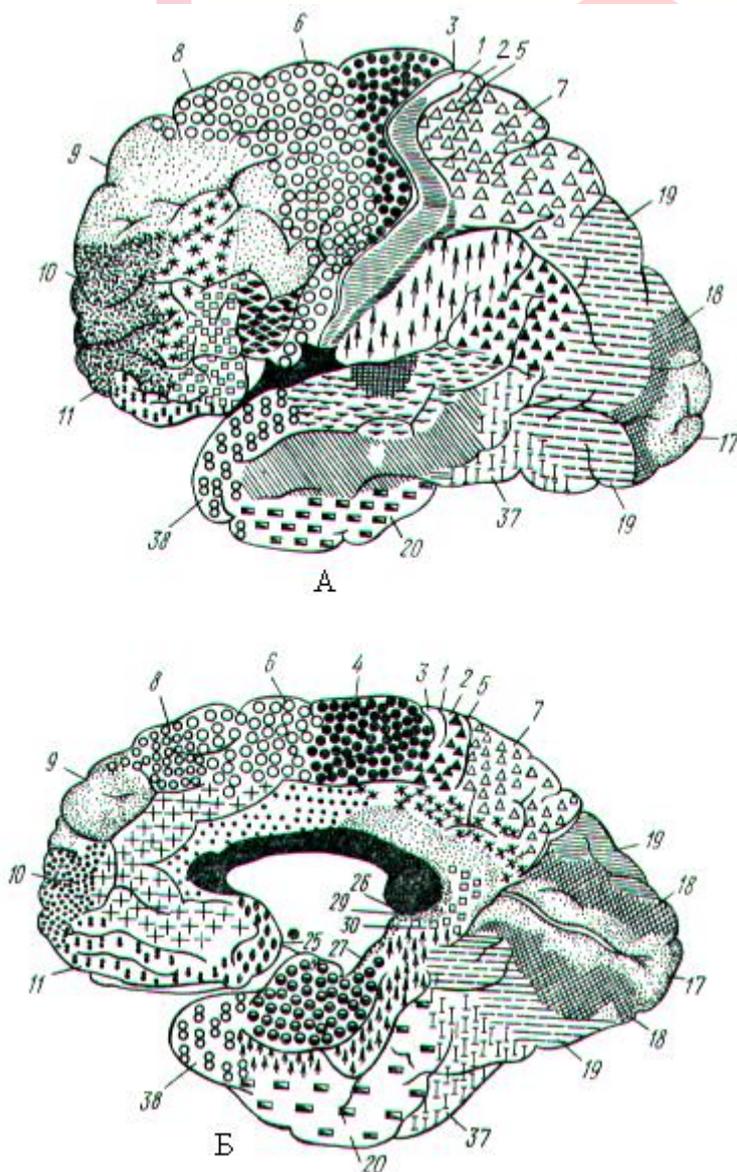


Рис. 52. Цитоархитектоническая карта коры больших полушарий человека (по Бродману): А - латеральная поверхность; Б - медиальная поверхность; цифры - номера корковых полей.

ловека 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 колонка включает в себя несколько структурных единиц - микромодулей, состоящих из пирамидных, звёздчатых 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 звёздчатые нейроны. На звёздчатых клетках образуют синапсы нервные волокна, идущие от таламуса. Некоторые из звёздчатых нейронов, выполняющие тормозную функцию, имеют длинные аксоны, идущие в горизонтальном направлении.

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 различие контуров раздражения.

Функциональное значение коры больших полушарий

Для изучения функций коры больших полушарий применяют различные методы: 1) удаление отдельных участков коры; 2) метод раздражения с использованием вживленных микроэлектродов, химических и температурных раздражителей; 3) метод отведения биопотенциалов от отдельных зон и нейронов коры больших полушарий; 4) метод условных рефлексов, разработанный И.П. Павловым; 5) клинический метод, позволяющий изучать деятельность отдельных органов и их систем, которые наблюдаются у людей при повреждении 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 объём информации; 5) за счёт деятельности коры осуществляются высшие психические функции человека: мышление, сознание, речь.

По выполнению функций обнаружена определённая специализация различных областей коры, т.е. выявлена локализация функций в коре больших полушарий. С этой точки зрения древнюю и старую кору выде-

лили 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.

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.

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.

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 анализ 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 определённых рецепторов. При их разрушении человек видит предметы, но не узнаёт 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) из-

вилину (рис. 53). В 30-е годы 20-го века У. Пенфилд, основываясь на результатах, полученных во время нейрохирургических операциях на человеке, установил точное представление мышц тела и конечностей в передней центральной извилине. Слабое электрическое раздражение отдельных участков передней центральной извилины вызывало сокращение строго определённых 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 её движений. Наибольшее пространство в двигательной области коры занимает представление мышц лица, языка, кисти руки.

Впоследствии на медиальной поверхности полушария рядом с передней центральной извилиной была обнаружена ещё 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, являющуюся первой соматосенсорной зоной (рис. 53). В районе боковой борозды, отделяющей височную долю от теменной и лобной, обнаружена вторая соматосенсорная зона, которая имеет значительно меньшую площадь, чем первая. Как и в мотосенсорных зонах, в соматосенсорных зонах наибольшую площадь занимает представление мышц лица, языка и кисти руки. При раздражении определённых точек соматосенсорной зоны одного полушария на противоположной половине тела в соответствующих участках возникали ощущения прикосновения, давления, покалывания, онемения, тепла или холода. Повреждение участков соматосенсорной зоны приводит к сильному ослаблению чувствительности той части тела, которая представлена в повреждённом участке коры. Первая и вторая соматосенсорные зоны кроме сенсорных входов содержат 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.

Из числа других проекционных зон коры чёткую локализацию в затылочной доле в области шпорной борозды имеет первичная зрительная

зона (рис. 53). В связи с бинокулярным зрением первичная зрительная зона каждого полушария получает зрительную информацию от сетчаток обоих глаз. Причём 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 объёма 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. 53). Только небольшая часть этой

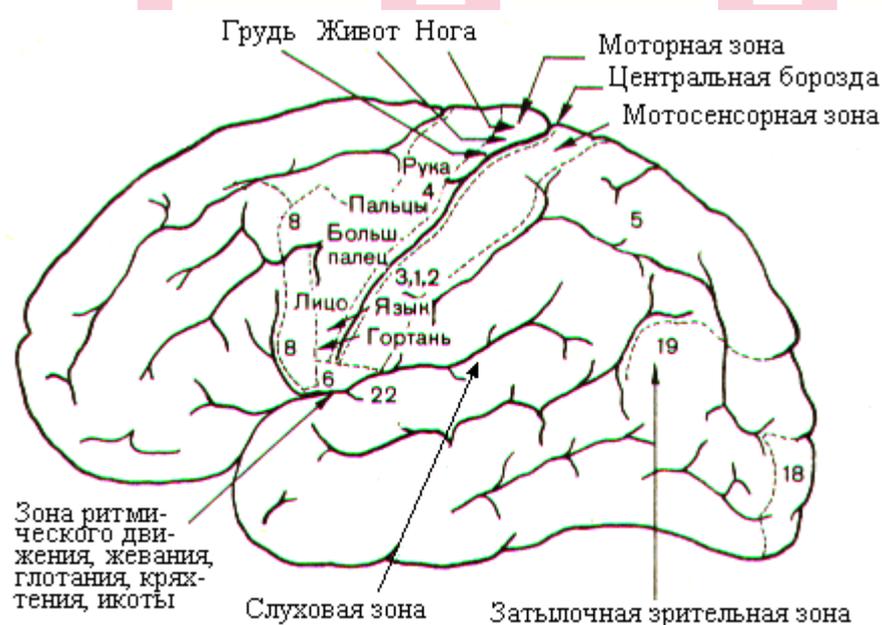


Рис. 53. Схема локализации некоторых сенсорных и моторных зон в коре больших полушарий человека.

