

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПОВЕДЕНИЯ ТЕКСТЫ ЛЕКЦИЙ

Физиологические основы поведения : 10 тем / сост.: Д.Н. Дроздов ;
Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины, фак. Биологический, Каф. зоологии,
физиолог. и генетики. – Гомель, 2021. – Тема 1 : Введение. – 62 с.

ВВЕДЕНИЕ

Физиология поведения – это наука, изучающая процессы жизнедеятельности, направленные на формирование целенаправленной деятельности, связанной с адаптацией организма в окружающей среде.

Предметом изучения физиологии поведения являются функции живого организма и механизмы их регуляции, которые лежат в основе поведенческой деятельности организма. В этой связи важно определить понятия функция и механизм регуляции. Механизм регуляции (от лат. *regulo* – направляю) – это совокупность процессов связанных с изменением характера деятельности органа или системы органов, направленная на поддержание относительного постоянства внутренней среды организма.

Физиология поведения неразрывно связано с целым рядом биологических дисциплин, среди которых:

- биохимия и молекулярная биология;
- биофизика;
- цитология и гистология;
- эмбриология;
- анатомия;
- эволюционным учением;
- этологией;

Каждая из названных областей, так или иначе, вошла и активно используется в изучении психической деятельности человека или нервной деятельности животных¹.

Основная цель физиологии поведения направлена на изучение процессов, благодаря которым, осуществляется поведенческая деятельность организма. Поведенческая деятельность представляет собой активное взаимодействие живого существа с объектами окружающего мира. В результате такого взаимодействия физиологические процессы выступают в качестве материального носителя идеального (субъективного) отражения, которое в последствие формирует психические процессы. Физиологические процессы головного мозга выступают «проводником» между материальным миром объективной реальности и идеальным миром, отраженным в сознании субъекта. В основе проявления поведения лежит совокупность двигательных актов. В ходе совершаемых движений или действий организм удовлетворяет доминирующую в данный момент потребность. В реализации поведения особое значение имеет деятельность именно нервной системы, представляющая собой условный *инструмент*, посредством которого организм получает информацию из окружающей среды и использует ее для

¹ - с точки зрения *антропосоциализма*, психика есть только у человека, и связывает ее возникновение с появлением человека (И.В. Макарова Психология: конспект лекций)

построения *образа* (репрезентации) мира, и на основе этого образа формирует адекватное поведение, позволяющее ему выжить [1²].

В ходе реализации поведенческой деятельности живой организм (от примитивных форм до человека) адаптируется к тем или иным условиям окружающей среды. Будь то изменение температурного режима, или изменение социальных условий.

Поскольку поведение имеет важное значение в выживании особи, и вида в целом, можно утверждать, что поведение является важнейшим фактором эволюции вида и эволюционного прогресса.

Физиология поведения включает в себя изучение функций живого организма от клетки до целостной функциональной системы организма. Поэтому при изучении данного курса мы рассмотрим основные физиологические процессы на следующих уровнях организации живого:

- на уровне клетки – структурные единицы нервной системы – нейроны (и вспомогательные элементы – клетки глии);
- на органном уровне – структуры центральной и периферической нервной системы (головной и спинной мозг, черепно-мозговые, спинномозговые нервы и нервные узлы);
- на системном уровне – анализаторы и нервную систему в целостной взаимосвязи формирующих ее структур;
- на организменном уровне – функциональная система, объединяющая разные системы организма для реализации полезного результата.

Таким образом, можно выделить следующие задачи физиологии поведения:

- изучение структур, участвующих в формировании поведенческой длительности;
- изучение физиологических функций, и механизмов их регуляции, которые обеспечивают реализацию поведенческих актов;
- изучение связей поведенческих реакций и физиологических процессов, протекающих в организме;
- изучение врожденных и приобретенных форм поведения в различных условиях среды;
- изучение влияния биологически активных веществ на поведенческую деятельность;
- моделирование сложного поведения и интеллекта для практического применения.

Первые методы изучения мозга относятся к периоду античного мира и связаны с работами египетских, индийских, греческих ученых, которые представлены в книгах древнего Египта папирус Эберса (XVI век до н.э.), древней Индии «Аюрведа» (Знание жизни, IX-III вв. до н.э.). Первые

² - Умберто Р. Матурана Франциско Х. Варела Древо познания. Биологические корни человеческого понимания М. Прогресс-Традиция, 2001. – С. 110-121

описания оболочек головного мозга, мозговых желудочков и нервов впервые приведены в работах греческих ученых *Герофил* (род. ок. 300 до н. э.) и *Эрасистрат* (ок. 300 - ок. 240 до н. э.).

Первые описанные методы анатомирования мозга человека представлены в работах римского врача, грека по происхождению *Клавдия Галена* (ок. 130 – ок. 201), который рассматривал мозг как структуру обеспечивающую движение мозговой жидкости. Гален считал, что все физические функции тела, состояние здоровья и болезни зависят от распределения четырех жидкостей организма-крови, флегмы (слизи), черной желчи и желтой желчи. Каждая из них имеет специальную функцию: кровь поддерживает жизненный дух животного; флегма вызывает вялость; черная желчь обуславливает меланхолию, желтая гнев. Представления Галена так глубоко проникли в научную мысль Запада, что на протяжении почти полутора тысяч лет роль этих жидкостей в функционировании мозга и других органов по существу не подвергалась сомнению.

Переломом в развитии науки стала промышленная революция XVII века. В науке прочное место заняли механистические представления о том, что в основе деятельности мозга и поведения лежит принцип *детерминизма*, который состоит в выявлении закономерных причинно-следственных связей между материальными объектами (мозг, нервные клетки, нервные волокна) и поведенческими реакциями.

Основные положения о деятельности ЦНС и поведением разрабатывались на протяжении двух с половиной веков. Здесь можно выделить несколько этапов.

Первый этап связан с формированием в XVII веке основ понимания рефлекторного принципа деятельности ЦНС. Первый этап связан с работами французского естествоиспытателя и математиком Рене Декарта (1596-1650 гг.). Декарт считал, что все вещи и явления можно объяснить естественнонаучным путем.

Эта исходная позиция позволила ему сформулировать два важных положения рефлекторной теории:

- деятельность организма при внешнем воздействии является отраженной (впоследствии ее стали называть рефлекторной, от лат. *reflexus* – отраженный);
- ответная реакция на раздражение осуществляется при помощи нервной системы.

На мировоззрение Декарта определяющее влияние оказало открытие Уильяма Гарвея механизма кровообращения и идеи Андрея Везалия о том, что носителями психики являются «животные духи», которые вырабатываются в желудочках мозга и передаются по нервам к соответствующим органам. Декарт представлял, что нервные процессы

осуществляются по образцу системы кровообращения, а нервы – это трубочки, по которым с огромной скоростью движутся животные духи, материальные частицы неизвестной природы. В результате попадая в мышцы «животные духи» вызывают их раздувание, которое мы называем сокращением.

Р. Декарта по праву можно считать родоначальником детерминистической психофизиологии. Важным в творчестве Р. Декарта является выработка понятия о стимуле, необходимом для приведения в действие механизмов человеческого тела.

Второй этап связан с экспериментальным обоснованием материалистических представлений о рефлексе (XVII-XIX вв.). Здесь важно отметить имена таких ученых как Йиржи Прохазки (1749-1820 гг.), Чарльз Белл (1774-1842 гг.) и Франсуа Мажанди (1783-1855 гг.).

И. Прохазки, чешский анатом и физиолог, выделял ведущую роль нервной системы в регуляции функций организма. Он ввел в физиологию понятие «рефлекс» и закон силы (увеличение силы стимула увеличивает силу рефлекторной реакции организма, стимулы имеются не только внешние, но и внутренние) и впервые дал описание классической рефлекторной дуги.

Развивая концепцию о рефлекторной природе поведения, Й. Прохазки попытался преодолеть механистический подход Р. Декарта. Й. Прохазки представлял нервную систему, как целостную структуру, в которой есть две части, каждая из которых отвечает за «телесные» и «душевные» проявления. За телесную часть отвечает спинной мозг, а за душевную часть – головной мозг. Обе части взаимосвязаны друг с другом и образуют своеобразный «сенсориум», который действует по закону самосохранения.

Чарльз Белл, английский анатом и врач в 1811 г. в трактате «О новой анатомии мозга» описал эксперимент, в котором было показано, что произведя перерезку пучка нерва, отходящего из задней части спинного мозга, можно вызвать непроизвольное сокращение мышц спины. Однако это становилось невозможно даже при одном прикосновении копчиком ножа к пучку нерва, отходящего из передней части спинного мозга.

Таким образом, понятие о рефлексе как о закономерном двигательном ответе на раздражение сенсорных нервов было превращено в естественно-научный факт.

Франсуа Мажанди, французский физиолог, независимо от Ч. Белла пришел к аналогичным выводам. Поэтому переход нервного возбуждения по афферентным нервам через спинной мозг на эфферентные нервы получил название закона Белла-Мажанди.

Чарльз Белл создал теорию о «мышечной чувствительности» – проприоцепции и сформулировал физиологическое обоснование циклической функции нервной системы.

Между мозгом и мышцей имеется замкнутый нервный круг: один нерв передает влияние от мозга к мышце, другой – передает в мозг чувство состояния мышцы. Если круг будет разомкнут перерезкой моторного нерва, то исчезнет движение. Если же он размыкается перерезкой чувствительного нерва, пропадает ощущение самой мышцы, а вместе с этим исчезает и регуляция ее деятельности.

Третий этап связан с развитием и внедрением идей Чарльза Дарвина (1809–1882 гг.), который использовал психофизические методы изучения психических явлений и способствовал развитию зоопсихологии. Эволюционное учение Дарвина (общебиологический закон непрерывности эволюционного процесса видообразования) создало научные предпосылки для сравнительного изучения поведения животных и человека. Этому способствовало его представление об эволюции животного мира, основными факторами которой являются: наследственность, изменчивость и естественный отбор.

Теория эволюции живой природы Ч. Дарвина сводится к тому, что в результате борьбы за существование происходит отбор животных, наиболее приспособленных к определенной среде. Иными словами, в борьбе за существование выживают лишь те индивиды, чьи (даже незначительные) отклонения в признаках или свойствах случайно дают им преимущества в приспособлении к условиям жизни.

Ч. Дарвин (1859) впервые сделал сравнительное описание инстинктов, свойственных человеку и животным, тем самым доказав общность биологических основ поведения человека и животных. Ученый разделил действия организма на действия врожденные и приобретенные (впервые эту идею высказал Гален в II в. н.э.), и дал определение инстинкта. Инстинкты – это врожденные формы поведения, на которые уже в раннем онтогенезе начинает наслаиваться приобретенный индивидуальный опыт.

Отталкиваясь от теории эволюции в наблюдениях за развитием детей, Иван Михайлович Сеченов (1829-1905 гг.) пришел к заключению, что в основе формирования психической деятельности лежит принцип рефлекса. Сеченов рассматривал рефлекс как универсальную форму взаимодействия организма со средой. И. М. Сеченов поставил вопрос о существовании двух родов рефлексов.

Во-первых, постоянные, врожденные рефлексы, осуществляемые низшими отделами нервной системы. Он назвал их «чистыми» рефлексами.

Во-вторых, рефлексы головного мозга – изменчивые, приобретенные в индивидуальной жизни. Эти рефлексы И. М. Сеченов представлял себе одновременно и физиологическим и психическим явлением.

В 1862 г. И.М. Сеченов открыл явление центрального торможения, и это открытие стало первым шагом к созданию им новой физиологии головного мозга. Деятельность нервных центров представлялась теперь как

непрерывная динамика процессов возбуждения и торможения.

При всей убедительности аргументов И.М. Сеченова, ему не хватало объективного лабораторного метода исследования. Поднявшись до распространения рефлекторного принципа на психическую деятельность и рассматривая рефлекс как психофизиологический феномен, И.М. Сеченов не смог изучить конкретные механизмы поведения.

Четвертый этап связан с разработкой основ учения о высшей нервной деятельности и открытие условных рефлексов И.П. Павловым (1849-1936 гг.). Согласно Павлову условный рефлекс обеспечивает изменчивость приспособительного поведения животного в отношении внешнего мира. Условный рефлекс является важнейшим фактором биологической эволюции. И. П. Павлов сформулировал три принципа рефлекторной теории:

- принцип детерминизма (принцип причинности), согласно которому любая рефлекторная реакция обусловлена причиной или *«Нет действия без причины»*.

- принцип структурности, суть которого заключается в том, что каждая рефлекторная реакция осуществляется с помощью определенных структур, и чем больше структурных элементов участвует в осуществлении этой реакции, тем она совершеннее. *«В мозге нет процессов, которые не имели бы материальной основы, каждый физиологический акт нервной деятельности приурочен к структуре»*.

- принцип единства процессов анализа и синтеза в составе рефлекторной реакции (нервная система анализирует, т.е. различает, с помощью рецепторов все действующие внешние и внутренние раздражители и на основании этого анализа формируем целостную ответную реакцию – синтезирует ответ).

В мозге непрерывно происходит анализ и синтез, как поступающей информации, так и ответных реакций. В результате организм извлекает из среды полезную информацию, перерабатывает, фиксирует ее в памяти и формирует ответные действия в соответствии с обстоятельствами и потребностями.

Идеи И.П. Павлова завоевали весь мир и продолжают служить основой для развертывания новых научных исследований в самых разнообразных сферах науки о поведении живых организмов.

Пятый этап связан с развитием диалектической концепции рефлекса Александра Алексеевича Ухтомского (1875-1942 гг.), который выдвинул *принцип доминанты*, т.е. временно господствующего очага возбуждения в нервной системе. Возбуждение охватывает группу нервных центров, определяющих характер текущей ответной реакции организма на внешнее и внутреннее раздражение и целенаправленность его поведения. Ухтомский сделал вывод, что доминанта определяет вероятность возникновения той или иной рефлекторной реакции в ответ на текущее раздражение. Нервный центр

– это совокупность нейронов, расположенных на различных уровнях ЦНС, достаточных для приспособительной регуляции функции органа согласно потребностям организма.

Важное значение этого этапа имеют работы о функциональных системах организма Петра Константиновича Анохина (1898-1974 гг.), и Владимира Михайловича Бехтерева (1857-1927 гг.), и представителей его школы, связанные с развитием методов экспериментального изучения процессов в высших структурах головного мозга.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

Лекция 2

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ МОЗГА И ПОВЕДЕНИЯ

Метод исследования – это принципы, технические приемы и средства проведения эксперимента. До второй половины XIX века физиология мозга развивалась как экспериментальная наука, базирующаяся только на изучении животных. Подобные исследования показали, что базовые проявления деятельности нервной системы у разных организмов, в том числе и организма человека, имеют схожие черты. Прежде всего, основу работы нервной системы определяют следующие свойства:

- свойство проводимости, проведение возбуждения (нервного импульса) по волокну,
- передача возбуждения с одной нервной клетки на другую (например, нервную, мышечную, железистую),
- простые рефлексy (например, сгибания или разгибания конечности),
- восприятие световых, звуковых, тактильных и других раздражителей.

Основными методическими средствами изучения физиологии мозга того времени были *разрушение* и *раздражение*. С помощью этих методов получено огромное количество фактов в аналитическом и поведенческом плане. Наблюдение за простыми или сложными поведенческими явлениями с их детальным описанием явилось главным способом оценки целостной работы мозга.

Только с открытием новых методов исследования XIX-XX века наступил новый этап в изучении мозга, когда стало возможным исследовать функции, не разрушая мозг, не вмешиваясь в его функционирование, и вместе с тем изучать «высшие» проявления его деятельности – восприятие сигналов, функции памяти, сознания и многие другие.

Физиологические исследования в сочетании с изучением анатомии и морфологии головного мозга привели к однозначному заключению – именно головной мозг является *инструментом* нашего сознания, мышления, восприятия, памяти и других психических функций.

Один из первых лабораторных методов изучения высшей деятельности мозга был метод предложенный Иваном Петровичем Павловым – *метод условных рефлексов*.

В основе метода условных рефлексов заложена фундаментальная закономерность – предъявление животному двух стимулов – вначале условного, а затем безусловного, которое после некоторого числа их сочетаний приводило к тому, что при действии только условного сигнала у животного развивалась ответная безусловная реакция, т. е. образовывался условный рефлекс.