зоны видна на верхнем крае височной доли. Различные участки кортиева органа улитки проецируются в определённые участки слуховой зоны. Электрическое раздражение слуховой зоны у людей с сохранным сознанием вызывает ощущение 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 её 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.

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 более 1/3 площади коры.

Нейроны ассоциативных зон реагируют на раздражения различных модальностей, причём их ответы возникают не на отдельные элементы объекта, а на целые его комплексы. 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, ассоциативные зоны участвуют в осуществлении новых, специфически человеческих функций: речи, чтения, письма, логического мышления, интеллекта и т.д.

Ассоциативные зоны занимают ряд областей теменной, височной и лобной долей коры. В настоящее время установлено, что теменные ассоциативные зоны участвуют в оценке биологически значимой информации и в восприятии расположения окружающих предметов в пространстве. Височные ассоциативные зоны обеспечивают понимание речи. Большую 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. Так, например, поражение лобных долей вызывает у больных тенденцию к повторению двигательных актов без видимой на то необходимости, а также нарушает запоминание месторасположения предметов. 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 определённых 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.

Становится ясно, что даже в простом поведенческом акте должны активно участвовать обширные зоны коры, расположенные в различных долях и даже полушариях. Тем более нельзя считать, что управление высшими психическими функциями является компетенцией какого-то одного центра. Таким образом, сегодня на смену старому представлению о локализации функций в отдельных зонах коры приходит новая концепция, согласно которой структурную основу мозговых функций составляют распределённые системы. Каждую функцию обслуживает распределённая система, состоящая из определённого сочетания корковых и подкорковых центров, соединённых между собой прямыми и обратными нервными связями.

Электрическая активность коры больших полушарий

Для изучения функциональной активности коры больших полушарий и её взаимоотношений с подкорковыми структурами используется метод регистрации биотоков мозга – электроэнцефалография (ЭЭГ). Сама запись отведённых с поверхности кожи головы и усиленных в сотни тысяч раз этих электрических колебаний на бумаге или фотоплёнке называется электроэнцефалограммой. При нейрохирургических операциях на человеке ЭЭГ регистрируют непосредственно от поверхности коры больших полушарий. В этом случае её 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 синхронного 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 альфаритмом 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 ис-

пользуется 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 определённого функционального состояния (рис. 54).

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

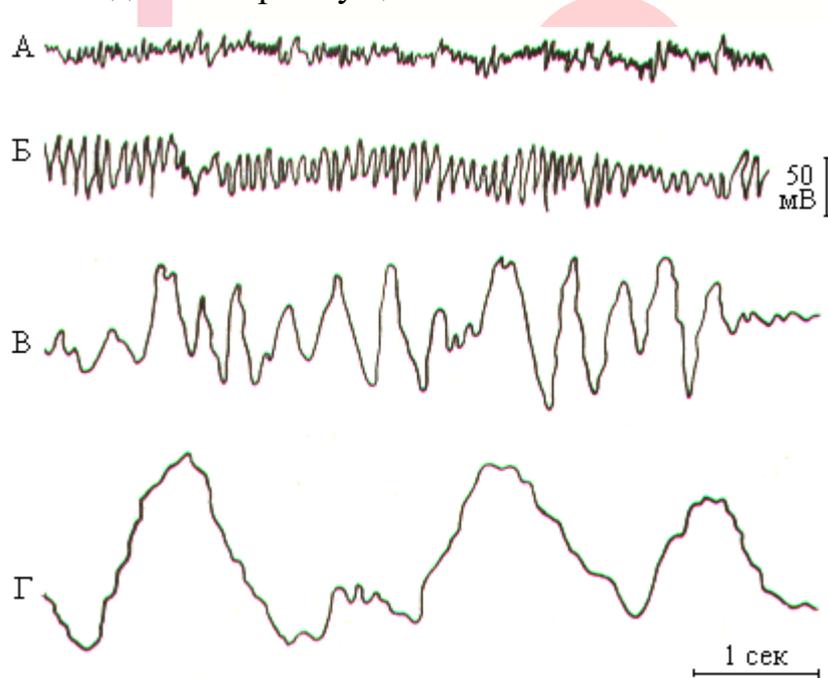


Рис. 54. Основные ритмы электроэнцефалограммы: А - бета-ритм; Б - альфа-ритм; В - тета-ритм; Г - дельта-ритм.

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 бета-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.

Если человек из состояния покоя переходит ко сну, то в его ЭЭГ появляются более медленные и высокоамплитудные волны, образующие 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.

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. 54).

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.

Для исследования функций коры больших полушарий кроме ЭЭГ применяется также метод вызванных потенциалов. Вызванные потенциалы представляют собой регистрируемые с поверхности коры или кожи головы электрические колебания в ответ на раздражение рецепторов, периферических нервов, ядер таламуса и других структур, участвующих в проведении сенсорных сигналов.

Вызванные потенциалы разделяют на две группы: первичные ответы и вторичные ответы. Первичный ответ представляет собой двухфазное колебание потенциала, складывающееся из позитивной и негативной 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 позитивная фаза первичных ответов обусловлена суммацией синаптических потенциалов тел пирамидных нейронов и тех дендритов, которые отходят от тел пирамидных нейронов вглубь коры. Следующая за позитивной негативная фаза первичного ответа вызвана активацией тех дендритов пирамидных нейронов, которые расположены в поверхностных слоях коры.

Вторичные ответы, как правило, регистрируются в ассоциативных зонах коры, примыкающих к проекционным. Они отражают процессы,

связанные с передачей возбуждения от первичных проекционных зон к ассоциативным и с рабочей настройкой нейронов коры путём изменения их возбудимости.

Выявлена связь некоторых отдельных колебаний вызванных потенциалов с такими процессами как внимание, обработка поступившей информации, ожидание подачи сигнала. Например, обработка слуховой ин-

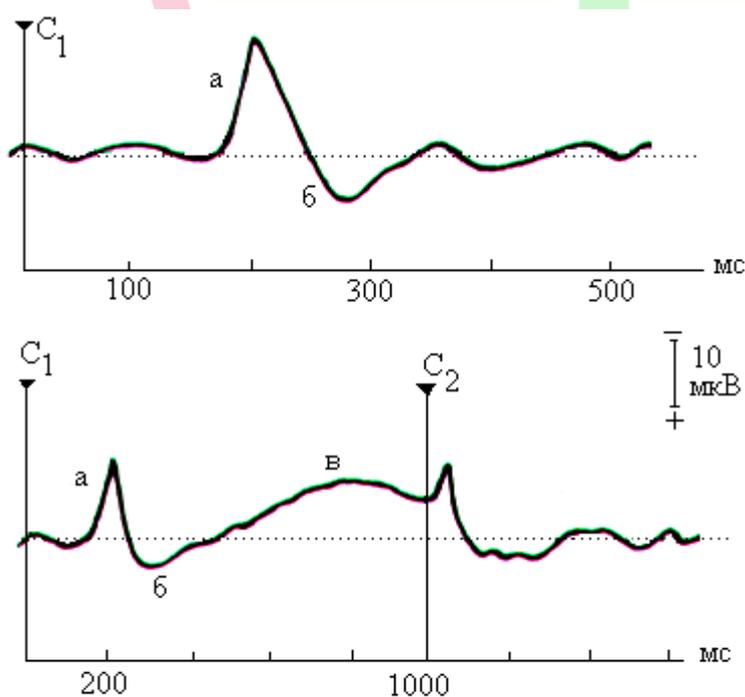


Рис. 55. Вызванные потенциалы коры больших полушарий: а - потенциал H_{200} , б - потенциал П_{300} , в - условная негативная волна. C_1 - первый сигнал, C_2 - второй сигнал.

формации ведёт к появлению позитивной волны P_{300} , концентрация внимания отражается на параметрах негативной волны N_{200} (рис. 55).

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, которая продолжается до подачи второго раздражителя (рис. 55, в). 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.

Функциональная асимметрия больших полушарий

Конечный мозг у человека образован правым и левым полушариями, каждое из которых состоит из морфологически почти одинаковых долей. Подобно тому, как существует специализация различных долей каждого полушария, так и два полушария играют разную роль в осуществлении высших нервных функций.

После открытия во второй половине 19-го века французским учёным Полем Брока моторного центра речи (центр Брока) и немецким учёным-невропатологом Карлом Вернике сенсорного центра речи (центр Вернике), расположенных в левом полушарии (рис. 56), 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.

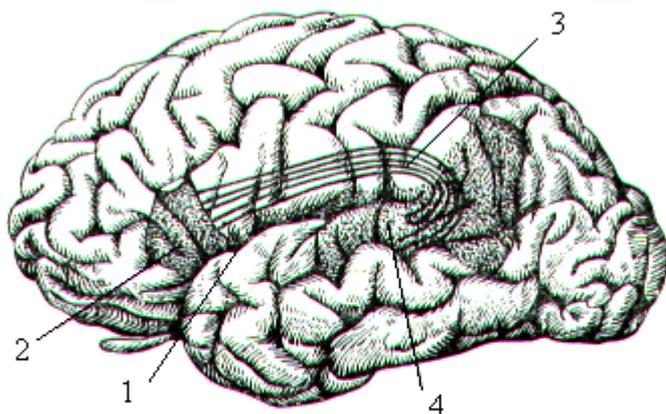


Рис. 56. Центры речи в левом полушарии головного мозга человека: 1 - боковая борозда; 2 - центр Брока; 3 - дугообразный пучок (показан схематически); 4 - центр Вернике.

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.

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.

У людей, больных эпилепсией, во время припадка бурная импульсная активность нейронов распространяется от поражённого участка на другие области мозга. Она может через мозолистое тело передаться другому полушарию 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.

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 научиться независимо друг от друга.

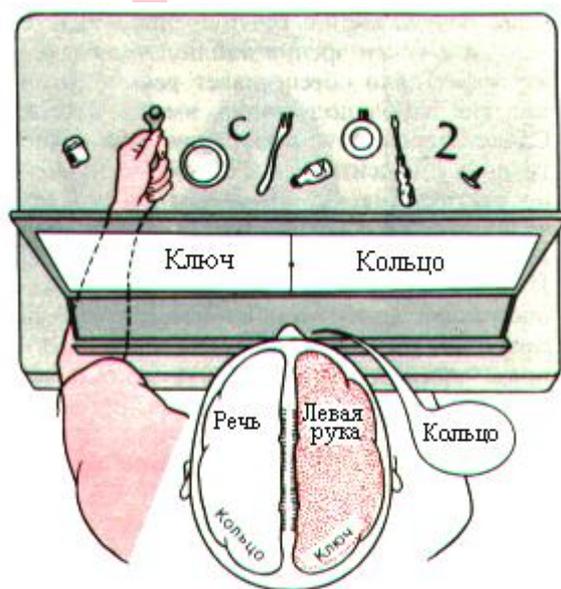


Рис. 57. Экспериментальная установка для исследований больных с расщеплённым мозгом.

Так, если в левую половину поля зрения предъявить испытуемому слово ключ, то информация о нём поступит в правое полушарие. Испытуемый не может назвать это слово, но левой рукой выбирает среди предметов ключ (рис. 57). Если же в правую половину поля зрения предъявить слово кольцо, информация о котором поступит в левое полушарие, то испытуемый назовёт это слово, но выбрать его на ощупь, без контроля зрения, среди других предметов не может.

После исследований Р. Сперри деятельности мозга у людей с перерезанными связями между полушариями («расщеплённый мозг») стало складываться представление о частичном доминировании полушарий мозга человека, или о функциональной межполушарной асимметрии.

Было обнаружено существование 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, управляемой 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 счёта, в оценке времени, установлении сходства. Правое же полушарие ответственно в основном за неречевые функции – распознавание сложных зрительных и слуховых образов, тактильное восприятие, восприятие пространства, формы и направления, установление различий, за интуицию.

На основании результатов изучения расщеплённого мозга 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.

ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Отделы нервной системы. Соматическая нервная система

Нервную систему делят на отделы по анатомическому и функциональному признакам. Анатомически она подразделяется на центральную нервную систему и периферическую нервную систему, функционально – на вегетативную (автономную) и соматическую. Вегетативная нервная система регулирует обмен веществ, работу внутренних органов и гладких мышц. Соматической нервной системой называют отдел нервной системы, иннервирующий скелетную мускулатуру и кожу и обеспечивающий движение организма, а также его чувствительность к условиям внешней среды.

Соматические компоненты реакций организма, осуществляемые скелетной мускулатурой, в отличие от вегетативных могут быть по желанию человека (т.е. произвольно) вызваны, усилены или заторможены. Они находятся в течение всего хода реакции под контролем сознания. Соматическая нервная система имеет характерные особенности, отличающие её от вегетативной нервной системы.

Первая особенность заключается в расположении эфферентного нейрона. В соматической нервной системе вставочный нейрон и тело эфферентного нейрона, принимающие участие в осуществлении рефлекса, находятся в пределах ЦНС, т.е. в сером веществе спинного или головного мозга.