В 1903 году на 14-м Международном медицинском конгрессе в Мадриде, И.П. Павлов выступил с докладом на тему «Экспериментальная психология и психопатология на животных», где он впервые дал определение условного рефлекса, и показано, что условный рефлекс следует рассматривать как элементарный *психологический феномен*, который в то же время является физиологическим.

И.П. Павлов показал, что новые формы поведения могут возникать в результате установления связи между врожденными формами поведения (безусловными рефлексам) и новым раздражителем (условным раздражителем). В случае совпадения во времени и пространстве условного (нового) и безусловного (служащего стимулом безусловной реакции) раздражителя, новый раздражитель начинает вызывать безусловную реакцию, что приводит к совершенно новым особенностям поведения. Сформировавшийся таким образом условный рефлекс может в дальнейшем служить базой для формирования условных рефлексов второго и высших порядков.

Таким образом, по мысли Павлова, все поведение человека может быть понято, изучено и предсказано на основе знания цепочки условных рефлексов, механизмов их формирования и затухания.

Метод условных рефлексов, предложенный И.П. Павловым, оказал революционное влияние на физиологию и психологию. В распоряжение ученых был дан метод объективного исследования, поведения, перестраивалась вся методология научного мышления, формировалась, говоря словами И. П. Павлова, «объективная физиология мозга и поведения».

Значительный вклад в развитие физиологии мозга и психологии внес *метод регистрации* электрической активности мозга. Этот метод позволяет оценивать самые различные формы электрических процессов мозга – от суммарной электроэнцефалограммы до внутриклеточной активности отдельной клетки бодрствующего мозга.

Впервые, в 1929 г. австрийский психиатр Ханс Бергер обнаружил, что с поверхности черепа можно регистрировать «мозговые волны». Метод регистрации электрических волн получил название электроэнцефалография. **Электроэнцефалография – это метод записи биоэлектрических волн (электроэнцефалограмму) с поверхности черепа, которые представляет собой биопотенциалы работающего мозга, отражающие суммарную активность нейронов коры головного мозга.**

Характер ЭЭГ определяется функциональным состоянием нервной ткани, уровнем протекающих в ней обменных процессов. Нарушение кровоснабжения, гипоксия³ или глубокий наркоз приводят к подавлению биоэлектрической активности коры больших полушарий.

³ - кислородное голодание ткани мозга

В условиях полного покоя и отсутствия внешних раздражителей у человека регистрируют спонтанно изменяющуюся ЭЭГ-активность головного мозга.

Основными компонентами спонтанной поверхностной ЭЭГ здорового человека считают два рода ритмических колебаний потенциала - α - и β -волны.

α -волны характеризуются частотой от 8 до 13 имп/с, возникают у человека при исключении зрительной афферентации (в темноте или при закрытых глазах в состоянии покоя). Амплитуда α -волн не превышает 50 - 100 мкВ. Наибольшая регулярность и амплитуда α -ритма регистрируется в теменной области коры на границе с затылочной областью. Эта область считается центром формирования α -волн в ЭЭГ.

β -волны доминируют в ЭЭГ человека при деятельном состоянии, интенсивной физической и умственной работе, эмоциональном напряжении, осуществлении ориентировочных и условных рефлексов. β -ритм состоит из быстрых волн длительностью до 40 - 50 мс и частотой 14 - 30 имп/с. Амплитуда β -волн не превышает 5 - 10 мкВ. Лучше всего β -ритм выявляется в лобных областях коры.

δ -ритм состоит из ритмических медленных волн длительностью от 250 до 1000 мс. Частота колебаний 1 - 4 в секунду. Данный ритм выявляется при наркотическом сне или при поражениях кортикальных отделов мозга и в ЭЭГ здорового человека во время сна с амплитудой, не превышающей 20 - 30 мкВ.

В ЭЭГ спящего человека можно зарегистрировать и θ -ритм с частотой 4 - 8 колебаний/с. θ -ритм проявляется и при патологических состояниях головного мозга, а также при крайнем эмоциональном напряжении.

В XX веке точные физико-химические и математические методы исследования заняли важное место в изучении биологических объектов. Все многообразие методов изучения мозга⁴ можно разделить на две группы:

- морфологические методы
- физиологические методы

Морфологические методы создают фундамент наших сведений о строении мозга. Наиболее эффективными являются:

- методы световой и электронной клеточной микроскопии
- методы гисто-, иммуно-, цито-, и радиохимии.
- биохимические методы изучения химических свойств биологически активных соединений, участвующих в жизнедеятельности нервных клеток.

Физиологические методы включают в себя экспериментальные приемы, позволяющие изучить функции живого мозга:

- разрушение отдельных участков мозга (экстирпация)

⁴ - возможные темы рефератов для семинарского занятия

- *электрическое раздражение*

Оба эти приема стали активно применяться в связи с внедрением в практику физиологического эксперимента *стереотаксической техники*. Стереотаксическая техника позволяет в трехмерной системе (3D-системе) вводить разрушающий или раздражающий электрод в любой локальный участок мозга.

- *приемы хемо-, термостимуляции ультразвуковое разрушение* отдельных мозговых структур. Эти приемы имеют ряд преимуществ перед электростимуляцией в связи с большей локальностью и контролируемостью воздействия. Кроме локальных воздействий применяют тотальное воздействие на мозг электромагнитными и звуковыми полями различной частоты.

- *микроэлектродный метод* основан на подведении к одиночным нейронам микроэлектродов. Чаще всего их делают в виде стеклянных микропипеток, которые перед опытом заполняются электролитом (3М КС1). Метод позволяет изучать активность одиночных нейронов ЦНС. С помощью микроэлектродов, вводимых внутрь нервных клеток, можно измерять мембранные потенциалы покоя, регистрировать постсинаптические потенциалы (возбуждающие и тормозные), а также потенциалы действия.

- *метод реоэнцефалографии*, основан на регистрации изменений сопротивления ткани мозга переменному току высокой частоты в зависимости от кровенаполнения и позволяет косвенно судить о величине общего кровенаполнения мозга, тонусе, эластичности его сосудов, состоянии венозного оттока.

- *метод эхоэнцефалографии* основана на свойстве ультразвука по-разному отражаться от структур мозга, его патологических образований, цереброспинальной жидкости, костей черепа и др. Кроме определения размеров локализации тех или иных образований мозга эхоэнцефалография благодаря использованию эффекта Доплера дает возможность оценивать скорость и направление движения крови в сосудах, участвующих в кровоснабжении мозга.

- *метод компьютерной томографии*, основанный на использовании рентгеновских лучей для измерения плотности структур мозга.

- *метод ядерного магнитного резонанса*, основанный на использовании радиоволн и сильного магнитного поля, который позволяет получить прижизненное изображение структур мозга, без вреда для участника эксперимента.

В конце XIX века в изучении поведения возникло новое перспективное направление с установкой на внедрение объективных психофизических методов изучения психических явлений. Это направление в значительной степени связано с именем *Чарльза Дарвина* (1809-1882 гг.) и открытый им эволюционный закон.

Дарвиновская революция в биологии привела к изменению многих традиционных научных дисциплин (сравнительная анатомия, морфология и систематика животных и др.) и способствовала появлению новых дисциплин. Эволюционное учение Чарльза Дарвина создало научные предпосылки для сравнительного изучения поведения животных и человека.

Научный подход в изучении поведения стал ориентироваться на объективные методы и принцип причинно-следственной связи (Э. Вебер, Т. Фехнер, В. Вундт). Однако доминирование взгляда на психику как на особое явление, не имеющее ничего общего с физиологическими процессами, препятствовало этому. Противоречия между научными фактами и умозрительными объяснениями привели к возникновению направлений:

- бихевиоризм
- ассоциативная психология
- гештальт-психологии

Один из основоположников бихевиоризма – американский психолог Э. Торндайк (1874-1949), который изучал поведение различных животных объективным путем.

Животное помещалось в ящик и могло выйти из него к пище или на свободу, выучившись открывать дверцу. Например, кошка помещается в ящик, из которого она может выбраться, открыв задвижку, она может проявить много видов поведения, некоторые из которых могут оказаться эффективными. Торндайк установил, что при многократном помещении кошки в ящик успешное поведение наступало все быстрее и быстрее, и это продолжалось до тех пор, пока оно не стало предельно простым и быстрым. Кошка решала свою задачу, как разумное человеческое существо, хотя, возможно, и не так быстро. Торндайк описал свои результаты, указав на то, что поведение кошки было «запечатлено» (*stamped in*), поскольку оно сопровождалось открытием двери.

Тот факт, что поведение запечатлевается или сопровождается определенными последствиями, Торндайк назвал «законом эффекта». В своих экспериментах он установил, что в рамках одной и той же ситуации определенное поведение протекает все более и более стабильно в отличие от других поведенческих проявлений. Фиксируя промежутки времени, которые требовались кошке для того, чтобы выбраться из ящика, он построил «кривую научения». Эта ранняя попытка описать поведенческий процесс количественно, аналогично описанию физических и биологических процессов, рассматривалась как важный шаг вперед. Он раскрыл процесс, который развертывался в течение длительного времени и который был доступен для наблюдения.

Однако кривые научения не описывают сущность запечатления. Критерий Торндайка – время, необходимое животному для того, чтобы

выбраться из клетки, – был связан с устранением других видов поведения, и его кривая зависела от ряда различных действий, которые могла выполнять кошка в определенном ящике.

Форма кривой также зависела от поведения, которое было «успешным», и от того, был ли это редкий или обычный способ поведения в данном ящике. Можно сказать, что кривая научения, построенная таким образом, отражает свойства ящика с задвижкой, а не поведение кошки. Это положение распространяется на многие другие устройства, разработанные для изучения научения: различные лабиринты, через которые белые крысы и другие животные учатся проходить, ящики выбора, в которых животные научаются различать свойства, стимулов, аппараты, посредством которых представляется последовательность стимулов, подлежащих усвоению при изучении памяти человека – все они порождают различные кривые научения.

В результате наблюдений Торндайк сформулировал три главных закона обучения – *пользы, эффекта и упражнения*. Суть этих законов в том, что полезные действия животного в силу их связи с приятным чувством закрепляются, а вредные, вызывающие неприятные чувства, исчезают. Полезные действия становятся тем прочнее, чем больше организм в них упражняется.

Торндайк обратил внимание на ассоциацию между *стимулом и реакцией* организма как основу поведения животного. Хотя Торндайк в своих объяснениях экспериментальных фактов пытался сослаться на нейрофизиологические представления о нервной системе как субстрате обучения, решение же проблемы сводилось, по существу, только к констатации того, что животные могут приобретать полезные навыки, закрепляющиеся в результате упражнения. Бихевиористы, проводя эксперименты, фокусировали внимание главным образом на внешних детерминантах (факторах, причинах) поведения и не исследовали мозговые процессы, возникающие в результате действия стимула, вследствие которых развивается ответная деятельность организма.

Возникновение *бихевиоризма* было прогрессивным явлением в истории психологии, нанесшим удар идеалистическим представлениям о психической деятельности. Это направление впервые показало, что ассоциация — связь не между идеями, а между стимулом и ответом организма. Однако отказ от изучения нервных механизмов поведения сильно сужал значение этого направления. Противоречие между результатами эксперимента и попытками их объяснить привело в 20-х гг. к разделению бихевиоризма на несколько ветвей. Так, одни считали, что вся психическая деятельность сводится к операциям, действиям (*Б. Скиннер*), а другие придавали исключительное значение мотивам, потребностям, побуждениям, стремлениям организма к цели

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

РАЗВИТИЕ И МОРФОЛОГИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Период индивидуального развития человека, онтогенез, делят на два периода: *пренатальный* (внутриутробный) и *постнатальный* (после рождения). Первый продолжается от момента зачатия и формирования зиготы до рождения; второй – от момента рождения и до смерти. Каждый из этих периодов делится на подпериоды, которые отличаются возникновением, развитием или изменением тех или иных структур организма.

Пренатальный период разделяют на:

- начальный период;
- зародышевый период;
- плодный период.

Начальный (предимплантационный) период у человека охватывает первую неделю развития (с момента оплодотворения до имплантации в слизистую оболочку матки).

Зародышевый (эмбриональный) период – от начала второй недели до конца восьмой недели (с момента имплантации до завершения закладки органов).

Плодный (фетальный) период начинается с девятой недели и длится до рождения. В это время происходит усиленный рост организма.

Постнатальный период онтогенеза делят на⁵:

- период новорожденности (от момента рождения до 10 дней);
- грудной возраст (от 10 дней до 1 года);
- раннее детство (от 1 года до 3 лет);
- первое детство (от 4 до 7 лет);
- второе детство (мальчики от 8 до 12 лет, девочки от 8 до 11 лет);
- подростки (мальчики от 13 до 16 лет, девочки от 12 до 15 лет);
- юношеский возраст (от 16 до 21 года);
- зрелый возраст (от 22 до 60 лет);
- пожилой возраст (от 61 до 74 лет);
- старческий возраст (от 75 и старше).

Рассмотрим основные этапы формирования структур нервной системы относительно начальных периодов онтогенеза. На предимплантационном периоде в течение 3-4 дней происходит активное деление зиготы, которая опускается в матку по трубке яйцевода. В результате этого деления образуется многоклеточный полый пузырек, который называется *бластула*. Стенка этого пузырька образована двумя видами клеток – мелкие клетки – образуют стенку пузырька (*трофобласт*), а крупные, их называют

⁵ - классификация Сапин М.Р., Сивоглазов В.И. 2002, С.12-14

бластомеры, образуют зачаток зародыша (*эмбриобласт*). На 6-7 день беременности бластула внедряется в слизистую оболочку матки – происходит имплантация и начинается зародышевый период.

Внутри бластулы развивается зачаток зародыша, эмбриобласт, который разделяется на две пластинки – наружную – эктодерму и внутреннюю – энтодерму. Из наружного слоя эмбриобласта эктодермы развивается нервная система. Процесс формирования нервной системы называется *нейруляция*, а зачаток нервной системы – нервная трубка или *нейрула*. Образование нервной трубки начинается у 18-ти дневного эмбриона с появления нервной пластинки, боковые края которой образуют возвышения – *нервные валики*. Между валиками образуется желоб, который в последствие станет полостью нервной трубки. К 21-у дню эмбрионального развития в 2-хслойном эмбриобласте появляется третий зародышевый листок – мезодерма, который дает начало спинной хорде, выше которой, развиваться нервная трубка. К 24-му дню нервные валики начинают смыкаться.

Передний отдел нервной трубки расширяется, начинают формироваться мозговые пузыри, остальная часть превращается в спинной мозг. По обе стороны нервных валиков обособливаются клетки ганглиозной пластинки. Из этих клеток, в последствие, образуются спинномозговые ганглии (узлы) и ганглии вегетативной нервной системы. У зародыша спинномозговые ганглии отчетливо видны уже на 6-8-й неделе развития (42-56 день).

В последствие нервная трубка делится на три слоя:

- внутренний слой – эпендимный;
- промежуточный слой – мантийный;
- наружный слой – краевая вуаль.

Эпендимный слой дает начало нейронам и глиоцитам центральной нервной системы. Часть нейронов эпендимы мигрирует на периферию, где формируют мантийный слой, а часть оставшихся клеток (спонгиобластов) развивается в клетки глии – эпендимоциты и астроциты. Эпендимоциты формируют внутреннюю стенку нервной трубки, в последствие – это центральный спинномозговой канал и стенка желудочков головного мозга. Мантийный слой образуется клетками мигрантами – это нейробласты, предшественники нейронов, не утративши способность к делению и астроциты, развивающиеся из астроцитобластов эпендимного слоя. Краевая вуаль не содержит клеток, она состоит из отростков клеток мантийного слоя и кровеносных сосудов.

Окончательное смыкание нервной трубки происходит в период 5-8 недели (35-56 день). В этот период идет активное развитие органов и тканей организма. Происходит закладка сердца, легких, усложняется строение нервной трубки, происходит закладка органов чувств. На 5-й неделе происходит закладка рук, на 6 неделе закладка ног. Размер эмбриона не превышает 8 см. На 6 неделе заметна закладка наружного уха, а в конце 6-7 недели заметны пальцы на руках и ногах. На 7-й неделе начинают

формироваться веки, благодаря чему появляется привычный контур глаз. На 8-й неделе развития заканчивается закладка органов и начинается плоднй период.