Вторая особенность относится к иннервации органов, снабжаемых волокнами соматической нервной системы. Перерезка передних корешков спинного мозга сопровождается полным отмиранием всех эфферентных соматических волокон, т.к. они отделяются от тел нейронов, залегающих в передних рогах спинного мозга.

Третья особенность касается выхода и распределения нервных волокон. Соматические нервные волокна покидают ствол головного мозга и спинной мозг сегментарно и перекрывают иннервируемые области не менее трёх смежных сегментов. На периферии соматические волокна распределены строго сегментарно.

Четвёртая особенность состоит в морфологических и функциональных параметрах волокон. Соматические эфферентные нервные волокна толстые, миелинизированные, легко возбудимы и обладают высокой скоростью проведения возбуждения.

Закономерности строения периферической нервной системы

Периферическая нервная система образована нервными узлами (ганглиями), нервными сплетениями, нервами и нервными окончаниями, расположенными за пределами ЦНС. В зависимости от выполняемой функции различают нервы чувствительные, двигательные и смешанные. Чувствительные нервы сформированы отростками нейронов чувствитель-

ных узлов черепномозговых нервов или спинномозговых узлов. Двигательные нервы состоят из аксонов нейронов, тела которых расположены в двигательных ядрах черепномозговых нервов или в передних рогах спинного мозга.

Кроме соматических нервов, в состав периферической нервной системы входят вегетативные нервы, образованные отростками клеток вегетативных ядер черепномозговых нервов или нейронов, тела которых лежат в боковых рогах спинного мозга. В периферической нервной системе человека преобладают смешанные нервы, содержащие и чувствительные и двигательные волокна.

В строении периферической нервной системы имеется ряд закономерностей. Основными из них являются следующие: 1) нервы являются парными и расходятся симметрично в стороны от головного и спинного мозга, лежащего по осевой линии тела; 2) нервы идут к органам по кратчайшему пути, удлиняясь и следуя за органами, если они перемещаются в процессе внутриутробного развития; 3) нервы, иннервирующие мышцы, отходят от тех сегментов спинного мозга, которые соответствуют миотомам, из которых происходят эти мышцы; 4) нервные стволы сопровождают артерии, вены, лимфатические сосуды, образуя сосудисто-нервные пучки.

Черепномозговые нервы

Нервные стволы (нервы) представляют собой объединение многочисленных нервных волокон сразу после выхода их из мозга. Эту начальную часть нерва называют корешком. От головного мозга отходит 12 пар

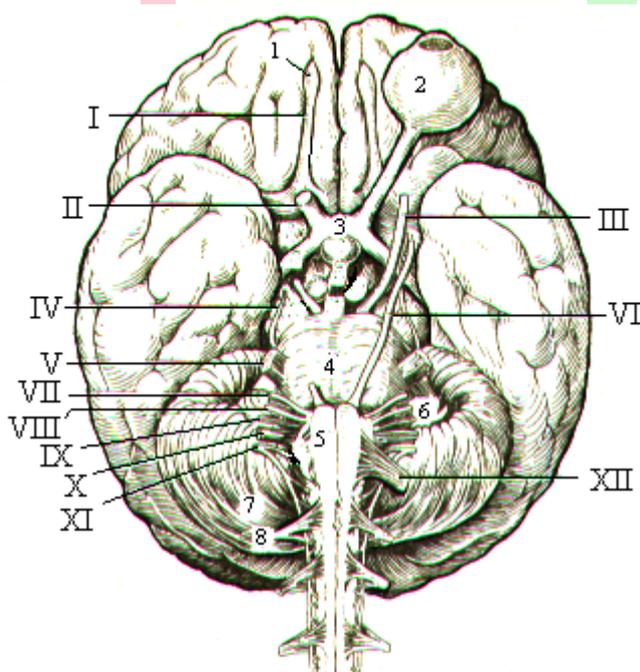


Рис. 58. Выход черепномозговых нервов на основании головного мозга: 1 - обонятельная луковица, 2 - глазное яблоко, 3 - перекрест зрительных нервов, 4 - мост, 5 - пирамида, 6 - средняя ножка мозжечка, 7 - мозжечок, 8 - спинномозговые нервы. I - обонятельный, II - зрительный, III - глазодвигательный, IV - блоковый, V - тройничный, VI - отводящий, VII - лицевой, VIII - преддверно-улитковый, IX - языкоглоточный, X - блуждающий, XI - добавочный, XII - подъязычный нервы.

черепномозговых, или черепных, нервов (рис. 58). Каждая пара нервов имеет свой номер и название. Часть черепномозговых нервов являются только двигательными (III, IV, VI, XI и XII пары), часть – чувствительными (I, II, VIII пары), а остальные (V, VII, IX и X пары) – смешанные. В состав некоторых черепномозговых нервов (III, VII, IX и X пары) входят также парасимпатические волокна, иннервирующие железы и гладкие мышцы.

I пара – обонятельный нерв, образован отростками обонятельных рецепторных клеток, расположенных в слизистой

оболочке носовой полости, идёт к обонятельным луковицам переднего мозга.

II пара – зрительный нерв, образован отростками нервных клеток сетчатки глаза. Войдя из глазницы в полость черепа, правый и левый зрительные нервы частично перекрещиваются (зрительный перекрёст) и продолжают в зрительные тракты.

III пара – глазодвигательный нерв, иннервирует верхнюю, нижнюю и медиальную прямые мышцы глазного яблока, нижнюю косую мышцу глаза и мышцу, поднимающую верхнее веко. Входящие в состав глазодвигательного нерва парасимпатические волокна иннервируют мышцу, суживающую зрачок, и ресничную мышцу, способствующую изменению кривизны хрусталика.

IV пара – блоковой нерв, иннервирует верхнюю косую мышцу глаза.

V пара – тройничный нерв, выходит из мозга двумя корешками: двигательным (меньшим) и чувствительным (большим). Волокна тройничного нерва образуют три ветви: глазной нерв, верхнечелюстной нерв и нижнечелюстной нерв. Чувствительные волокна тройничного нерва иннервируют кожу лица, переднюю часть головы, глаза, слизистые оболочки носовой и ротовой полостей, придаточных пазух носа. Двигательные волокна тройничного нерва иннервируют жевательные мышцы, мышцы дна рта, мышцу натягивающую мягкое нёбо и одну из мышц барабанной полости среднего уха.

VI пара – отводящий нерв, иннервирует наружную прямую мышцу глаза, которая отводит (поворачивает) глазное яблоко вбок.

VII пара – лицевой нерв. Двигательные его волокна иннервируют мимические мышцы лица и некоторые мышцы шеи. Чувствительные волокна, входящие в состав лицевого нерва под названием промежуточный нерв, иннервируют слизистую оболочку передних $\frac{2}{3}$ языка, железы слизистой оболочки носовой и ротовой полостей, подъязычные и подчелюстные слюнные железы, слёзные железы.

VIII пара – преддверно-улитковый нерв, идёт от внутреннего уха. Состоит из отростков нейронов улиткового узла, несущих информацию от рецепторов слухового аппарата, и из отростков нейронов преддверного узла, проводящих импульсы от рецепторов вестибулярного аппарата.

IX пара – языкоглоточный нерв, содержит двигательные, чувствительные и парасимпатические волокна. Двигательные его волокна участвуют в иннервации мышц глотки. Чувствительные волокна иннервируют слизистую оболочку задней трети языка, глотки, среднего уха. Парасимпатические волокна иннервируют слюнные околоушные железы.

X пара – блуждающий нерв, самый длинный из черепномозговых нервов. Снабжает своими ветвями органы дыхания, большую часть пищеварительного тракта, доходя до ободочной кишки, печень, поджелудочную железу, почки, а также даёт ветви к сердцу и начальной части аорты.

Двигательные волокна блуждающих нервов иннервируют поперечнополосатые мышцы глотки, мягкого нёба и гортани; парасимпатические – гладкую мускулатуру внутренних органов, сердечную мышцу и секреторные железы пищеварительного тракта; чувствительные волокна проводят импульсы от рецепторов внутренних органов, заднего отдела твёрдой оболочки головного мозга и от наружного уха.

XI пара – добавочный нерв, иннервирует грудино-ключично-сосцевидную и трапециевидную мышцы.

XII пара – подъязычный нерв, иннервирует мышцы языка. В составе подъязычного нерва проходит часть двигательных волокон от 1-го спинномозгового нерва, которые иннервируют некоторые мышцы шеи.

Спинномозговые нервы

У человека имеется 31 пара спинномозговых нервов. Они отходят от спинного мозга двумя корешками: передним, состоящим из двигательных волокон, и задним, состоящим из чувствительных волокон. В области межпозвоночного отверстия они соединяются в один ствол – смешанный спинномозговой нерв. Перед местом соединения задний корешок образует нервный спинномозговой узел, состоящий из тел чувствительных нейронов с Т-образно ветвящимися отростками. Длинный отросток в данном случае является дендритом и направляется на периферию, где заканчивается рецептором, а короткий отросток, служащий аксоном, в составе заднего корешка входит в задние рога спинного мозга.

Спинномозговые нервы бывают различной толщины и длины. Чем крупнее нервный ствол, тем большую область тела он иннервирует. Поэтому по толщине, длине, положению и ветвлению спинномозгового нерва можно приблизительно судить об области, иннервируемой им. Самые длинные – это нервные стволы конечностей, особенно нижних.

Спинномозговые нервы отходят от спинного мозга в обе стороны в правильном порядке так, что можно выделить подобные друг другу участки - сегменты. Спинномозговые нервы соответствуют сегментам, или метамерам, тела и сегментам спинного мозга, поэтому обозначаются латинскими буквами соответственно сегментам спинного мозга, из которого выходят корешки нерва (например, C₁, L₄).

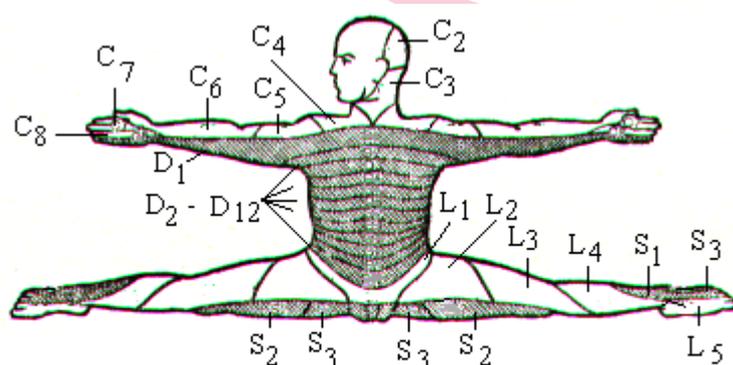


Рис. 59. Сегментарное распределение чувствительных волокон спинномозговых нервов в коже. Буквы С, L и S обозначают отделы спинного мозга, цифры - номера сегментов спинного мозга.

Каждый сегмент спинного мозга связан спинномозговым нервом с сегментом тела (рис. 59). Эта связь сохраняется, начиная с эмбрионального периода, на протяжении всей жизни человека.

В процессе развития вместе с каждым нервом связан участок развиваю-

щихся мышц (миотом) и кожи (дерматом). Задний корешок и спинномозговой узел связаны с сегментом кожи (рис. 59), они сформировались из соответствующего дерматома. Передний корешок связан с мышцами, которые произошли из соответствующего миотома. На основании этого выделяют сегментарную иннервацию мышц и кожи. Вместе с тем для надёжности каждый сегмент тела иннервируется не только одним спинномозговым нервом из своего сегмента спинного мозга, а также из выше- и нижележащего сегмента. Периферические разветвления спинномозговых нервов не соблюдают такой правильности распределения. У человека из 31 пары спинномозговых нервов 8 шейных (С), 12 грудных (Th), 5 поясничных (L), 5 крестцовых (S) и 1 копчиковая пара (Co).

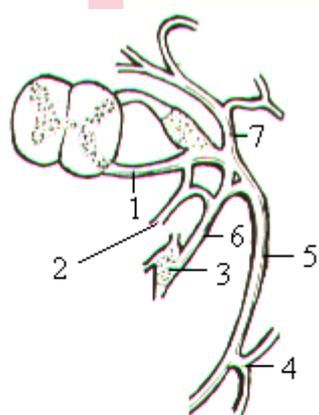


Рис. 60. Разветвления спинномозгового нерва: 1 - передний корешок; 2 - оболочечная ветвь; 3 - узел симпатического ствола; 4 - разветвление передней ветви; 5 - передняя ветвь; 6 - соединительная ветвь к симпатическому стволу; 7 - задняя ветвь.

Каждый спинномозговой нерв после выхода из межпозвоночного отверстия делится на четыре ветви: 1) переднюю, иннервирующую переднюю стенку туловища и конечности; 2) заднюю для иннервации мышц и кожи спины и затылка; 3) соединительную, идущую к узлу симпатического ствола; 4) менингеальную (оболочечную), направляющуюся обратно в позвоночный канал для иннервации оболочек спинного мозга (рис. 60).

Задние ветви сохраняют сегментарный принцип иннервации и иннервируют кожу затылочной области, кожу и мышцы задней области шеи, спины, поясничной области и ягодиц. Передние ветви спинномозговых нервов иннервируют кожу и мышцы передней и боковых частей шеи, груди, живота, конечностей (рис. 59). Они сохраняют сегментарность иннервации только в грудном отделе (межреберные нервы). В остальных отделах передние ветви спинномозговых нервов соединяются друг с другом петлями, образуя шейное, плечевое, поясничное, крестцовое и копчиковое сплетения, от которых отходят периферические нервы.

Шейное сплетение образовано передними ветвями четырёх верхних шейных спинномозговых нервов. От него отходят: 1) чувствительные (кожные) нервы, иннервирующие кожу затылочной области, ушной раковины, наружного слухового прохода, шеи, верхней части груди и спины; 2) двигательные нервы к близлежащим мышцам шеи; 3) смешанный диафрагмальный нерв.