После деления нервной трубки на три слоя происходит закладка основных структур *спинного мозга*. На 5-6-й неделе развития в мантийном слое нервной трубки по всей длине образуются четыре колонки нервных клеток, из которых образуются рога спинного мозга. Две верхние колонки дают начало задним (чувствительным) рогам спинного мозга, а две нижние колонки – передним (двигательным) рогам спинного мозга. В связи с ростом зачатков рук и ног (5-6 неделя) на уровне шейных и поясничных сегментов образуются утолщения спинного мозга.

С появлением рогов серого вещества появляются и нервные волокна, прежде всего восходящие чувствительные волокна, связывающие задние рога с мозжечком и нисходящие двигательные волокна, связывающие кору с передними рогами спинного мозга. Эти волокна передают импульсы от рецепторов формирующейся опорно-двигательной системы в мозг и к мышечным волокнам эмбриона. Поэтому для внутриутробного развития эмбриона характерны спонтанные движения. Двигательная активность эмбриона не скоординирована и спонтанна, что говорит о поэтапном созревании рефлекторных дуг мышечных рефлексов.

В процессе созревания проводящих путей происходит их миелинизация. Для процесса миелинизации характерны две закономерности:

– первая: филогенетически более древние пути начинают миелинизацию раньше, чем молодые (например, волокна вестибулярного нерва);

– вторая: миелинизацию раньше начинают те проводящие пути, которые участвуют в реализации жизненно важных функций (например, волокна тройничного и блуждающего нерва, участвующие в акте глотания и сосательном рефлексе).

В постнатальном периоде спинной мозг новорожденного вполне дифференцированная структура, обеспечивающая необходимый уровень рефлекторной деятельности ребенка. Его масса составляет 3-4 грамма (у взрослого 30 г.) Рост спинного мозга продолжается приблизительно до 20 лет, его масса увеличивается примерно в 8 раз и достигает своих окончательных размеров к 5-6 годам.

Эмбриогенез головного мозга начинается с развития в передней части мозговой трубки двух первичных мозговых пузырей, возникающих в результате неравномерного роста стенок нервной трубки. Эти пузыри названы *архэнцефалон* и *дейтерэнцефалон*. В начале 4-й недели у зародыша из них формируются три мозговых пузыря:

- архэнцефалон, превращается в передний мозговой пузырь (*prosencephalon*),

- дейтерэнцефалон, делится на средний (*mesencephalon*) и
- ромбовидный (*rhombencephalon*) пузыри.

Производные архэнцефалона создают подкорковые структуры и кору больших полушарий мозга. В нижней части переднего мозга выпячиваются обонятельные лопасти (из них развиваются обонятельный эпителий носовой полости, обонятельные луковицы и тракты). Передний пузырь – *конечный мозг* – разделяется продольной щелью на два полушария. Полость также делится, образуя боковые желудочки. Мозговое вещество увеличивается неравномерно, и на поверхности полушарий образуются многочисленные складки – извилины, отделенные друг от друга более или менее глубокими бороздами и щелями. Каждое полушарие разделяется на четыре доли. Из мезэнхимы, окружающей мозг зародыша, развиваются оболочки мозга. Серое вещество головного мозга располагается на периферии, образует кору больших полушарий, а в основании полушарий формируются подкорковые ядра. Задняя часть переднего пузыря остается неразделенной и называется *промежуточным мозгом*. Функционально и морфологически он связан с органом зрения. Наибольшей толщины достигают боковые стенки промежуточного мозга, они преобразуются в зрительные бугры (таламус). В нижней области таламуса (гипоталамусе), образуется выпячивание – воронка, из нижнего конца которой развивается гипофиз.

Средний мозговой пузырь не разделяется, его стенки равномерно утолщаются, а полость превращается в узкий канал – Сильвиев водопровод, соединяющий III и IV желудочки. Из его верхней стенки развивается четверохолмие, а из нижней – ножки среднего мозга. На 6-й неделе эмбрионального развития передний и ромбовидный пузыри делятся каждый на два. Передний на конечный и промежуточный мозг, а ромбовидный мозг на задний и добавочный мозг. Из заднего мозга формируется мозжечок, добавочный мозг превращается в продолговатый мозг. Полость ромбовидного мозга превращается в IV желудочек, который сообщается с Сильвиевым водопроводом и с центральным каналом спинного мозга. Таким образом, к 2-му месяцу становятся хорошо выраженными 5-ть отделов головного мозга:

- продолговатый мозг,
- задний мозг,
- средний мозг,
- промежуточный мозг,
- конечный мозг.

С 3-го месяца внутри утробного развития наблюдается интенсивный рост коры мозжечка и больших полушарий (КБП) конечного мозга. К 5-му месяцу в КБП формируются клеточные слои, которые становятся различимы к 6-му месяцу. В это же время образуется филогенетически молодая кора (*neocortex*). К моменту рождения головной мозг новорожденного весит 300-400 г. Вскоре после рождения прекращается образование из нейробластов

новых нейронов, сами нейроны не делятся. К восьмому месяцу после рождения масса мозга удваивается, а к 4-5 годам утраивается. В этот период масса мозга растет за счет увеличения количества отростков нейронов и их миелинизации.

Согласно «нейронной доктрине», сформулированной испанским нейроанатомом Сантьяго Рамон-и-Кахалом, основной структурной и функциональной единицей нервной системы является нейрон. В нервной системе человека по разным оценкам насчитывают от 10^{11} до 10^{14} нейронов. Нейроны формирует *нервная ткань*, которая формирует центральную и периферическую нервную систему. Клетки образующие нервную ткань делятся на две группы – это нейроны и клетки глии (глиоциты).

Нейрон - это структурно-функциональная клеточная единица нервной системы, которая с помощью своих отростков осуществляет контакты с другими нейронами и участвует в образовании рефлекторных дуг.

Нейроны отличаются от других клеток организма следующими свойствами:

- способностью приходить в состояние возбуждения, т.е. реагировать на раздражение изменением обмена веществ и свойств клеточной мембраны,
- способность принимать сигнал от другой клетки;
- способностью проводить возбуждение (импульс) по нервным волокнам, и только в аксопетальном, т.е. от дендритов к аксону, направлении;
- генерировать нервное возбуждение;
- нейроны - высокоспециализированные клетки;
- в течение жизни нейроны не делятся;
- структуры нейрона могут регенерировать (например, аксон, или дендриты).

В зависимости от выполняемой функции в составе рефлекторной дуге различают:

- нейроны рецепторы (чувствительные, афферентные),
- вставочные (ассоциативные) нейроны,
- двигательные (эфферентные) нейроны.

Афферентные нейроны воспринимают импульс, эфферентные передают его на ткани рабочих органов, побуждая их к действию, а ассоциативные осуществляют связь между нейронами. Нейроны отличаются большим разнообразием форм и размеров. Диаметр тел клеток-зерен коры мозжечка 4-6 мкм, а гигантских пирамидных нейронов двигательной зоны коры большого мозга – 130-150 мкм.

По количеству отростков различают:

- униполярные нейроны, имеющие только аксон,
- биполярные, имеющие аксон и один дендрит (встречаются в органах чувств);

– псевдоуниполярный – от тела отходит один общий вырост – отросток, разделяющийся затем на дендрит и аксон (присутствуют в спинальных ганглиях);

– мультиполярные, имеющие аксон и много дендритов (большинство нейронов мультиполярные).

В нейроне выделяют перикарион (тело) и отростки. Перикарион состоит из клеточной оболочки (мембраны), ядра и цитоплазмы. Основная функция перикариона состоит в осуществлении обмена веществ. Перикарионы образуют серое вещество нервной ткани. Ядро занимает центральное положение, содержит мало хроматина, хорошо выраженное ядрышко. Из-за высокой активности метаболизма нейронов хроматин в их ядрах находится в деспирализованном (раскрученном) состоянии, в результате чего происходит непрерывное считывание генетической информации (транскрипция) и образование (трансляция) нейропептидов и белков.

Снаружи нейрон покрыт клеточной мембраной (нейролеммой), которая обеспечивает следующие функции:

- транспортная функция состоит в обеспечении транспорта ионов и биологически активных веществ (нейромедиаторов и гормонов);
- рецепторная функция состоит в восприятии внешних сигналов;
- обеспечивает проведение импульса вдоль нервного волокна.

Цитоплазматическая мембрана нейрона обладает способностью генерировать и проводить импульс, за счет встроенных в нее интегральных белков. Они работают как ионно-избирательные каналы – пропускают одни ионы и не позволяя проходить в клетку другим ионам. В результате на мембране формируется разность потенциалов, создающая возможность проведения нервного импульса.

Цитоплазма нейронов состоит из гиалоплазмы, органоидов и включений. Основные органоиды нейрона:

- эндоплазматическая сеть
- аппарат Гольджи
- митохондрии
- лизосомы
- элементы цитоскелета (микротрубочки, микрофиламенты и микрофибриллы)
- рибосомы и полисомы

Гранулярная эндоплазматическая сеть состоит из мембран с фиксированными в ней рибосомами, на которых осуществляется биосинтез первичной структуры белковых молекул. Комплекс таких мембран под световым микроскопом виден как особое зернистое вещество. При окрашивании оно принимает вид тигровой шкуры, поэтому его называют «тигроид» (или вещество Ниссля). Интенсивность окрашивания этой области отражает активность белково-синтетических процессов в клетке.

В качестве включений в нейронах встречаются липидные (жировые) капли, гранулы липофусцина и меланина.

Дендриты – это выпячивания перикариона. Они содержат те же органеллы, что и перикарион:

- гранулярная эндоплазматическая сеть,
- полисомы (скопления рибосом),
- митохондрии,
- нейротубулы (микротрубочек) и нейрофиламентов.

На поверхности дендритов характерно наличие тонких шипикообразных отростков длиной 2-3 мкм. За счет дендритов рецепторная поверхность нейрона увеличивается в 1000 и более раз.

Определение:

Аксон (или нейрит) – отросток, по которому импульс передается от тела клетки на орган эффектор.

Длина аксона может достигать 1 м (например, клеток блуждающего нерва). Аксон имеет нитевидную форму и является основой нервного волокна (осевым цилиндром). Аксон начинается в виде не покрытого дополнительной оболочкой участка, который называется аксональный холмик, который затем переходит в продолжение – *осевой цилиндр*. Аксональный холмик наиболее возбудимый участок аксона, является местом генерации нервных импульсов. Совокупность нескольких аксонов формирует нервное волокно, направленное к рабочему органу (эффектору).

Цитоплазма аксона (аксоплазма) содержит микротрубочки, нейрофиламенты, митохондрии, ЭПС, синаптические пузырьки, заполненные нейромедиаторами и плотные тельца. Перемещение аксоплазмы в нейронах идет со скоростью 1-5 мм/сутки, что способствует непрерывному обновлению структурных белков аксона.

Отростки нервных клеток, покрытые оболочками, называются нервными волокнами. По строению оболочки различают миелиновые (МВ) и безмиелиновые нервные волокна (БМВ). Оболочку нервных волокон в ЦНС образуют отростки олигодендроглиоцитов, а в периферической нервной системе – нейролеммоциты (Шванновские клетки). Миелиновая оболочка состоит из белково-липидного комплекса миелина (соотношение 4:1), основная часть липидов – это холестерол, фосфолипиды и цереброзиды. При образовании миелиновой оболочки ядро и цитоплазма шванновской клетки оттесняется на периферию, а ее плазмалемма двойным слоем как бы забинтовывает осевой цилиндр (количество слоев может достигать 100). Миелиновая оболочка поддерживается в цельном виде наружной оболочкой, которая представляется собой соединительнотканый футляр, который называется *неврилемма*. В целом нервное волокно покрывает

соединительнотканная оболочка – *эпиневрий*, а каждый нервный пучок волокна дополнительно покрыт *периневрием*. Миелиновые нервные волокна встречаются как в центральной, так и в периферической нервной системе. Безмиелиновые нервные волокна находятся преимущественно в составе вегетативной нервной системы.

Миелиновый слой содержит периодически встречающиеся узкие светлые линии – *насечки миелина*, (насечки Шмидта – Лантермана). Насечки представляют собой узкие полоски, пересекающие в косом направлении миелиновую оболочку, образующиеся в результате спирального наслаивания мембраны миелина. Через определенные интервалы (1-2 мм) видны участки волокна, лишенные миелинового слоя, – *узловатые перехваты*, или *перехваты Ранвье*. Отсутствие миелинового слоя в области узловых перехватов объясняется тем, что в этом участке волокна кончается один нейролеммоцит и начинается другой.

В зависимости от скорости проведения возбуждения, длительности фаз потенциала действия и диаметра у теплокровных животных и человека выделяют три основные группы нервных волокон:

- группа А – двигательные или чувствительные волокна до 22 мкм в диаметре, скорость проведения нервного импульса до 120 м/с;

- группа В – преимущественно преганглионарные волокна вегетативной нервной системы, диаметром до 3,5 мкм, и скоростью проведения нервного импульса 18 м/с;

- группа С – преимущественно постганглионарные волокна вегетативной нервной системы, диаметром до 2 мкм, и скоростью проведения нервного импульса 3 м/с.

С утолщением скорость распространения импульса увеличивается и всегда выше в МВ. Тонкие волокна, бедные миелином, и безмиелиновые волокна проводят нервный импульс со скоростью 1-2 м/с, тогда как толстые миелиновые – со скоростью 5-120 м/с. Волна деполяризации в БМВ проходит по всей аксолеммме, не прерываясь, а в МВ возникает только в области перехвата.

Нейроны – высокоспециализированные клетки, существующие и функционирующие в строго определенной среде. Такую среду им обеспечивает нейроглия. Нейроглия выполняет следующие функции:

- опорную,
- трофическую,
- разграничительную,
- поддержание постоянства среды вокруг нейронов,
- защитную,
- секреторную.

Различают глию центральной и периферической нервной системы. Клетки глии центральной нервной системы делятся на:

- макроглию (глиоциты),
- микроглию.

К макроглии относятся:

- эпендимоциты,
- астроциты,
- олигодендроглиоциты.

Эпендимоциты выстилают желудочки головного мозга и центральный канал спинного мозга. Большинство эпендимоцитов имеют подвижные реснички, вызывающие ток цереброспинальной жидкости. Эпендимный эпителий сосудистых сплетений желудочков мозга продуцирует цереброспинальную жидкость.

Астроциты – клетки отростчатой формы. Они выполняют в основном опорную и разграничительную функции. Астроциты накапливают и передают вещества от капилляров к нейронам, захватывают избыток экстрацеллюлярного калия и других веществ, таких как нейромедиаторы, из экстрацеллюлярного пространства после интенсивной нейрональной активности.

Олигодендроциты (*oligodendrocyte*) имеют мелкие ядра и немногочисленные отростки. Олигодендроглиоциты присутствуют как в сером, так и в белом веществе. В сером веществе они локализуются вблизи перикарионов. В белом веществе их отростки образуют миелиновый слой в нервных волокнах.

Микроглия представляет собой фагоцитирующие клетки, происходящие из стволовой кроветворной клетки. Ее функция – защита от инфекции и повреждения и удаление продуктов разрушения нервной ткани. Клетки микроглии имеют короткие отростки с ответвлениями, что придает клеткам «колючий» вид.

Глия периферической нервной системы (периферическая нейроглия) включает нейролеммоциты (Шванновские клетки) и глиоциты ганглиев (мантийные глиоциты).

Нейролеммоциты формируют оболочки отростков нервных клеток в нервных волокнах периферической нервной системы. Глиоциты ганглиев окружают тела нейронов в нервных узлах и участвуют в обмене веществ нейронов.

Дендриты и аксоны нейронов имеют разветвляющиеся выросты, у дендритов это *шипики*, а у аксонов – *телодендроны*. Шипики имеют длину 2-3 мкм, они служат местом контакта аксона с дендритом. Дендриты и их выпячивания образуют дендритическую зону, представляющую главное рецепторное поле, обеспечивающее прием сигналов. Телодендроны являются концевым аппаратом, благодаря которым осуществляется передача сигнала от клетки к клетке. В качестве принимающей сигнал клетки может быть

нервная, мышечная или секреторная клетка. Поэтому различают 3 группы нервных окончаний:

- эффекторы;
- рецепторы;
- межнейронные синапсы.