Плечевое сплетение образовано передними ветвями V – VIII-го шейных и частично I-го грудного спинномозговых нервов. От сплетения отходит много длинных и коротких нервов, иннервирующих кожу, мышцы и суставы верхних конечностей, часть мышц шеи, груди и спины.

Передние ветви 12 пар грудных спинномозговых нервов сплетения не образуют и идут в межреберных промежутках. Они называются межреберными нервами и иннервируют мышцы груди и мышцы передней брюшной стенки. Передние и боковые кожные ветви этих нервов иннервируют кожу груди и живота.

Поясничное сплетение образовано передними ветвями I – III поясничных и частично XII-го грудного и IV-го поясничного спинномозговых нервов. Чувствительные нервы, выходящие из этого сплетения, иннервируют кожу нижней части передней брюшной стенки и частично бедра, голени и стопы, наружных половых органов. Мышечные ветви иннервируют мышцы стенок живота и часть мышц бедра.

Крестцовое сплетение - самое крупное. Оно образовано передними ветвями I – IV крестцовых, V-го поясничного и частично IV-го поясничного спинномозговых нервов. Его нервы иннервируют мышцы и частично кожу ягодичной области и промежности, кожу наружных половых органов, кожу и мышцы задней поверхности бедра, кости, суставы, мышцы и кожу голени и стопы.

Копчиковое сплетение образовано передними ветвями V крестцового и I копчикового нервов. Его ветви иннервируют кожу в области копчика и в окружности заднего прохода.

ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Строение вегетативной нервной системы

Вегетативной нервной системой (ВНС) 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 определённые основания рассматривать её 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. В настоящее время не подлежит сомнению, что посредством ВНС центральная нервная система регулирует функции внутренних органов, а также кровоснабжение и трофику всех тканей организма.

По анатомическому строению ВНС представляет совокупность следующих структурных образований: 1) нервных волокон; 2) периферических нервных узлов (ганглиев), состоящих из нервных клеток; 3) центров в сером веществе спинного, продолговатого и среднего мозга, от тел нейронов которых начинаются нервные волокна; 4) высших центров, находящихся в отделе промежуточного мозга – гипоталамусе.

Вегетативные рефлекторные дуги построены по такому же плану, что и соматические, и содержат чувствительные, вставочные и эфферентные звенья. Различие их заключается в том, что эфферентные нейроны ВНС лежат в ганглиях за пределами центральной нервной системы.

В вегетативной нервной системе выделяют симпатический отдел, или симпатическую нервную систему, и парасимпатический отдел, или парасимпатическую нервную систему. Иногда выделяют ещё метасимпатическую 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; 4) по характеру оказываемых влияний на внутренние органы.

Центры ВНС, три из которых парасимпатические, а один симпатический, расположены в четырёх отделах головного и спинного мозга (рис. 61). К парасимпатическим центрам относятся: 1) мезэнцефальные центры,

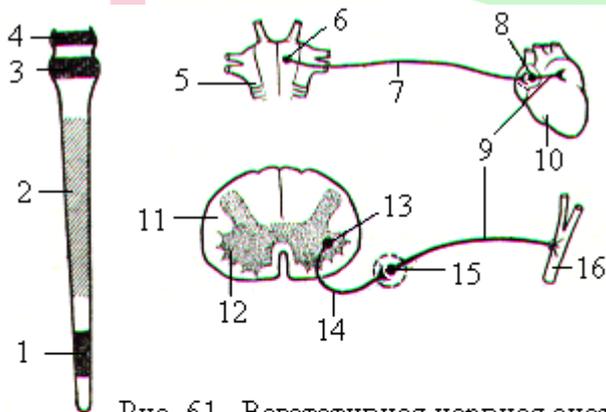


Рис. 61. Вегетативная нервная система (схема). Слева - области выхода парасимпатических (чёрный цвет) и симпатических (заштриховано) волокон. Справа - строение эфферентной части рефлекторной дуги вегетативных рефлексов. 1 - крестцовый и грудно-поясничный (2) отделы спинного мозга; 3, 5 - продолговатый мозг; 4 - средний мозг; 6 - первый нейрон и второй нейрон (8) парасимпатического пути; 7, 14 - преганглионарные волокна; 9 - постганглионарные волокна; 10 - сердце; 11 - спинной мозг; 12 - боковой рога; 13 - первый нейрон и второй нейрон (15) симпатического пути; 16 - кровеносный сосуд.

находящиеся в среднем мозге и посылающие вегетативные волокна в составе глазодвигательного нерва; 2) бульбарные центры, расположенные в продолговатом мозге и посылающие парасимпатические эфферентные волокна в составе лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов; 3) сакральные центры, залегающие в боковом промежуточном веществе II – IV-х крестцовых сегментов спинного мозга; волокна от них идут в составе тазовых нервов. К симпатическим центрам относятся тораколюмбальные центры, расположенные в боковых рогах I –

XII-х грудных и I – II-х (иногда I – IV-х) поясничных сегментов спинного мозга. Вегетативные волокна от симпатических центров выходят через передние корешки спинномозговых нервов вместе с отростками мотонейронов.

Периферическая часть ВНС образована выходящими из головного и спинного мозга вегетативными нервами, а также вегетативными сплетениями и их узлами, лежащими либо около позвоночника (паравертебральные узлы, или ганглии), либо в нервных сплетениях недалеко от внутренних органов (превертебральные ганглии), либо в стенках внутренних органов (интрамуральные ганглии). Одной из основных особенностей строения ВНС является то, что её эфферентные пути состоят из двух нейронов, в отличие от однопейронного эфферентного пути соматической нервной системы. Тела первых нейронов ВНС залегают в вегетативных центрах в головном или спинном мозге. Аксоны этих нейронов – преганглионарные волокна, покидая мозг, идут к вегетативным ганглиям, где и образуют синапсы на телах вторых эфферентных нейронов. Аксоны клеток вторых эфферентных нейронов называются постганглионарными волокнами, они идут к иннервируемому органу и образуют синапсы на его клетках (рис. 61).

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.

Симпатическая нервная система

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 чревной, верхний брыжеечный и нижний брыжеечный узлы. Два первых вместе с отходящими нервами образуют самое крупное из автономных сплетений организма – солнечное сплетение (рис. 62).

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 большая 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. Там они (преганглионарные волокна) разветвляются и образуют синапсы на нейронах узла.