Эффекторы – это окончания аксонов нервных клеток, которые передают сигнал на мышечные или секреторные клетки рабочего органа. Двигательные окончания в поперечнополосатых мышцах называются *нервно-мышечными окончаниями*. Они представляют собой окончания аксонов нейронов мотонейронов передних рогов спинного мозга или моторных ядер головного мозга. Нервно-мышечное окончание состоит из концевого ветвления осевого цилиндра нервного волокна и специализированного участка мышечного волокна. Миелиновое нервное волокно, подойдя к мышечному волокну, теряет миелиновый слой и погружается в него. Сходное строение имеют секреторные нервные окончания. Они представляют собой концевые утолщения терминалей или утолщения по ходу нервного волокна, содержащие пресинаптические холинергические пузырьки.

Рецепторные нервные окончания рассеяны по всему организму, они воспринимают различные раздражения из внешней или внутренней среды. Сам рецептор представляет собой терминальное ветвление *дендрита* чувствительной (рецепторной) клетки. Выделяют две большие группы рецепторов – экстерорецепторы и интерорецепторы. К экстерорецепторам (внешним) относятся слуховые, зрительные, обонятельные, вкусовые и осязательные рецепторы. К интерорецепторам (внутренним) относятся висцерорецепторы (сигнализирующие о состоянии внутренних органов) и вестибулопроприорецепторы (рецепторы опорно-двигательного аппарата).

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НЕРВНЫХ КЛЕТОК

Огромное число нейронов объединяют межклеточные контакты, которые в конце XIX века выдающийся физиолог Чарльз Шеррингтон назвал синапс. **Синапс – это структура, обеспечивающая передачу возбуждающих или тормозящих влияний между двумя возбудимыми клетками.** Синапсы обеспечивают непрерывность передачи информации в нервной системе, они *опосредуют* передачу сигнала от окончания аксона к эффекторной клетке – нейрону, мышечному волокну или секреторной клетке. Синапсы обеспечивают передачу возбуждающих или тормозящих влияний между нейронами. В возбуждающих синапсах осуществляется перенос нервного импульса от одной клетки другой, а в тормозных синапсах полученный клеткой импульс препятствует ее возбуждению. Следовательно, главная функция синапса состоит в *модуляции* сигнала. Передача сигналов от клетки к клетке может осуществляться либо путем прямого прохождения потенциалов действия (в электрических синапсах), либо с помощью специальных молекул – нейромедиаторов (в химических синапсах). Поэтому все синапсы делятся на электрические и химические. Оба способа синаптической передачи имеются в нервной системе низших и высших животных, но у высших позвоночных преобладает химический способ передачи информации. В зависимости от характера сигнала синапсы могут быть возбуждающими и тормозными.

Химический синапс является структурой нервного окончания аксона, его диаметр не более 1 мкм. Один нейрон получает такие контакты, как правило, от нескольких тысяч (3 – 10 тыс.) других нейронов. Каждый синапс надежно закрыт специальными клетками глии. Химические синапсы передают нервный импульс на другую клетку с помощью специальных биологически активных веществ – нейромедиаторов, находящихся в синаптических пузырьках.

Обязательными структурами синапса являются:

- пресинаптическое окончание ПСО – т.е. обособленный участок мембрана нервной клетки, передающий импульс. В этой области локализованы кальциевые каналы, способствующие слиянию синаптических пузырьков с пресинаптической мембраной и выделению медиатора в синаптическую щель.

- синаптическая щель – пространство междупре- и постсинаптической мембранами имеет ширину 20-30 нм в химическом синапсе и около 2 нм в электрическом синапсе. Синаптическая щель химического синапса имеет ширину 20-50 нм, в ней содержится межклеточная жидкость и

мукополисахаридное вещество в виде мостиков, которые обеспечивают пре- и постсинаптической мембранами.

- постсинаптическая мембрана ПСМ – это участок плазмолеммы клетки, снабженной рецепторными зонами для восприятия соответствующего нейромедиатора.

Пресинаптическое окончание образуется по ходу разветвления аксона. Главным структурным элементом пресинаптического окончания являются синаптические пузырьки, рибосомы, митохондрии и нейрофиламенты. Форма и содержимое синаптических пузырьков связана с функцией синапса. Они бывают округлые прозрачные диаметром 30-50 нм и темные пузырьки диаметром 50-90 нм. Каждый пузырек содержит от 1000 до 10 000 молекул химического вещества, участвующего в передаче нервного сигнала. Мелкие пузырьки, как правило, в качестве медиатора, заполнены молекулами ацетилхолина (холинергические синапсы), крупные пузырьки содержат медиатор норадреналин (адренергические синапсы). Для синтеза медиатора нужны ферменты, которые образуются на рибосомах в теле нейрона. Энергетическое обеспечение процесса синаптической передачи обеспечивают митохондрии, а ЭПР, где накапливаются ионы кальция, вместе с нейрофиламентами участвуют во внутриклеточном передвижении пресинаптических пузырьков к мембране. Пресинаптическая мембрана обеспечивает выброс медиатора в синаптическую щель посредством экзоцитоза.

В работе химических синапсов можно выделить несколько важных особенностей проведения возбуждения:

1. Одностороннее проведение возбуждения – в направлении от пресинаптического окончания в сторону постсинаптической мембраны. Эта особенность связана с тем, что медиатор выделяется из пресинаптического окончания, а взаимодействующие с ним рецепторы находятся только на постсинаптической мембране.

2. Замедленное проведение сигнала, которое составляет 0,2-0,5 мс. Возникновение задержки сигнала можно объяснить временем, за которое происходит выделение медиатора за пределы пресинаптической мембраны и его диффузия к постсинаптической мембране.

3. Низкая лабильность, т.е. пониженная в 5-6 раз частота передачи нервных импульсов в секунду в сравнении с передачей импульса по аксону. Главной причиной низкой лабильности синапса является также можно объяснить временем, которое требуется потратить на выделение медиатора за пределы пресинаптической мембраны и его диффузия к постсинаптической мембране.

4. Проводимость химических синапсов сильно изменяется под влиянием биологически активных веществ (лекарственных препаратов, блокаторов и стимуляторов).

Электрические, или электротонические, синапсы в нервной системе мле-

копитающих встречаются относительно редко. В области таких синапсов цитоплазмы соседних нейронов связаны щелевидными соединениями, обеспечивающими прохождение ионов из одной клетки в другую, а, следовательно, электрическое взаимодействие этих клеток. Электрические синапсы имеют синаптическую щель, которая на порядок меньше чем у химических синапсов. Они проводят сигнал в обе стороны без синаптической задержки. Передачу сигнала в таком синапсе не блокирует недостаток кальция, они малочувствительны к фармакологическим препаратам, ядам, практически не утомляемы, как и все нервное волокно. Контактующие мембраны нейронов связаны друг с другом полуканалами белковой природы, они называются коннексоны (*connection* - связь). Участки коннексонов имеют очень низкое удельное сопротивление, благодаря чему обеспечивается высокая электрическая проводимость.

Электрические синапсы представлены в ретикулярной формации головного мозга, ядре тройничного нерва, вестибулярном ядре и оливах продолговатого мозга. Функциональная роль электрических синапсов состоит в осуществлении срочной передачи сигналов, обеспечивающей синхронизацию электрической активности группы нейронов, например группы мотонейронов во время прыжковых движений лягушки или плавательных движений рыбы.

История открытия механизма передачи сигнала в синапсах связана с открытием явления внесердечной регуляции деятельности сердца, которая осуществляется со стороны вегетативной нервной системы (ВНС). В ВНС выделяют симпатическую и парасимпатическую часть⁶. Симпатическая часть ВНС оказывает возбуждающее действие на сердце. При ее раздражении мы наблюдаем учащение сердцебиения, усиление кровотока, повышение кислородного обмена в миокарде и т.д. Симпатическое влияние на сердце получило название *положительный хронотропный эффект*. Парасимпатическая часть ВНС оказывает обратное действие, вызывая урежение ЧСС, т.е. вызывает *отрицательный хронотропный эффект*. Явление отрицательного хронотропного эффекта было открыто в 1845 году братьями Вебер. Они установили, что длительное и непрерывное раздражение парасимпатических ветвей блуждающего нерва вызывает урежение сокращения сердца вплоть до его полной остановки. Симпатическое влияние на сердце было описано в 1867 году братьями Цион, которые показали, что раздражение нервных волокон в нижних шейных и верхних грудных сегментах спинного мозга вызывает учащение сердцебиения – *положительный хронотропный эффект*.

Механизм обоих явлений был раскрыт в первой трети XX века в работах австрийского физиолога Отто Леви⁷, который в 1921 году установил, что при

⁶ - вегетативной нервной системе будет посвящена отдельная лекция

⁷ - Нобелевская премия 1936 года по физиологии и медицине за открытие роли ацетилхолина в передаче нервных импульсов

раздражении симпатического нерва изолированного сердца лягушки выделяется вещество, которое способно стимулировать сердечную деятельность у другой лягушки. При раздражении сердечной ветви блуждающего нерва образуется вещество, тормозящее работу сердца. Впоследствии было показано, что вещество, вызывающее отрицательный хронотропный эффект расщепляется ферментом ацетилхолинэстеразой и идентично ацетилхолину. *Ацетилхолин* оказывает свое действие на волокна проводящей системы сердца и миокард через *M₂-холинорецепторы*, вызывая снижение частоты сердечных сокращений. Механизм реализации этих влияний основывается на том, что под действием ацетилхолина увеличивается проницаемость постсинаптической мембраны проводящих волокон для ионов калия и снижается их проницаемость для ионов кальция. Происходит усиление выхода ионов калия из клеток и снижение входа ионов кальция. Это ведет к гиперполяризации мембран и снижению возбудимости клеток проводящей системы сердца, в результате чего сердце замедляет свою работу.

В случае положительного хронотропного эффекта действует другой медиатор – *норадреналин*, который активировывает *β-адренорецепторы* увеличивающие проницаемости постсинаптической мембраны клеток проводящей системы сердца для ионов натрия и кальция, а также ускоряет метаболизм и образования АТФ при возрастании расщепления гликогена сердечных волокон. Увеличение проницаемости для ионов натрия ведет к деполяризации ПСМ клеток проводящей системы сердца и возбуждению мышечных клеток сердца.

Установленные Отто Леви факты послужили основой для создания теории химической передачи нервного возбуждения. Согласно теории, когда медиатор вступает в контакт с рецепторами ПСМ синаптического аппарата, изменяется *ионная проницаемость* постсинаптической мембраны. Изменение проницаемости вызывает изменение электрохимического потенциала:

- увеличение градиента концентрации приводит к гиперполяризации ПСМ и торможению нервных клеток;
- уменьшение градиента ведет к развитию деполяризации ПСМ и возбуждению нервной клетки.

Медиатор, освобождающийся из ПСО под влиянием входящих нервных импульсов, взаимодействует со специфическим белком-рецептором ПСМ и образует с ним временное комплексное соединение. Например, белок, с которым взаимодействует ацетилхолин, называется холинорецептор, адреналин или норадреналин – адренорецептор.

Действие на холин- и адренорецепторы можно воспроизвести в эксперименте с фармакологическими препаратами, способными их заменять. Так, никотин вызывает эффект подобный эффекту ацетилхолина на ПСМ принимающего сигнал нейрона, а токсин мухомора – мускарин – действует

на ПСМ клетки рабочего органа (т.е. участвует в передаче импульса в самом исполнительном органе).

Взаимодействуя с холинорецепторами ацетилхолин, или заменяющие его вещества изменяет проницаемость ПСМ. При возбуждающем эффекте ацетилхолина ионы натрия проникают внутрь клетки, приводя к деполяризации ПСМ, которая достигнув определенной величины, генерирует потенциал действия.

Вещества, оказывающие на эффекторный орган действие, аналогичное действию того или иного медиатора называются миметиками, а вещества ослабляющие действие медиатора – литики. Н-холинолитик тубакурарин представляет собой алкалоид, блокирующий нервные импульсы, управляющие мускулатурой.

Одним из важных тормозных медиаторов является ГАМК. Известно два типа ГАМК-рецепторов на ПСМ: ГАМК-А (открывает каналы для ионов хлора) и ГАМК-Б (открывает в зависимости от типа клетки каналы для K^+ или Ca^{2+}). На рисунке 4 показана схема ГАМК-рецептора. Интересно, что в его состав входит бензодиазипиновый рецептор, наличием которого объясняют действие так называемых малых (дневных) транквилизаторов (седуксена, тазепама и др.).

Из антагонистов ГАМК хорошо известен бикакулин. Он хорошо проходит через гематоэнцефалический барьер, оказывает сильное воздействие на организм даже в малых дозах, вызывая конвульсии и смерть. ГАМК обнаруживается в ряде нейронов мозжечка (в клетках Пуркинье, клетках Гольджи, корзинчатых клетках), гиппокампа (в корзинчатых клетках), в обонятельной луковице и черной субстанции.

Другим известным тормозным медиатором является глицин. Глицинергические нейроны находятся главным образом в спинном и продолговатом мозге. Считают, что эти клетки выполняют роль тормозных вставочных нейронов.

РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Филогенез – это процесс исторического развития живой природы и отдельных групп составляющих ее организмов. Научной основой представлений о филогенезе является созданное Чарльзом Дарвином эволюционное учение. Рассматривая филогенез нервной системы в частности нужно выделить несколько этапов:

1-й – образование сетевидной (диффузной) нервной системы

2-й – образование узловой (ганглионарной) нервной системы

3-й – образование трубчатой нервной системы

Следует отметить, что развитие нервной системы шло в направлении от примитивных животных форм с преимущественно гуморальным способом регуляции – одноклеточные организмы, в направлении нервного способа регуляции – многоклеточные организмы. По мере развития нервной системы нервная регуляция все больше подчиняла себе гуморальную регуляцию, так что образовалась единая нейрогуморальная система регуляции живой системы.

Сетевидная (диффузная) нервная система характерна для типа кишечнополостных, к которым относятся представители класса гидроидных полипов, например стебельчатая гидра (*Hydra oligactis*). В такой нервной системе отростки нервных клеток сообщаются между собой, образуют сплетение, которое связывает каждую нервную клетку. Все нервные клетки гидры находятся на наружной поверхности и слабо защищены. Диффузное распределение не позволяет нейронам образовывать группы, поэтому у гидроидных отсутствуют нервные центры. Однако даже отсутствие нервных центров позволяет гидре реагировать на изменения внешней среды и вырабатывать примитивные рефлексy. При раздражении любой точки тела возбуждение разливается по всей поверхности тела животного, и гидра сжимается в комок.

Узловая нервная система появляется на следующем этапе эволюции нервной системы у плоских червей. Она образована крупным мозговым ганглием и отходящими от него стволами, соединенными между собой волокнами. Такая система имеет ортогональную форму, поэтому получила название ортогональной нервной системы. Возникновение сегментарного строения все тела привело к появлению нервных ганглиев (узлов) в каждом сегменте. Каждый узел соединяется в продольном и поперечном направлении.

Благодаря такому распределению нервных клеток, возбуждение, возникающее в какой либо точке тела, не разливается по всему телу животного, а распространяется вначале в границах сегмента, а затем по продольным волокнам поступает к мозговым ганглиям головного сегмента. В

результате постоянного соприкосновения головного сегмента с объектами окружающего мира здесь развиваются органы чувств, в результате чего ганглии головных сегментов развиваются сильнее остальных ганглиев тела и в последующем становятся прообразом будущего головного мозга.

Развитие трубчатой нервной системы стало новым этапом эволюции нервной системы, который связан с происхождением хордовых животных. Отличительными особенностями хордовых является:

- билатеральная симметрия,
- хорда или позвоночник,
- центральная нервная система с полостью внутри.