Преганглионарных волокон значительно меньше, чем ганглионарных нейронов. Так, к верхнему шейному симпатическому ганглию у человека подходит примерно 10 тысяч преганглионарных волокон, которые оканчиваются на миллионе нейронов ганглия. Это обеспечивает высокую надёжность проведения в ганглии и расширение зоны влияния преганглионарных волокон на иннервируемые органы. Аксоны ганглионарных нейронов (постганглионарные волокна) направляются к органам и синаптически контактируют с их клетками (рис. 62). Для постганглионарных

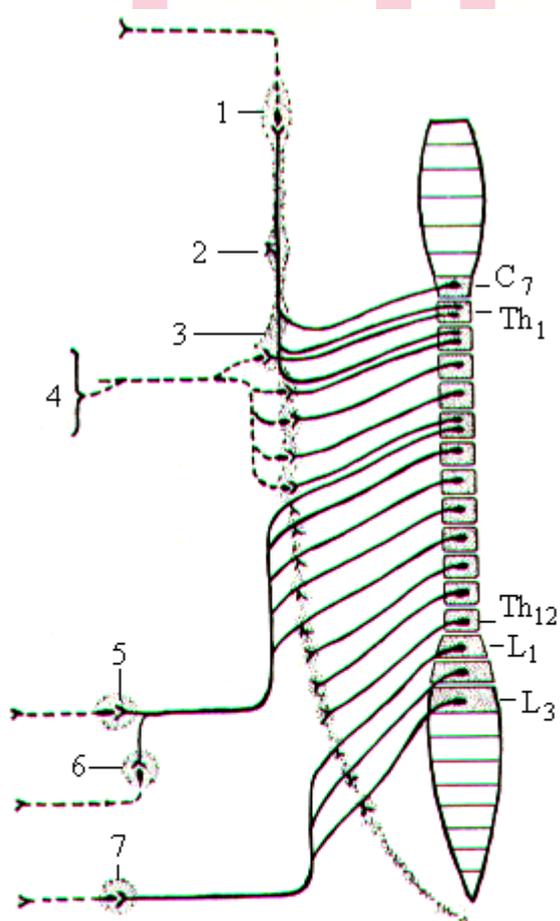


Рис. 62. Схема симпатической нервной системы. Преганглионарные волокна изображены сплошными линиями, постганглионарные - прерывистыми. 1 - верхний шейный ганглий; 2 - средний шейный ганглий; 3 - звездчатый ганглий; 4 - ветви к сердцу и лёгким; 5 - солнечное сплетение; 6 - верхний брыжеечный узел; 7 - нижний брыжеечный узел.

симпатических волокон характерно образование сплетений по ходу артерий, снабжающих кровью данный орган.

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

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 счёт 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. Одновременно уменьшаются процессы мочеобразования и пищеварения, предотвращаются акты мочеиспускания, дефекации и др. Происходит мобилизация резервов организма, активируются процессы терморегуляции, механизмы свёртывания 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 кровь адреналина из мозгового вещества надпочечников, которое иннервируется симпатическими нервами.

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 утомлённой мышцы могут снова увеличиться при возбуждении симпатической нервной системы – эффект Орбели-Гинецинского. Было также обнаружено, что стимуляция симпатических волокон может значительно изменять возбудимость рецепторов и даже функциональные свойства центральной нервной системы. Следовательно, за счёт трофического влияния симпатической нервной системы лучше, полнее осуществляются специфические функции органов и тканей, повышается работоспособность организма.

Удаление симпатической нервной системы у животных или медикаментозное выключение её 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.

Парасимпатическая нервная система

Парасимпатическая нервная система иннервирует большинство органов тела. Она не иннервирует поперечнополосатые мышцы, гладкие

мышцы матки, большинство кровеносных сосудов, мочеточники, потовые железы, селезёнку, надпочечники и гипофиз.

Строение парасимпатической нервной системы отличается следующими особенностями. Во-первых, её центральные структуры расположены в трёх различных, далеко отстоящих участках мозга, отделённых не только друг от друга, но и от симпатических центров. Во-вторых, основную массу парасимпатических узлов составляют мелкие ганглии, диффузно разбросанные в толще или на поверхности внутренних органов. В-третьих, для неё характерно наличие значительно более длинных отростков преганглионарных нейронов и чрезвычайно коротких постганглионарных. В-четвёртых, медиатором, выделяющимся окончаниями как преганглионарных, так и постганглионарных парасимпатических волокон, является ацетилхолин. В-пятых, парасимпатические волокна иннервируют, как правило, только определённые зоны тела, которые также снабжаются симпатической иннервацией.

От среднего мозга отходят парасимпатические волокна, которые входят в состав глазодвигательного нерва (рис. 63). Эти волокна иннервируют круговую мышцу радужной оболочки глаза, при их возбуждении происходит уменьшение просвета зрачка.

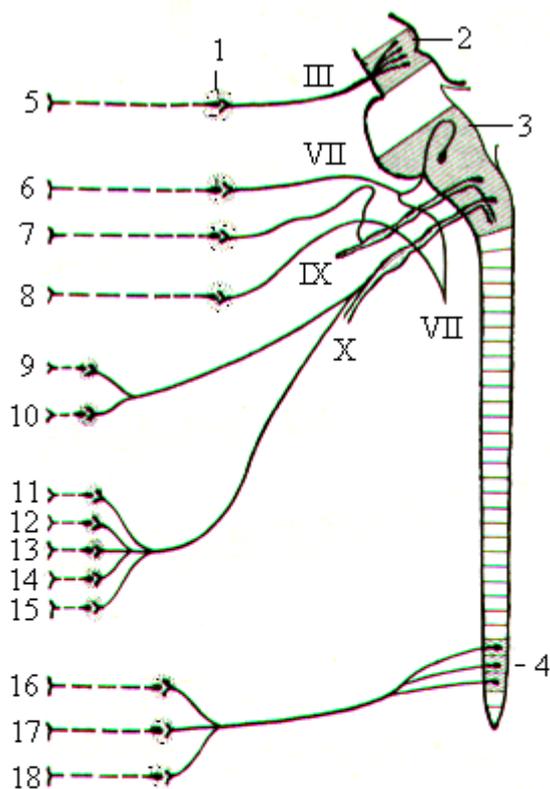


Рис. 63. Схема парасимпатической нервной системы. Преганглионарные волокна изображены сплошными линиями, постганглионарные - прерывистыми. 1 - ресничный ганглий; 2 - средний мозг; 3 - продолговатый мозг; 4 - крестцовый отдел спинного мозга; 5 - зрачок; 6 - слёзная железа; 7 - околоушная железа; 8 - подчелюстная железа; 9 - сердце; 10 - бронхи; 11 - желудок; 12 - тонкие кишки; 13 - печень; 14 - поджелудочная железа; 15 - почки; 16 - толстые кишки; 17 - мочевой пузырь; 18 - половые органы. III, VII, IX, X - номера черепномозговых нервов.

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 лёгких, желудок, тонкий и верхний отдел толстого кишечника, поджелудочную железу, надпочечники, почки, печень, селезёнку.

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 (рис. 63).

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, 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 счёт 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.

Роль вегетативной нервной системы в поддержании гомеостаза при поведенческих реакциях организма

Самые различные акты поведения, проявляющиеся в мышечной деятельности, всегда сопровождаются вегетативными компонентами поведения. Ими называют изменения деятельности внутренних органов, т.е. органов кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения, внутренней секреции, связанных с обеспечением функций организма, потребность в которых возникает при различных жизненных ситуациях. Вегетативные показатели обладают очень высокой реактивностью в ответ на внешние воздействия, особенно при различных эмоциональных реакциях. При этом происходит ускорение ритма сердца, учащение дыхания, потоотделение, торможение секреции пищеварительных желез, расширение зрачков и т.п.