Трубчатое строение нервной системы впервые в эволюции появляется у ланцетника. Это рыбообразные морские животные, очень примитивного строения. Ланцетник был впервые описан в 1774 г. крупным зоологом Палласом, принявшим его за моллюска и назвавшим его «ланцетовидным слизнем» (*Limax lanceolatum*), а в 1834 году Александр Онуфриевич Ковалевский, изучив зародышевое развитие ланцетника, доказал его близость к позвоночным животным. А.О. Ковалевский доказал, что упругий тяж, проходящий через все тело ланцетника, принимаемый учеными за остаток раковины и сохраняющийся на протяжении всей жизни животного – хорда. Хорда – это спинная струна, эластичная несегментированная скелетная ось у хордовых животных.

Нервная трубка ланцетника является результатом смыкания краев парных сегментарных ганглиев, и также как у беспозвоночных животных имеет сегментарное (метамерное) строение. У ланцетника еще нет деления нервной трубки на головной и спинной мозг, однако головной отдел несколько расширен и называется мозговым пузырем. Пустота нервной трубки называется невроцель, также несколько расширена и образует желудочек. Повреждение этой области ведет к нарушению координации движения. Вдоль нервной трубки располагаются особые нейроны – клетки Роде, дендриты этих клеток образуют синапсы с чувствительными волокнами спинного корешка, а аксоны связаны между собой. Эти клетки распространяют возбуждение по всей нервной трубке. С каждой стороны от нервной трубки отходят по два корешка – спинной и брюшной, они не соединяются в единый нерв.

Спинной корешок смешанный, в нем есть и двигательные и чувствительные волокна. Чувствительные волокна образуют сплетения в коже, а двигательные иннервируют мускулатуру внутренних органов. У ланцетника отсутствуют чувствительные ганглии, т.е. первые нейроны любой рефлекторной дуги. Брюшной корешок является двигательным, от него отходят волокна к мышечным клеткам.

Развитие мозга, прежде всего, связывают с развитием органов чувств. Органы чувств ланцетника развиты слабо, что связано с малоподвижным образом жизни. Настоящих глаз у этого животного нет, но имеются

светочувствительные глазки Гессе, они расположены по краям невроцеля. Кроме того, у ланцетника есть примитивный орган обоняния ямка Келликера.

Дальнейшая эволюция нервной системы связана с усовершенствованием рецепторного вооружения и более активным поведением животных. Эти явления вызвали обособление переднего конца тела в виде головы, а процесс получил название цефализация.

На первом этапе развития головной мозг состоял из трех отделов (низшие рыбы):

- заднего мозга,
- среднего мозга,
- переднего мозга.

Развитие заднего мозга рыб происходит под влиянием рецепторов акустики и вестибулярного аппарата, имеющих ведущее значение для ориентации в водной среде. В дальнейшем происходит обособление из заднего мозга продолговатого мозга, который, по сути, является переходным отделом между спинным и головным мозгом. Продолговатый мозг принимает на себя функции регуляции жизненно важных процессов, здесь расположены центры дыхания, кровообращения. Собственно задний мозг разделяется на мост и мозжечок.

Развитие среднего мозга связывают с развитием зрительной анализаторной системы. Выход животных на сушу усилил значение обонятельной системы, в результате чего получил развитие передний мозг. В задачи обонятельной системы входило восприятие сигналов опасности или добычи. В результате чего каждый из отделов мозга получил некоторую свою специализацию. В дальнейшем передний мозг разрастался и дифференцировался на промежуточный и конечный. Кроме того, происходило как бы передвижение функций к головному концу. Эволюция поступательно решала задачи автономной регуляции внутренних функций организма животного, подчиняя их высшим структурам мозга.

Таким образом, совершенствование анализаторов и объединение всех функций регуляции внутренней среды организма привело к тому, что головной мозг стал главным органом управления всем поведением животного.

Завершающим этапом стало развитие коры, которая возникла у позвоночных животных при переходе от водного к наземному образу жизни. Впервые кора появляется у амфибий и рептилий. В дальнейшем кора головного мозга решает главные задачи выживания и поэтому принимает на себя функцию подчинения всех нижележащих центров (подкорковых центров) – происходит кортиколизация функций организма.

Период индивидуального развития человека, онтогенез, делят на два периода: пренатальный (внутриутробный) и постнатальный (после рождения). Первый продолжается от момента зачатия и формирования зиготы до рождения; второй – от момента рождения и до смерти. Каждый из

этих периодов делится на подпериоды, которые отличаются возникновением, развитием или изменением тех или иных структур организма.

Пренатальный период разделяют на:

- начальный период,
- зародышевый период,
- плодный период.

Начальный (предимплантационный) период у человека охватывает первую неделю развития (с момента оплодотворения до имплантации в слизистую оболочку матки).

Зародышевый (эмбриональный) период – от начала второй недели до конца восьмой недели (с момента имплантации до завершения закладки органов).

Плодный (фетальный) период начинается с девятой недели и длится до рождения. В это время происходит усиленный рост организма.

Постнатальный период онтогенеза делят на[1]:

- период новорожденности (от момента рождения до 10 дней);
- грудной возраст (от 10 дней до 1 года);
- раннее детство (от 1 года до 3 лет);
- первое детство (от 4 до 7 лет);
- второе детство (мальчики от 8 до 12 лет
девочки от 8 до 11 лет);
- подростки (мальчики от 13 до 16 лет;
девочки от 12 до 15 лет);
- юношеский возраст (от 16 до 21 года);
- зрелый возраст (от 22 до 60 лет);
- пожилой возраст (от 61 до 74 лет);
- старческий возраст (от 75 и старше).

Рассмотрим основные этапы формирования структур нервной системы относительно начальных периодов онтогенеза.

На начальном, предимплантационном периоде в течение 3-4 дней происходит активное деление зиготы, которая опускается в матку по трубке яйцевода. В результате этого деления образуется многоклеточный полый пузырек, который называется бластула. Стенка этого пузырька образована двумя видами клеток – мелкие клетки – образуют стенку пузырька (трофобласт), а крупные, их называют бластомеры, образуют зачаток зародыша (эмбриобласт). На 6-7 день беременности бластула внедряется в слизистую оболочку матки – происходит имплантация и начинается зародышевый период.

Внутри бластулы зачаток зародыша, будем называть его эмбриобласт, разделяется на две пластинки – наружная – эктодерма, внутренняя – энтодерма. Из наружного слоя эмбриобласта эктодермы развивается нервная система. Процесс формирования нервной системы называется нейруляция, а зачаток нервной системы – нервная трубка или нейрула.

На третьей недели эмбрионального развития в двухслойном эмбриобласте появляется третий зародышевый листок – мезодерма, который дает начало спинной хорде, выше которой, начинает развиваться нервная трубка. Образование нервной трубки начинается у 18-ти дневного эмбриона с появления нервной пластинки, боковые края которой образуют возвышения – нервные валики. Между валиками образуется желоб, который в последствие станет полостью нервной трубки. К 24-му дню нервные валики начинают смыкаться. Передний отдел нервной трубки расширяется, начинают формироваться мозговые пузыри, остальная часть превращается в спинной мозг.

По обе стороны нервных валиков обособливаются клетки ганглиозной пластинки. Из этих клеток, в последствие, образуются спинномозговые ганглии (узлы) и ганглии вегетативной нервной системы. У зародыша спинномозговые ганглии отчетливо видны уже на 6-8-й неделе развития. Из ганглиозной пластинки нейроны мигрируют в ганглии симпатического ствола, к стенке кишечной трубки и мозговому слою надпочечников.

Нервная трубка делится на три слоя:

- внутренний слой – эпендимный (эпендимоглия);
- промежуточный слой – мантийный;
- наружный слой – краевая вуаль.

Эпендимный слой дает начало нейронам и глиоцитам центральной нервной системы. Часть нейронов эпендимы мигрирует на периферию, где формируют мантийный слой, а часть оставшихся клеток (спонгиобластов) развивается в клетки глии – эпендимоциты и астроциты. Эпендимоциты формируют внутреннюю стенку нервной трубки, в последствие – это центральный спинномозговой канал и стенка желудочков головного мозга. Мантийный слой образуется клетками мигрантами – это нейробласты, предшественники нейронов, не утративши способность к делению и астроциты, развивающиеся из астроцитобластов эпендимного слоя. Краевая вуаль не содержит клеток, она состоит из отростков клеток мантийного слоя и кровеносных сосудов.

Окончательное смыкание нервной трубки происходит в период 5-8 недели (35-56 день). В этот период идет активное развитие органов и тканей организма. Происходит закладка сердца, легких, усложняется строение нервной трубки, происходит закладка органов чувств. На 5-й неделе происходит закладка рук, на 6 неделе закладка ног. Размер эмбриона не превышает 8 см. На 6 неделе заметна закладка наружного уха, а в конце 6-7 недели заметны пальцы на руках и ногах. На 7-й неделе начинают формироваться веки, благодаря чему появляется привычный контур глаз. На 8-й неделе развития заканчивается закладка органов и начинается плодный период.

После деления нервной трубки на три слоя происходит закладка основных структур спинного мозга. На 5-6-й неделе развития в мантийном слое нервной трубки по всей длине образуются четыре колонки нервных клеток, из которых образуются рога спинного мозга. Две верхние колонки дают начало задним (чувствительным) рогам спинного мозга, а две нижние колонки – передним (двигательным) рогам спинного мозга. В связи с ростом зачатков рук и ног (5-6 неделя) на уровне шейных и поясничных сегментов образуются утолщения спинного мозга.

С появлением рогов серого вещества появляются и нервные волокна, прежде всего это восходящие чувствительные волокна, связывающие задние рога с мозжечком и нисходящие двигательные волокна, связывающие кору с передними рогами спинного мозга. Эти волокна передают импульсы от рецепторов формирующейся опорно-двигательной системы в мозг и к мышечным волокнам эмбриона. Поэтому для внутри утробного развития эмбриона характерны спонтанные движения. Двигательная активность эмбриона не скоординирована и спонтанна, что говорит о поэтапном созревании рефлекторных дуг мышечных рефлексов.

В процессе созревания проводящих путей происходит их миелинизация. Для процесса миелинизации характерны две закономерности:

– первая: филогенетически более древние пути начинают миелинизацию раньше, чем молодые (например, волокна вестибулярного нерва);

– вторая: миелинизацию раньше начинают те проводящие пути, которые участвуют в реализации жизненно важных функций (например, волокна тройничного и блуждающего нерва, участвующие в акте глотания и сосательном рефлексе).

В постнатальном периоде спинной мозг новорожденного вполне дифференцированная структура, обеспечивающая необходимый уровень рефлекторной деятельности ребенка. Его масса составляет 3-4 грамма (у взрослого 30 г.) Рост спинного мозга продолжается приблизительно до 20 лет, его масса увеличивается примерно в 8 раз и достигает своих окончательных размеров к 5-6 годам.

Эмбриогенез головного мозга начинается с развития в передней части мозговой трубки двух первичных мозговых пузырей, возникающих в результате неравномерного роста стенок нервной трубки. Эти пузыри названы архэнцефалон и дейтерэнцефалон. В начале 4-й недели у зародыша формируются три мозговых пузыря. Архэнцефалон превращается в передний мозговой пузырь (prosencephalon), а дейтерэнцефалон делится на средний (mesencephalon) и ромбовидный (rhombencephalon) пузыри.

Производные архэнцефалона создают подкорковые структуры и кору. В нижней части переднего мозга выпячиваются обонятельные лопасти (из них развиваются обонятельный эпителий носовой полости, обонятельные луковицы и тракты). Передний пузырь – конечный мозг – разделяется продольной щелью на два полушария. Полость также делится, образуя

боковые желудочки. Мозговое вещество увеличивается неравномерно, и на поверхности полушарий образуются многочисленные складки – извилины, отделенные друг от друга более или менее глубокими бороздами и щелями. Каждое полушарие разделяется на четыре доли. Из мезенхимы, окружающей мозг зародыша, развиваются оболочки мозга. Серое вещество головного мозга располагается на периферии, образует кору больших полушарий, а в основании полушарий формируются подкорковые ядра. Задняя часть переднего пузыря остается неразделенной и называется промежуточным мозгом. Функционально и морфологически он связан с органом зрения. Наибольшей толщины достигают боковые стенки промежуточного мозга, которые преобразуются в зрительные бугры, или таламус. В нижней области которого, она называется гипоталамус, образуется выпячивание – воронка, из нижнего конца которой развивается задняя доля гипофиза – нейрогипофиз.

Средний мозговой пузырь не разделяется, его стенки равномерно утолщаются, а полость превращается в узкий канал – Сильвиев водопровод, соединяющий III и IV желудочки. Из его верхней стенки развивается четверохолмие, а из нижней – ножки среднего мозга.

На 6-й неделе эмбрионального развития передний и ромбовидный пузыри делятся каждый на два. Передний на конечный и промежуточный мозг, а ромбовидный мозг на задний и добавочный мозг. Из заднего мозга формируется мозжечок, добавочный мозг превращается в продолговатый мозг. Полость ромбовидного мозга превращается в IV желудочек, который сообщается с Сильвиевым водопроводом и с центральным каналом спинного мозга.

Таким образом, к 2-му месяцу выражены пять отделов головного мозга:

- продолговатый мозг,
- задний мозг,
- средний мозг,
- промежуточный мозг,
- конечный мозг.

Начиная с 3-го месяца внутриутробного развития интенсивный рост коры мозжечка и больших полушарий конечного мозга. С 5-го месяца в коре больших полушарий формируются клеточные слои, которые становятся различимы к 6-му месяцу. В это же время образуется филогенетически молодая кора (neocortex). К концу периода внутриутробного развития К моменту рождения головной мозг новорожденного весит 300-400 г. Вскоре после рождения прекращается образование из нейробластов новых нейронов, сами нейроны не делятся. Однако уже к восьмому месяцу после рождения масса мозга удваивается, а к 4-5 годам утраивается. Масса мозга растет в основном за счет увеличения количества отростков и их миелинизации.

ФИЗИОЛОГИЯ СПИННОГО МОЗГА

Спинальный мозг (*medulla spinalis*) представляет собой длинный, цилиндрической формы, уплощенный спереди назад тяж, располагается в позвоночном канале. Вверху переходит в продолговатый мозг, внизу оканчивается заостренным мозговым конусом. Верхушка мозгового конуса спинного мозга продолжается в тонкую концевую (терминальную) нить. Длина спинного мозга у взрослого человека в среднем 43 см (у мужчин – 45 см, у женщин – 41-42 см), масса – около 34-38 г, что составляет примерно 2 % от массы головного мозга.

В шейном и пояснично-крестцовом отделах спинной мозг имеет два утолщения – шейное и пояснично-крестцовое утолщение. Образование утолщений объясняется тем, что из шейного и пояснично-крестцового отделов спинного мозга осуществляется иннервация верхних и нижних конечностей. В этих отделах в спинном мозге имеется больше, чем в других отделах, количество нервных клеток и волокон.

Внешнее строение спинного мозга рассматривают относительно передней и задней поверхности. На передней поверхности спинного мозга видна передняя срединная щель, которая глубоко вдается в ткань спинного мозга. На задней поверхности задняя срединная борозда. Они являются границами, разделяющими спинной мозг на две симметричные половины. В сторону от передней щели отходит передняя латеральная борозда. Она служит местом выхода передних (двигательных) корешков спинномозговых нервов и границей на поверхности спинного мозга между передним и боковым канатиками. На задней поверхности спинного мозга находится задняя латеральная борозда – место проникновения в спинной мозг задних (чувствительных) корешков спинномозговых нервов. Эта борозда служит границей между боковым и задним канатиками.

Передний корешок состоит из отростков двигательных (моторных) нервных клеток, расположенных в переднем роге серого вещества спинного мозга. Задний корешок чувствительный, представлен совокупностью проникающих в спинной мозг центральных отростков нейронов, тела которых образуют спинно-мозговой узел (*ganglion spinale*), лежащий вне спинного мозга у места соединения заднего корешка с передним. На всем протяжении спинного мозга с каждой его стороны отходит 31 - 33 пары корешков. Передний и задний корешки соединяются и образуют спинномозговой нерв (*nervus spinalis*).

Спинальный мозг состоит из нервных клеток и волокон серого вещества, имеющего на поперечном срезе вид буквы Н или бабочки с расправленными крыльями. На периферии от серого вещества находится белое вещество образованное только нервными волокнами. В сером веществе спинного мозга

имеется центральный канал. Он является остатком полости нервной трубки, содержит спинномозговую, или цереброспинальную, жидкость. Верхний конец канала сообщается с IV желудочком головного мозга, а нижний, несколько расширяясь, образует слепо заканчивающийся концевой желудочек (желудочек Краузе). Стенки центрального канала спинного мозга выстланы эпендимой, вокруг которой находится центральное студенистое (серое) вещество. Эпендима представляет собой плотный слой клетки нейроглии, выполняющих разграничительную и опорную функции. На поверхности, обращенной в полость центрального канала, имеются многочисленные реснички, которые способствуют току спинномозговой жидкости в канале. Внутри мозговой ткани от эпендимоцитов отходят длинные разветвляющиеся отростки, выполняющие опорную функцию.

Серое вещество (*substantia grisea*) на протяжении спинного мозга справа и слева от центрального канала образует симметричные серые столбы. В каждом столбе серого вещества различают переднюю его часть – передний столб, и заднюю часть – задний столб. На уровне нижнего шейного, всех грудных и двух верхних поясничных сегментов спинного мозга серое вещество с каждой стороны образует боковое выпячивание – боковой столб. В других отделах спинного мозга (выше VIII шейного и ниже II поясничного сегментов) боковые столбы отсутствуют.

На поперечном срезе спинного мозга столбы серого вещества с каждой стороны имеют вид рогов. Выделяют более широкий передний рог, и узкий задний рог. Боковой рог соответствует боковому промежуточному (вегетативному) столбу серого вещества спинного мозга. В передних рогах расположены крупные нервные корешковые клетки — двигательные (эфферентные) нейроны. Задние рога спинного мозга представлены преимущественно мелкими клетками. Серое вещество задних рогов спинного мозга неоднородно. Кпереди выделяется студенистое вещество (*substantia gelatinosa*), состоящее из мелких нервных клеток. Отростки нервных клеток студенистого вещества осуществляют связь с соседними сегментами и представлены главным образом глиальными клетками. Клетки всех ядер задних рогов серого вещества – это вставочные нейроны. Нейриты, отходящие от нервных клеток задних рогов, направляются в белом веществе спинного мозга к головному мозгу.

Промежуточная зона серого вещества спинного мозга расположена между передним и задним рогами. Здесь на протяжении от VIII шейного до II поясничного сегмента имеется выступ серого вещества – боковой рог. В медиальной части основания бокового рога находится грудное ядро (*nucleus thoracicus*), состоящее из крупных нервных клеток. Это ядро тянется вдоль всего заднего столба серого вещества в виде клеточного тяжа (ядро Кларка).

В боковых рогах находятся центры симпатической части вегетативной нервной системы в виде нескольких групп мелких нервных клеток, объединенных в латеральное промежуточное (серое) вещество и

центральное промеж-уточное (серое) вещество, отростки клеток которого участвуют в образовании спинно-мозжечкового пути. На уровне шейных сегментов спинного мозга между передним и задним рогами, а на уровне верхних -грудных сегментов – между боковыми и задним рогами в белом веществе расположена ретикулярная формация.

Совокупность отростков нервных клеток серого вещества формирует в канатиках спинного мозга три системы пучков (или проводящих путей) спинного мозга:

- 1) короткие пучки ассоциативных волокон, связывающие сегменты спинного мозга, расположенные на различных уровнях;
- 2) восходящие (афферентные, чувствительные) пучки, направляющиеся к центрам большого мозга и мозжечка;
- 3) нисходящие (эфферентные, двигательные) пучки, идущие от головного мозга к клеткам передних рогов спинного мозга.

В белом веществе передних канатиков находятся преимущественно нисходящие проводящие пути, в боковых канатиках – и восходящие, и нисходящие проводящие пути, в задних канатиках располагаются восходящие проводящие пути.

Передний канатик

1. Передний корково-спинномозговой (пирамидный) путь двигательный, содержит отростки гигантских пирамидных клеток. Проводящий путь передает импульсы двигательных реакций от коры полушарий большого мозга к передним рогам спинного мозга.

2. Ретикулярно-спинномозговой путь проводит импульсы от ретикулярной формации головного мозга к двигательным ядрам передних рогов спинного мозга. Он располагается в центральной части переднего канатика.

3. Передний спинно-таламический путь находится несколько впереди от ретикулярно-спинномозгового пути. Проводит импульсы тактильной чувствительности (осязание и давление).

4. Покрышечно-спинномозговой путь связывает подкорковые центры зрения (верхние холмики крыши среднего мозга) и слуха (нижние холмики) с двигательными ядрами передних рогов спинного мозга. Наличие такого тракта позволяет осуществлять рефлекторные защитные движения при зрительных и слуховых раздражениях.

5. Преддверно-спинномозговой путь расположен на границе переднего канатика с боковым. Волокна этого пути идут от вестибулярных ядер VIII пары черепных нервов, расположенных в продолговатом мозге, к двигательным клеткам передних рогов спинного мозга.

Боковой канатик спинного мозга содержит следующие проводящие пути.

Восходящие пути.

1. Задний спинно-мозжечковый путь (пучок Флексига) проводит импульсы проприоцептивной чувствительности.

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

3. Латеральный спинно-таламический путь располагается в передних отделах бокового канатика и проводит импульсы болевой и температурной чувствительности.

Нисходящие пути.

К нисходящим системам волокон бокового канатика относятся латеральный корково-спинномозговой (пирамидный) и красное ядро-спинномозговой (экстрапирамидный) проводящие пути.

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

5. Красное ядро-спинномозговой путь является проводником импульсов автоматического (подсознательного) управления движениями и тонусом скелетных мышц и идет к передним рогам спинного мозга.

Задний канатик на уровне шейных и верхних грудных сегментов спинного мозга задней промежуточной бороздой делится на два пучка. Медиальный непосредственно прилежит к задней продольной борозде — это тонкий пучок (пучок Голля). Латеральный его составляет клиновидный пучок (пучок Бурдаха), примыкающий с медиальной стороны к заднему рогу.

Тонкий пучок состоит из более длинных проводников, идущих от нижних отделов туловища и нижних конечностей к продолговатому мозгу. Тонкий и клиновидный пучки — это пучки проприоцептивной чувствительности (суставно-мышечное чувство), которые несут в кору полушарий большого мозга информацию о положении тела и его частей в пространстве.

Нервный сегмент — это поперечный отрезок спинного мозга и связанных с ним правого и левого спинномозговых нервов. Другими словами это участок спинного мозга, соответствующий двум парам спинномозговых корешков (два передних и два задних). В спинном мозге выделяют 31–33 сегмента:

8 шейных,

12 грудных,
5 поясничных,
5 крестцовых,
1-3 копчиковых сегмента.

Каждому сегменту спинного мозга соответствует определенный участок тела, получающий иннервацию от данного сегмента. Обозначают сегменты начальными буквами, указывающими на область (часть) спинного мозга, и цифрами, соответствующими порядковому номеру сегмента:

- шейные сегменты (segmenta cervicalia) – CI–CVIII,
- грудные сегменты (segmenta thoracica) – ThI–ThXII,
- поясничные сегменты (segmenta lumbalia) – LI–LV,
- крестцовые сегменты (segmenta sacralia) – SI–SV,
- копчиковые сегменты (segmenta coccygeal) – CoI–CoIII.

Протяженность спинного мозга значительно меньше длины позвоночного столба, поэтому порядковый номер какого-либо сегмента спинного мозга не соответствует порядковому номеру позвонка. Каждый спинномозговой нерв начинается двумя корешками, из которых один выходит из области передней борозды (двигательный корешок), а другой – из задней борозды (чувствительный корешок). Пучки корешков, выходя их мозга, направляются к межпозвоночным отверстиям. Здесь задний корешок образует вздутие – спинномозговой ганглий, а затем соединяется с передним корешком в один смешанный нерв.

Смешанный нерв делится на 4 ветви:

- спинную
- брюшную
- соединительную
- оболочечную

Спинная ветвь направляется к спинной стороне тела и иннервирует глубокие мышцы спины и соответствующие участки кожи.

Брюшная ветвь (более толстая) расположена спереди, она иннервирует мышцы и кожу брюшной и боковых поверхностей тела, а также конечности.

Соединительнотканная ветвь связывает спинной мозг с симпатическими узлами (ганглиями) от I грудного до II поясничного нерва.

Тонкая оболочечная ветвь возвращается к мозгу через межпозвоночное отверстие и иннервирует оболочки спинного мозга и стенку позвоночного канала.

Подходя к иннервируемым органам, эти ветви разветвляются и заканчиваются терминальными волокнами в воспринимающих – рецепторных, или рабочих – эффекторных органах. Таким образом, каждый

спинномозговой нерв является смешанным, поскольку в его состав входит и чувствительное и двигательное волокно.

Спинальный мозг покрыт тремя оболочками:

- наружной – твердой,
- средней – паутинной
- внутренней – сосудистой.

Твердая оболочка спинного мозга состоит из плотной, волокнистой соединительной ткани, которая начинается от краев затылочного отверстия в виде мешка, спускается до уровня 2-го крестцового позвонка, а затем идет в составе конечной нити, образуя наружный слой, до уровня 2-го копчикового позвонка.

Паутинная оболочка спинного мозга представляет собой тонкий и прозрачный, бессосудистый, соединительнотканый листок, расположенный под твердой мозговой оболочкой.

Сосудистая оболочка спинного мозга плотно прилегает к веществу спинного мозга. Она состоит из рыхлой соединительной ткани, богатой кровеносными сосудами, которые снабжают кровью спинной мозг.

Между оболочками спинного мозга имеются три пространства:

- над твердой оболочкой – эпидуральное пространство;
- под твердой оболочкой – субдуральное пространство;
- подпаутинное.

Эпидуральное пространство находится между твердой мозговой оболочкой и надкостницей позвоночного канала. Оно заполнено жировой клетчаткой, лимфатическими сосудами и венозными сплетениями, которые собирают венозную кровь от спинного мозга, его оболочек и позвоночного столба. Субдуральное пространство представляет собой узкую щель между твердой оболочкой и паутинной. Подпаутинное пространство, расположенное между паутинной и мягкой оболочками, заполнено спинномозговой жидкостью. В области затылочного отверстия оно сообщается с подпаутинными пространствами головного мозга, чем обеспечивается циркуляция спинномозговой жидкости. Книзу подпаутинное пространство расширяется, окружая конский хвост.

Вверху спинной мозг соединен с головным мозгом, а внизу конечная нить его срастается с надкостницей копчиковых позвонков. Для фиксации спинного мозга имеют значение образования эпидурального пространства (жировая клетчатка, венозные сплетения), выполняющие роль эластической прокладки, и спинномозговая жидкость, в которую погружен спинной мозг.

ФИЗИОЛОГИЯ СТВОЛА ГОЛОВНОГО МОЗГА

Продолжением спинного мозга является продолговатый мозг, длиной 25 мм, который имеет форму луковицы (bulbus). Поэтому часто его называют бульбарной частью мозгового ствола. Внутри продолговатого мозга находится полость, которая является полостью центрального канала, расширяясь, он превращается в полость IV мозгового желудочка. Четвертый мозговой желудочек является общей полостью для продолговатого и заднего мозга.

Внешнее строение продолговатого мозга принято рассматривать относительно его передней (вентральной) и задней (дорсальной) поверхностей. На передней поверхности хорошо видны передняя срединная щель и расположенные около нее крутые валики – пирамиды. В нижних отделах продолговатого мозга на передней поверхности виден частичный перекрест пирамид. В сторону от пирамид находится передняя латеральная борозда. Из нее выходят корешки подъязычного нерва (XII пара). К борозде примыкает овальное возвышение – олива, в толще которой находится одноименное ядро. За ней находится позаоливная борозда, из которой выходят волокна языкоглоточного (IX пара), блуждающего (X пара) и добавочного (XI пара) нервов.

На задней поверхности продолговатого мозга находятся продолжения тонкого и клиновидного проводящих пучков. На поверхности оба пучка несколько расширяются и образуют утолщения. Каждое утолщение образовано скоплением нервных клеток (ядрами), в которых заканчиваются эти проводящие пути. Расширения утолщений проводящих пучков называют булавой. На задней поверхности проходит задняя срединная борозда, которая разделяет ядра тонкого пучка. В стороны от нее расположена задняя промежуточная борозда, отделяющая тонкое и клиновидное ядро, и задняя латеральная борозда. У верхнего конца задней латеральной борозды расположено утолщение полукруглой формы, которое называется нижней мозжечковой ножкой или веревчатое тело (BNA).

Внутреннее строение продолговатого мозга принято рассматривать относительно расположения нервных центров – скопления клеточных ядер и направления проводящих путей. Рассмотрим распределение нервных центров на поперечном срезе продолговатого мозга.

Продолговатого мозга включает ядра нескольких черепно-мозговых нервов, структуры ретикулярной формации, в которых расположены центры дыхания и кровообращения (9). В продолговатом мозге находится:

- ядро подъязычного нерва (1);
- дорсальное (заднее) ядро блуждающего нерва (2);

- ядро одиночного пути (3);
- ядра вестибулярной части преддверно-улиткового нерва (4);
- двойное ядро (5);
- нижнее слюноотделительное ядро (6);
- ядра олив (7).

Оливное ядро имеет вид извитой (зубчатой) пластинки серого вещества, изогнутой в виде подковы. Оливные ядра связаны с зубчатыми ядрами мозжечка и являются промежуточными ядрами равновесия. Они достигают наибольшей выраженности у человека в связи с вертикальным положением тела. Кроме того

В слуховых оливах происходит сравнение величины слуховых сигналов, приходящих в правое и левое ухо, и выбирается направление на источник звука.

Среди проводящих путей продолговатого мозга следует выделить:

- корково-спинномозговой (пирамидальный) путь (8);
- спинно-мозжечковый путь (10);
- медиальная петля.

Медиальная петля (*lemniscus medialis*) проходит вдоль средней линии продолговатого мозга. Ее образуют чувствительные (восходящие) волокна заднего, бокового и переднего канатиков спинного мозга (волокна тонко-го, клиновидного ядра, а также волокна спиноталамических пучков).

В сторону от медиальной петли, от оливных ядер находится латеральная (слуховая) петля, (*lemniscus lateralis*). Обе петли имеют восходящее направление, медиальная петля направляется к ядрам таламуса, обеспечивая восходящий проприоцептивный путь, латеральная петля обеспечивает восходящий слуховой путь, направленный к нижним бугоркам четверохолмия среднего мозга.

Задний мозг условно разделяют на две части – вентральную (нижнюю) и дорсальную (верхнюю). Нижней частью заднего мозга, является мост, а верхней – мозжечок. Мост, внешне похож на валик, идущий поперек мозгового ствола. Основную часть моста составляют волокна проводящих путей, которые идут в восходящем и нисходящем направлении. От собственных ядер моста в поперечном направлении идут волокна, которые соединяют его с корой и собственными ядрами мозжечка. В восходящем направлении через мост заднего мозга идут латеральная (слуховая) и медиальная петля. В нисходящем направлении через мост заднего мозга проходят волокна экстрапирамидальной системы (ЭПС):

- покрышечно-спинномозговой;
- краснойдерно-спинномозговой путь.

Эти нервные волокна обеспечивают связь мотонейронов подкорковых структур (мозжечка, базальных ядер и ствола мозга) головного мозга со

всеми отделами нервной системы. ЭПС осуществляет регуляцию произвольных компонентов моторики – мышечного тонуса, координации движений, позы.

Внутри серое вещество представлено передними и задними улитковыми ядрами (VIII), которые участвуют в проведении слуховых импульсов. Тремя чувствительными ядрами тройничного нерва (V), ниже которых расположено ядро отводящего нерва (VI пара) и ядра лицевого нерва (VII пара). Здесь же находятся некоторые ядра ретикулярной формации.

Мозжечок, cerebellum, является сложной интегративной структурой, которая обеспечивает двигательные и вегетативные реакции, связанные с координацией произвольных и произвольных движений, поддержании равновесия и регуляции мышечного тонуса. В составе мозжечка выделяют три структуры, отличающиеся как выполняемой функцией, так и эволюцией структур мозжечка.