Особенно важное значение имеет участие ВНС в поддержании гомеостаза при различных изменениях окружающей среды и внутреннего состояния организма. Так, повышение температуры воздуха сопровожда-

ется рефлекторным потоотделением, рефлекторным расширением периферических кровеносных сосудов и усиленной отдачей тепла. Это способствует поддержанию температуры тела на постоянном уровне и препятствует перегреванию. Тяжёлая кровопотеря сопровождается учащением сердечного ритма, сужением сосудов и выбросом в общий круг кровообращения депонированной в селезёнке крови, в результате обеспечивается нормальное кровоснабжение органов. Все эти и многие другие реакции организма формируются высшими отделами центральной нервной системы, влияния которой реализуются через вегетативную нервную систему.

ВНС осуществляет регулирование путём небольших сдвигов в активности двух своих в целом сбалансированных отделов – симпатической и парасимпатической нервной системы, что приводит к преобладающему влиянию того или другого отдела. Каждый из этих отделов имеет сенсорное звено, воспринимающее различные физические или химические факторы внутренней среды, и эффекторное звено, производящее изменения, необходимые для текущей деятельности организма. Изучение афферентного звена ВНС интенсивно осуществляется в лаборатории афферентных систем Института физиологии НАНБ (В.В. Солтанов).

Жизнь организмов в естественных биологических условиях происходит в непрерывной борьбе за существование. У высших организмов в процессе эволюции появилась специальная структура – симпатическая нервная система, способная максимально мобилизовать двигательную и интеллектуальную активность, запуская в действие все ресурсы и резервы организма. Такая мобилизация требует генерализованного включения в реакцию многих органов и структур. По-видимому, поэтому симпатические ганглии находятся на большом расстоянии от иннервируемых органов и тканей и обладают большими возможностями умножения (мультипликации) нервных импульсов, что обеспечивает генерализованное воздействие на многие структуры. Возбуждение симпатической нервной системы является начальным звеном включения цепи гормональных реакций, характерных для стресса.

Симпатическая нервная система нередко дестабилизирует физиологические процессы, обеспечивая максимальное напряжение всех тех органов и систем, которые необходимы для огромных усилий, для спасения организма путём борьбы или бегства. Поэтому влияния симпатической нервной системы нередко нарушают гомеостаз.

Восстановление и сохранение гомеостаза при любых нарушениях и сдвигах, вызванных возбуждением симпатического отдела, является функцией парасимпатической нервной системы. В этом смысле деятельность двух отделов ВНС может проявляться иногда как антагонизм. Однако функции органов и тканей управляются не только антагонистическими влияниями. Парасимпатические нервные волокна в ряде случаев

могут как стимулировать, так и тормозить функцию регулируемых ими органов, обеспечивая все процессы текущей регуляции, необходимые для сохранения постоянства внутренней среды организма.

Механизмы регуляции вегетативных функций имеют многоуровневую иерархическую структуру. Первым низшим уровнем этой иерархии являются внутриорганные периферические рефлексy, замыкающиеся в интрамуральных ганглиях ВНС. Вторым уровнем представляют рефлекторные реакции, замыкающиеся в превертебральных и паравертебральных симпатических ганглиях солнечного сплетения, симпатического ствола и др. Большой вклад в изучение этих рефлексов внесли учёные Института физиологии Академии наук Беларуси 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.

ЛИТЕРАТУРА

1. Общий курс физиологии человека и животных. – Под ред. А.Д. Ноздрачева. – М.: Высшая школа, 1991.
2. Физиология человека. Т. 1. – Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – М.: Мир, 1986.
3. Физиология человека. – Под ред. Г.И. Косицкого. – М.: Медицина, 1985.
4. Шеперд Г. Нейробиология. Т. 1, 2. – М.: Мир, 1987.
5. Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л. Мозг, разум и поведение. – М.: Мир, 1988.
6. Сапин М.Р., Билич Г.Л. Анатомия человека. – М.: Высшая школа, 1989.
7. Шостак В.И., Лытаев С.А. Физиология психической деятельности человека. – Санкт-Петербург.: Деан, 1999.
8. Данилова Н.Н. Психофизиология. – М.: Аспект Пресс, 2000.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Значение нервной системы. Общий план её строения	3
Значение нервной системы и её эволюция	3
Стадии развития нервной системы в онтогенезе	4
Общий план строения нервной системы	6
Строение нейрона	8
Биохимия нервной клетки. Аксонный транспорт	9
Нейроглия. Гематоэнцефалический барьер	11
Мембранные потенциалы нервных клеток	12
Плазматическая мембрана нейрона	12
Ионные каналы. Транспорт ионов	13
Мембранный потенциал покоя	15
Потенциал действия	17
Следовые потенциалы	19
Проведение нервных импульсов	20
Распространение нервного импульса по безмякотным нервным волокнам	20
Распространение нервного импульса по мякотным нервным волокнам. Типы нервных волокон	22
Строение синапса. Синаптическая передача возбуждения	23
Рефлекторная деятельность нервной системы	26
Синаптические связи и нейронные цепи	28
Межнейронные синаптические связи	28
Дегенеративные и регенеративные процессы в ЦНС	29
Синаптические медиаторы	31
Нейронные цепи	32
Основные законы функционирования нервных сетей	35
Дивергенция и конвергенция путей	35
Временная и пространственная суммация. Окклюзия	36
Торможение в нервных сетях	37
Постсинаптическое торможение	38
Пресинаптическое и пессимальное торможение	39
Спинальный мозг	41
Строение спинного мозга	41
Функции спинного мозга	43
Продолговатый мозг и варолиев мост	48
Строение продолговатого мозга и варолиева моста	48

Функции продолговатого мозга и варолиева моста	49
Средний мозг	51
Строение среднего мозга	51
Функции среднего мозга	52
Ретикулярная формация	53
Мозжечок	55
Строение мозжечка	55
Функции мозжечка	57
Промежуточный мозг	59
Структуры промежуточного мозга. Функции таламуса	59
Функции гипоталамуса	61
Участие гипоталамуса в регуляции поведения	64
Строение и функции конечного мозга	66
Большие полушария головного мозга. Подкорковые ядра	66
Строение коры больших полушарий	70
Функциональное значение коры больших полушарий	74
Электрическая активность коры больших полушарий	79
Функциональная асимметрия больших полушарий	82
Периферическая нервная система	84
Отделы нервной системы. Соматическая нервная система	84
Закономерности строения периферической нервной системы	85
Черепномозговые нервы	86
Спинномозговые нервы	88
Вегетативная нервная система	90
Строение вегетативной нервной системы	90
Симпатическая нервная система	92
Парасимпатическая нервная система	94
Роль вегетативной нервной системы в поддержании гомеостаза при поведенческих реакциях организма	96
Литература	98