Прежде всего – это древний мозжечок, который состоит из клочка, узелка и нижней части червя. Эти структуры связаны с вестибулярной системой, поэтому называются вестибулярный мозжечок. Старый мозжечок включает верхнюю часть червя пирамиду и язычок. Эти структуры принимают информацию от проприорецепторов, которые передают импульсы по волокнам восходящих спинно-мозжечковых путей. Новый мозжечок – состоит из двух полушарий, получает информацию по лобно-мосто-мозжечковому пути, зрительных и слуховых систем.

Основную массу мозжечка занимает белое вещество, которое участвует в образовании трех пар ножек:

- нижние ножки соединяют мозжечок с продолговатым мозгом;
- средние ножки состоят из волокон, соединяющих собственные ядра моста с корой мозжечка;
- верхние ножки включают входящие (афферентные) и выходящие (эфферентные) волокна, из которых – входящий передний спинномозжечковый путь, а выходящий – путь от зубчатого ядра к красному ядру среднего мозга и ядрам таламуса промежуточного мозга. Внутренние волокна мозжечка соединяют части его коры.

Серое вещество мозжечка представлено собственными ядрами и корой. Собственные ядра расположены в толще белого вещества мозжечка, к ним относят:

- зубчатое ядро,
- пробковидное ядро,
- шаровидное ядро,
- ядро шатра.

Поверхность коры мозжечка изрезана поперечными бороздами, которые разделяют их на щели и узкие листки мозжечка. Крупные и глубокие борозды отделяют дольки коры. Кора имеет сложное клеточное строение (т.е. цитоархитектонику), в ней выделяют три слоя нервных клеток, которые

отличаются внешним строением и выполняемой функцией. В состав коры мозжечка входит около 10% всех нейронов ЦНС. Все нейроны коры можно разделить на эфферентные – клетки среднего слоя коры – клетки Пуркинье, и афферентные – клетки верхнего молекулярного и нижнего гранулярного слоя коры.

Следует отметить, что эфферентные клетки по характеру действия являются тормозящими, при их возбуждении выделяется тормозной медиатор ГАМК. Основным эфферентным направлением этого слоя коры являются собственные ядра мозжечка, откуда информация распределяется к красному ядру среднего мозга или моторной коре больших полушарий, а далее по системе пирамидальных и экстарпирамидальных путей к мышцам.

Клетки верхнего и нижнего слоя коры мозжечка принимают информацию от мышечных, кожных, зрительных и слуховых рецепторов, а также от моторной и ассоциативной коры больших полушарий. В образовании нервных волокон от рецепторов кожи и мышц участвуют так называемые «лазающие волокна», которые начинаются в нижних оливах продолговатого мозга. Нижние оливы принимают восходящие спинно-мозжечковые пути.

Филогенетическое развитие среднего мозга обусловлено развитием зрительного и слухового анализатора. В этом отделе мозга произошло начальное формирование центров зрения и слуха, которые после развития переднего мозга, стали занимать подчиненное положение. Кроме того, с развитием у высших млекопитающих и человека переднего мозга средний мозг стал выполнять функцию транзиторную функцию, через него проходя пути, связывающие кору большого мозга со структурами ствола и спинным мозгом. Расположение среднего мозга рассматривают относительно его полости, которой служит водопровод мозга. Сильвиев водопровод – это канал, соединяющий полость III-го желудочка с IV-м. Полость является остатком первичной полости мозгового пузыря. Относительно водопровода сверху расположена крыша среднего мозга – пластинка четверохолмия, снизу ножки мозга.

Крыша среднего мозга, или пластинка четверо-холмия, на верхней поверхности имеет четыре возвышения – парные верхние и нижние холмики, разделенные крестообразной бороздой. Латерально каждый холмик продолжается в тяж, называемый ручкой холмика. Ручки верхних холмиков соединяют их с латеральными коленчатыми телами, а ручки нижних холмиков соединяются с медиальными коленчатыми телами метаталамуса промежуточного мозга. Расположенное в верхних холмиках и латеральных коленчатых телах серое вещество участвует в реализации зрительных функций, а серое вещество нижних холмиков и медиальных коленчатых тел является подкорковым центром слуха. Нижние холмики соединяются с верхними, и от них начинается нисходящий покрывочно-спинномозговой

(тектоспинальный) путь. В ядре нижнего холмика и медиальных коленчатых телах заканчиваются волокна латеральной (слуховой) петли. Четверохолмия можно рассматривать как рефлекторные центры для различного рода движений, возникающих под влиянием зрительных и слуховых раздражений.

Нижняя часть среднего мозга представлена ножками, которые внешне похожи на вертикальные столбы. На них как бы опирается весь головной мозг. Основание ножек среднего мозга целиком состоит из белого вещества, где проходят нисходящие проводящие пути. Углубление между правой и левой ножкой называется межножковая ямка. Дно этой ямки служит местом проникновения кровеносных сосудов и называется задним продырявленным веществом. С медиальной стороны на ножках видна борозда, в которой проходит глазодвигательный нерв.

Ножки среднего мозга разделяет мощный слой черного вещества, substantia nigra, который делит их на покрышку, (tegmentum) и основание. Черное вещество состоит из нейронов с высоким содержанием пигмента меланина, который придает темную окраску этим клеткам. Черное вещество является составной частью экстрапирамидной системы. Оно играет важную роль в регуляции моторной функции, тонуса мышц, участвует в реализации многих вегетативных функций: дыхании, сердечной деятельности, тонусе кровеносных сосудов. В черном веществе выделяют две части – компактный и сетчатый слой. Обе части связаны с нервными центрами переднего мозга (базальными ганглиями). В сетчатой части чёрного вещества выявлено большое количество нейронов, содержащих ГАМК, в компактной части – дофамин.

Чёрная субстанция имеет решающее значение в развитии многих заболеваний. В чёрной субстанции расположены тела нейронов, аксоны которых, составляющие нигростриарный путь, который соединяет черное вещество с полосатым телом (стриатумом) переднего мозга. Нигростриарный путь – это один из трёх основных дофаминергических путей мозга, который участвует в инициации двигательной активности. Именно он является тем местом в мозге, поражение которого приводит к формированию синдрома паркинсонизма.

Нигростриарный путь является самым мощным в дофаминергической системе мозга. Аксонами его нейронов выделяется около 80% мозгового дофамина. Дофамин играет роль стимулирующего медиатора, который способствует повышению двигательной активности, уменьшает двигательную заторможенность, снижает гипертонус мышц. При болезни Паркинсона в чёрной субстанции происходит потеря дофаминергических нейронов, что приводит к снижению активности данного нервного пути.

С угнетением дофаминергической передачи в нигростриарной системе при использовании антипсихотических средств (нейролептиков) связывают развитие экстрапирамидных побочных эффектов: паркинсонизма, дистонии (повышение тонуса мышц), акатизии (невозможность долго оставаться без

движения), дискинезии (непроизвольные движения – гримасы, отрывистые и размашистые движения), хореоподобные движения («пляска святого Вита) и др.

Выше черного вещества расположена покрывка среднего мозга. В покрывке серое вещество находится самое крупное ядро среднего мозга, которое называется красное ядро (*nucleus ruber*). Оно расположено непосредственно над черным веществом и также относится к экстрапирамидной системе. От этого ядра начинается красноядерно-спинномозговой (руброспинальный) путь, проводящий импульсы рефлекторных движений. Белое вещество покрывки представлено мощной медиальной петлей, *lemniscus medialis*[1], которая располагается над черным веществом. Дорсальнее размещается латеральная петля, *lemniscus lateralis*. Она заканчивается на подкорковых центрах слуха (ядра нижних холмиков).

Серое вещество среднего мозга занимает центральное положение, большая часть находится в области сильвиева водопровода. На уровне верхних холмиков четверохолмия находится ядро глазодвигательного нерва и парасимпатическое добавочное ядро глазодвигательного нерва (III пара). Выше этого ядра находится промежуточное ядро. На уровне нижних холмиков находится парное ядро IV пара – блокового нерва.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ФУНКЦИЙ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

Конечный мозг образован двумя полушариями, которые разделяет глубокая продольная щель, а соединяет толстая горизонтальная пластинка – мозолистое тело, образованное нервными волокнами, идущими от одного полушария к другому.

В состав каждого полушария входят плащ, обонятельный мозг и базальные ганглии (узлы основания). Развитие этой области мозга филогенетически связано с обонятельным рецептором (обонятельным мозгом), который в последствие становится органом управления поведением животного. В нем возникают центры инстинктивного поведения, основанного на видовых безусловных реакциях, а также центры индивидуального поведения.

Клеточную организацию коры больших полушарий называют цитоархитектоникой. Цитоархитектоническая организация больших полушарий имеют сложное строение. Серое вещество полушарий (тела нервных клеток) образуют две анатомические формы – кору и ядра. Серое вещество коры – это тонкий клеточный слой, покрывающий всю поверхность полушария.

Кора больших полушарий представляет собой слой толщиной 3-5 мм. Большая часть коры залегает в глубине борозд и не видна снаружи. Общее число нейронов оценивается в 10-15 млрд. клеток.

В коре больших полушарий можно выделить шесть клеточных слоев:

- молекулярный слой,
- наружный зернистый,
- пирамидальный слой,
- внутренний зернистый,
- ганглиозный слой,
- полиморфный слой.

Молекулярный слой образуют мелкие ассоциативные клетки, веретеновидной формы, аксоны которых идут параллельно поверхности коры.

Наружный зернистый слой образуют звездчатые клетки с длинными аксонами и дендритами, погруженными в молекулярный слой.

Пирамидальный слой образуют клетки пирамидальной формы с дендритами, которые идут в молекулярный слой, а аксоны уходят вниз, образуя волокно белого вещества конечного мозга.

Внутренний зернистый слой образуют мелкие звездчатые клетки, аксоны которых идут вверх и вниз, образуя ассоциативные и проекционные пути, переходящие в белое вещество головного мозга

Ганглиозный слой образуют крупные пирамидальные клетки (клетки Беца), аксоны которых образуют кортикоспинальные пути спинного мозга и оканчиваются в мотонейронах спинного мозга

Полиморфный слой образуют звездчатые клетки, аксоны которых образуя ассоциативные и проекционные пути, переходящие в белое вещество головного мозга.

Клетки различных слоев коры объединены в «модули», являющиеся структурно-функциональными единицами коры. Это группа нейронов из 100 – 1000 клеток, которые обрабатывают определенные сигналы.

Полушария конечного мозга имеют сложный рельеф, который образуют глубокие щели, борозды и расположенные между валикообразные возвышения – извилины.

На поверхности коры выделяют три типа борозд:

1-й тип – глубокие, всегда присутствующие, с постоянной локализацией, разделяющие доли полушарий;

2-й тип – постоянные, менее глубокие, переменные по форме и топографии, разделяющие извилины;

3-й тип – мелкие, короткие, непостоянные, располагаются в пределах извилин, изменяющие их конфигурацию.

Каждое полушарие имеет три полюса:

- лобный полюс,
- латеральный (височный) полюс,
- затылочный полюс.

Щели делят полушария на доли, различают:

- лобную долю,
- теменную долю,
- затылочную долю,
- височную долю,
- островковую долю (находится на дне латеральной борозды).

На полушариях выделяют три поверхности:

- верхняя латеральная поверхность;
- медиальная поверхность;
- нижняя поверхность.

На верхней латеральной поверхности лобную долю от теменной отделяет центральная или Роландова борозда (1). Височную долю от теменной и лобной отделяет латеральная или Сильвиева (2). Теменную и затылочную доли разделяет теменно-затылочная борозда.

На верхней латеральной поверхности в лобной доле различают:

- 1) предцентральную борозду (3),
- 2) предцентральную извилину (4),
- 3) верхнюю лобную борозду (5),
- 4) нижнюю лобную борозду (6),

- 5) верхнюю лобную извилину (7),
- 6) среднюю лобную извилину (8),
- 7) нижнюю лобную извилину (9).

На верхней латеральной поверхности в теменной доле различают:

- 1) постцентральную борозду (10),
- 2) постцентральную извилину (11),
- 3) горизонтальную внутритеменную борозду (12),
- 4) верхнюю теменную дольку (13),
- 5) нижнюю теменную дольку (14).

На верхней латеральной поверхности в височной доле различают:

- 1) верхнюю височную борозду (15),
- 2) нижнюю височную борозду (16),
- 3) верхнюю височную извилину (17),
- 4) среднюю височную извилину (18),
- 5) нижнюю височную извилину (19).

На верхней латеральной поверхности в затылочной доле лучше других выражена поперечная затылочная борозда.

В образовании медиальной поверхности принимают участие все доли, кроме островковой. Центральное положение на медиальной поверхности занимает белое вещество конечного мозга, которое называется мозолистое тело. Над мозолистым телом находится борозда мозолистого тела (1), которая продолжается в гиппокампальную борозду (2). Выше борозды мозолистого тела лежит поясная борозда (3). Между бороздой мозолистого тела и поясной бороздой лежит поясная извилина (4). На медиальной поверхности хорошо выражена теменно-затылочная борозда (5), верхняя лобная извилина (6), предклинье (7), клин (8), шпорная борозда (9), язычная извилина (10), медиальная затылочно-височная извилина (11), латеральная затылочно-височная извилина (12), парагиппокампальная извилина (13).

На нижней поверхности расположены:

- 1) обонятельная луковица (1),
- 2) обонятельный тракт и обонятельный треугольник (2),
- 3) обонятельная борозда (3),
- 4) прямая извилина (4),
- 5) глазничные борозды (5),
- 6) глазничные извилины (6),
- 7) нижняя височная извилина (7)

ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Периферическая часть нервной системы включает в себя две части, куда входят черепно-мозговые и спинномозговые нервы.

Черепно-мозговые нервы. В отличие от спинномозговых нервов, которые являются смешанными, черепные нервы делятся на:

- чувствительные (I, II, VIII),
- двигательные (III, IV, VI, XI, XII),
- смешанные (V, VII, IX, X).

Некоторые нервы (III, VII, IX, X) содержат парасимпатические волокна, идущие к гладким мышцам, сосудам, железам.

Чувстви-тельные нервы рассматриваются вместе с их проводящими путя-ми, по ходу следования возбуждения, в центростремительном направлении (от периферии – к центру), двигательные и смешанные нервы – наоборот, в центробежном направлении (от ядер голов-ного мозга – к периферии).

I пара – обонятельный нерв (чувствительный). Нерв со-стоит из обонятельных нитей (15-20), которые образуют обоня-тельные клетки слизистой оболочки носа (первые ней-роны обонятельного пути). Обонятельные нити входят в полость черепа и подходят к обоня-тельной луковице, где расположены вторые нейроны обонятельно-го пути. Отростки этих клеток проходят по обонятельному тракту в обонятельный треугольник, а затем через поясную извилину – к парагиппокампальной извилине и заканчиваются в ее крючке (корковый конец обонятельного анализатора).

II пара – зрительный нерв (чувствительный). Зрительный нерв начинается от светочувствительных клеток сетчатой оболочки глазного яблока, которые образуют волокна зрительного нерва. Зрительные нервы частично перекрещиваются и идут по зри-тельному тракту в подкорковые зрительные центры, расположен-ные в верхних холмиках крыши среднего мозга, наружных колен-чатых телах и подушке таламуса. От подкорковых центров зрения волокна направляются в затылочную долю, в корковый конец зрительного анализатора, который расположен по краям шпорной борозды.

III пара – глазодвигательный нерв (двигательный), содержит парасимпатические волокна. Ядро нерва лежит в покрывке ножек среднего мозга. Нерв выходит из мозга в межножковой ямке, входит в глазницу через верхнюю глазничную щель и иннер-вирует следующие мышцы глазного яблока: верхнюю, нижнюю, внутреннюю прямые, нижнюю косую мышцы глаза и мышцу поднимающую веко, участвует в глазодвигательных рефlekсах.

Добавочное (парасимпатическое ядро) иннервирует сфинктер зрачка и ресничную мышцу, осуществляет рефлексы сужения зрачка и аккомодацию глаза.

IV пара – блоковой нерв (двигательный), ядро нерва лежит в покрышке ножек среднего мозга, рядом с ядром глазодвигательного нерва. Блоковой нерв выходит из мозга под нижними холмиками крыши среднего мозга, через верхнюю глазничную щель входит в полость глазницы, где иннервирует верхнюю косую мышцу глазного яблока. Осуществляет поворот глазного яблока вниз и наружу.

V пара – тройничный нерв (смешанный), имеет чувствительное и двигательное ядро.

Двигательное ядро расположено в мосту, иннервирует жевательную мускулатуру и вызывает движение нижней челюсти вверх, вниз, в сторону и вперед.

Чувствительное ядро получает тактильную, температурную, висцеральную, проприоцептивную, болевую импульсацию от кожи, слизистых оболочек органов лица и головы. Участвует в различных рефлексах, например жевательном, глотательном и чихательном рефлексе.

Нерв выходит из моста двумя порциями – чувствительной и двигательной. Чувствительная порция образует тройничный узел (полулунный, Гессера), от которого отходят три ветви:

- 1 – глазной нерв (вверх),
- 2 – верхнечелюстной нерв (прямо),
- 3 – нижнечелюстной нерв (вниз).

Глазной нерв – чувствительный, является первой ветвью тройничного нерва. Перед входом в полость черепа через верхнюю глазничную щель в глазницу образует три ветви:

- лобный нерв – идет от кожи лба;
- слезный нерв – идет от слезной железы;
- носоресничный нерв – иннервирует переднюю часть носовой полости, глазное яблоко, конъюнктиву и слезный мешок.

Верхнечелюстной нерв – чувствительный, вторая ветвь тройничного нерва, которая выходит из полости черепа через круглое отверстие, откуда попадает в полость глазницы и продолжается как подглазничный нерв (n. infraorbitalis), который через подглазничное отверстие выходит на поверхность лица.

Нижнечелюстной нерв – смешанный, выходит из полости черепа через овальное отверстие и делится на чувствительные и двигательные ветви. Чувствительные ветви иннервируют слизистую оболочку щеки и слизистую оболочку передних 2/3 языка, зубы нижней челюсти, кожу нижней части лица и височной области. Двигательные ветви иннервируют в основном все жевательные мышцы.

VI пара – отводящий нерв (двигательный), его ядро лежит в мосту. Нерв выходит из мозга между пирамидой и мостом. Через верхнюю глазничную щель он входит в глазницу, где иннервирует наружную прямую мышцу глазного яблока, обеспечивая поворот глазного яблока наружу.

VII пара – лицевой нерв – смешанный, его ядра расположены в мосту.

Двигательное ядро вызывает сокращение мимической мускулатуры, а также регулирует передачу звуковых колебаний в среднем ухе, в результате сокращения стременной мышцы. Лицевой нерв выходит из мозга позади оливы продолговатого мозга и через внутреннее слуховое отверстие височной кости входит в канал лицевого нерва, откуда выходит на лицо и иннервирует все мимические мышцы.

Чувствительное ядро одиночного пути, иннервирует вкусовые луковицы передних 2/3 языка.

Парасимпатическое ядро (верхнее слюноотделительное ядро) стимулирует выделение секретов подъязычной, подчелюстной слюнных желез и слезной железы.

VIII пара – преддверно-улитковый нерв (чувствительный), делится на улитковую и преддверную части. Улитковая часть передает слуховые возбуждения от внутреннего уха в корковый конец анализатора слуха, преддверная часть передает возбуждение от органов равновесия в мозжечок.

Улитковая часть начинается от клеток спирального узла улитки внутреннего уха, которые являются первыми нейронами слухового пути. Отростки этих клеток образуют улитковую часть нерва. Улитковый нерв входит через внутреннее слуховое отверстие в полость черепа, а в мозг позади оливы и направляется к ядру, расположенному в мосту. Клетки этого ядра (вторые нейроны слухового пути), отдают аксоны к третьим нейронам, находящимся в нижних холмиках крыши среднего мозга и во внутренних коленчатых телах. Отсюда волокна идут к корковому концу слухового анализатора, расположенному в средней части верхней височной извилины.

Преддверная часть нерва начинается от рецепторов полукружных каналов и преддверия внутреннего уха, воспринимающих положение тела в пространстве. Она выходит через внутреннее слуховое отверстие и входит в мозг позади оливы. Волокна нерва подходят к ядрам моста, откуда направляются в мозжечок.

IX пара – языкоглоточный нерв (смешанный), его ядра расположены в продолговатом мозге, выходит из мозга позади оливы, а из черепа – через яремное отверстие.

Двойное двигательное ядро вызывает поднятие глотки и гортани, опускание мягкого неба и надгортанника в глотательном рефлексе.

Чувствительное ядро одиночного пути получает вкусовую, тактильную, температурную и болевую чувствительность от слизистой оболочки глотки и задней 1/3 языка;

Парасимпатические волокна, идущие к околоушной слюнной железе от нижнего слюноотделительного ядра, стимулирующего секрецию околоушной слюнной железы.

X пара – блуждающий нерв (смешанный), содержит парасимпатические волокна, идущие к гладким мышцам органов, расположенных в грудной и брюшной полостях. Его ядра находятся в продолговатом мозге, нерв выходит из мозга позади оливы и покидает череп через яремное отверстие.

Двойное (двигательное) ядро, участвует в сокращении мышц неба, глотки, верхней части пищевода и гортани. Участвует в рефлексивных глотания, рвоты, чихания, кашля и формирования голоса.

Чувствительное ядро одиночного пути, иннервирует слизистую оболочку неба и корня языка.

Заднее парасимпатическое ядро иннервирует сердце, железы шеи, грудной и брюшной полости.

XI пара – добавочный нерв (двигательный), ядро лежит в продолговатом мозге и верхних шейных сегментах спинного мозга. Соответственно этому в нерве различают две части – черепные корешки и спинномозговые корешки. Спинномозговые корешки входят в полость черепа через большое (затылочное) отверстие и соединяются с черепными корешками. Образовавшийся таким образом добавочный нерв выходит из полости черепа через яремное отверстие и иннервирует две мышцы: трапециевидную и грудино-ключично-сосцевидную.

XII пара – подъязычный нерв (двигательный), ядро лежит в продолговатом мозге. Нерв выходит из мозга между пирамидой и оливой. Иннервирует все мышцы языка, вызывает его движение в рефлексивных жевания, глотания и осуществлении речи.

Второй частью периферической нервной системы является отходящая от спинного мозга 31 пара спинномозговых нервов:

- 8 пар нервов отходят от шейного отдела,
- 12 - от грудного отдела,
- 5 - от поясничного отдела,
- 5 - от крестцового,
- 1 - от копчикового.

Спинномозговые нервы имеют небольшую длину и вскоре делятся на 4 ветви.

Возвратная ветвь сразу же возвращается в позвоночный канал и иннервирует сам спинной мозг.

Висцеральная, или соединительная, ветвь идет к симпатическому узлу, содержит как эфферентные, так и афферентные волокна, иннервирует внутренние органы.

Задние ветви во всех отделах сохраняют сегментарный характер распределения и подходят к мышцам задней половины тела.

Передние ветви (иннервируют мышцы передней половины тела) отличаются от задних тем, что сегментарное строение сохраняют только в грудном отделе, где их называют межреберными нервами (12 пар).

Во всех других отделах передние ветви соединяются друг с другом в шейное, плечевое, поясничное, крестцовое и копчиковые сплетения.

Межреберные нервы иннервируют все мышцы груди и живота, кроме того, каждая из них отдает по боковой кожной ветви. Они располагаются в межреберных промежутках. Шесть нижних нервов продолжают в переднюю стенку живота, дойдя до прямой мышцы, выходят под кожу в виде передней кожной ветви.

Шейное сплетение образуется передними ветвями четырех верхних шейных нервов и веткой от пятого нерва. Оно лежит в глубоких мышцах шеи, сбоку от поперечных отростков позвонков, и образует кожные и мышечные ветви. Кожные ветви выходят из под грудино-ключично-сосцевидной мышцы и иннервируют кожу затылка, ушной раковины и верхней части груди. Мышечные нервы идут к глубоким мышцам шеи и спины.

Плечевое сплетение образовано передними ветвями четырех нижних шейных нервов и веткой от первого грудного спинномозгового нерва. Плечевое сплетение разделяется на надключичную и подключичную части. Надключичная часть дает ряд коротких ветвей, которые иннервируют мышцы верхней конечности, расположенные на туловище и лопатке. Подключичная часть дает начало таким крупным нервам: кожно-мышечному, лучевому, срединному нервам, кожным нервам плеча и предплечья и локтевому нерву.

Кожно-мышечный нерв иннервирует мышцы – сгибатели плеча, выходит на предплечье и иннервирует его кожу. Срединный нерв делится на три ветви, иннервирующие все сгибатели предплечья, мышцы кисти, кожу ладоней и пальцев. Локтевой нерв на плече ветвей не дает, на предплечье иннервирует локтевой сгибатель запястья, в области запястья делится на концевые ветви, идущие к мышцам кисти и ее коже. Лучевой нерв – самый толстый, входит в трехглавую мышцу плеча и иннервирует заднюю поверхность предплечья.

Поясничное сплетение лежит в толще поясничной мышцы и образовано ветвями трех верхних поясничных нервов и ветками от IV поясничного и XII грудного нервов. Короткие ветви иннервируют мышцы поясницы. Длинные ветви включают в себя верхние длинные нервы, латеральный кожный нерв, бедренный и запирающий нерв.

Верхние длинные нервы иннервируют нижнюю часть передней стенки живота и кожу наружных половых органов. Латеральный кожный нерв бедра, иннервирует кожу наружной стороны бедра. Бедренный нерв — самый толстый в поясничном сплетении, выходит на бедро и распадается на концевые мышечные и кожные ветви. Запирающий нерв направляется в

малый таз, по стенке которого достигает запирающего отверстия и через него выходит на внутреннюю поверхность бедра, иннервирует кожу поверхности бедра, тазобедренный сустав и все приводящие мышцы.

Крестцовое сплетение образовано передними ветвями V поясничного, трех крестцовых нервов и ветвями IV крестцового нерва. Лежит оно в малом тазу, от него начинаются короткие и длинные ветви. Короткие ветви иннервируют ягодичные мышцы, кожу и мышцы промежности и наружные половые органы. Длинные ветви представлены седалищным и задним кожным нервом бедра. Задний кожный нерв бедра выходит из таза через большое седалищное отверстие и иннервирует кожу задней поверхности бедра и подколенной области.

Седалищный нерв является самым крупным у человека. Из таза выходит вместе с задним кожным нервом и отдает ветви к мышцам задней группы бедра. Не доходя до подколенной ямки, делится на большеберцовый и общий малоберцовый нервы.

Большеберцовый нерв иннервирует коленный сустав и переходит в медиальный кожный нерв голени. Последний соединяется с латеральным кожным нервом голени, иннервирует кожу задней стороны голени и образует икроножный нерв. Икроножный нерв выходит на подошву и иннервирует голеностопный сустав, мышцы стопы, кожу подошвы и пальцев.

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

АВТОНОМНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Автономная нервная система (синонимы: вегетативная или висцеральная нервная система) представляет собой комплекс центральных и периферических нервных структур, участвующих в регуляции деятельности внутренних органов, кровеносных и лимфатических сосудов, гладкой и отчасти попереч-нополосатой мускулатуры.

В автономной нервной системе выделяют центральную и периферическую части. Все образования АНС можно разделить на три уровня:

- первый уровень: периферическая часть, которую составляют ганглионарные нейроны;
- второй уровень: преганглионарные нейроны ствола мозга и спинного мозга;
- третий уровень: высшие автономные центры – нейроны гипоталамуса, ретикулярной формации, миндалина и коры больших полушарий.

Важной особенностью АНС является расположение эфферентных (ганглионарных) нейронов за пределами спинного или головного мозга в автономных ганглиях или сплетениях. В соматической же нервной системе эфферентные нейроны (мотонейроны) располагаются в передних рогах серого вещества спинного мозга или в двигательных ядрах черепных нервов.

В стволе головного мозга и спинном мозге расположены четыре центра вегетативной нервной системы:

- мезэнцефалический (среднемозговой), из которого вегетативные нервные волокна вы-ходят в составе глазодвигательного нерва;
- бульбарный (соответствующий продолговатому мозгу), из которого нервные волокна выходят в составе лицево-го, языкоглоточного и блуждающего черепных нервов;
- тораколумбальный (грудопоясничный) – ядра боковых рогов CVIII - LIII сегментов;
- сакральный (крестцовый) – ядра боковых рогов SII - SIV сегментов.

Из двух последних центров волокна выходят в составе передних кореш-ков спинномозговых нервов.

Эффлекторные импульсы, исходящие из стволовых и спинномозговых центров, достигают внутренних органов и сосудов по двухнейронному пу-ти. Первые нейроны располагаются в головном или спинном мозге, их от-ростки направляются к периферическим узлам вегетативной нервной сис-темы (ганглиям) и оканчиваются на телах вторых нейронов, отростки кото-рых разветвляются в иннервируемых органах. Отростки первых нейронов

называются преганглионарными, а отростки вторых - постганглионарными волокнами.

По морфологическим и функциональным свойствам в автономной нервной системе различают два отдела – симпатический и парасимпатический отдел. Тораколумбальный спинномозговые центры составляет симпатический отдел автономной нервной системы, а центры, расположенные в стволе головного мозга и крестцовых сегментах спинного мозга составляют парасимпатический отдел автономной нервной системы.

Кроме того, выделяют комплекс микроганглионарных образований, формирующих нервные сплетения в стенках внутренних органов (желудок, кишечник, мочевой пузырь, бронхи). Этот комплекс составляет метасимпатический отдел автономной нервной системы.

Симпатический отдел автономной нервной системы имеет центральную и периферическую часть. Центральную часть составляют тораколумбальные спинномозговые центры, а периферическую – выходящие от них преганглионарные волокна, соответствующие им ганглии и постганглионарные волокна.

По выходе из позвоночного канала в составе передних корешков преганглионарные волокна вступают в виде белых соединительных ветвей, которые расположены двумя цепочками, лежащими по обе стороны позвоночного столба, и образуют симпатические стволы. Симпатические ганглии содержат нейроны, отростки которых (пост-ганглионарные волокна) направляются непосредственно к внутренним органам и кровеносным сосудам либо входят в состав спинномозговых нервов в виде серых соединительных ветвей, вместе с ними достигая кровеносных сосудов, гладких мышц, желез тела и конечностей.

Симпатические волокна образуют сплетения вокруг сосудов и вместе с ними достигают органа, а парасимпатические волокна, как правило, идут внутри оболочки соматических нервов. Симпатические ганглии расположены ближе к центру (пара- и превертебральные), а парасимпатические – ближе к органу (пара- и внутриорганные).

По топографическому положению узлов симпатического ствола в нем различают несколько отделов.

Шейный отдел представлен тремя парами узлов. Они образуют сплетения вокруг сонной и подключичной артерии, а также участвуют в образовании сердечного сплетения.

Грудной отдел содержит 11-12 узлов, волокна от 1-5-го симпатических узлов направляются к грудной аорте и образуют около нее симпатическое сплетение. Волокна от 6-9-го грудных узлов объединяются и образуют большой внутренностный нерв, п. *splanchnicus major*, а волокна от 10-го и 11-го узлов формируют малый внутренностный нерв, п. *splanchnicus minor*.

Оба внутренних нерва, большой и малый, участвуют в образовании чревного (солнечного) сплетения, plexus coeliacus.

Брюшной, или поясничный, отдел симпатического ствола составляют 4 пары поясничных симпатических узлов. Часть волокон от верхних двух узлов идет на образование чревного сплетения. От чревного (солнечного) сплетения волокна идут к желудку, печени, селезенке, поджелудочной железе, тонкому и толстому кишечнику, почкам, надпочечникам и половым железам. Нижняя пара волокон, отходящих от поясничных симпатических узлов, образует сплетение брюшной аорты и иннервирует органы брюшной полости.

В крестцовом отделе симпатического ствола имеется 4 пары крестцовых симпатических узлов, иннервирующие органы таза.

Центральная часть парасимпатической части автономной нервной системы расположена в разных отделах головного мозга и в спинном мозге.

- среднемозговой отдел – добавочное ядро (Якубовича) глазодвигательного нерва (III)

- бульбарный отдел – верхнее и нижнее слюноотделительное ядро лицевого нерва (V), заднее ядро блуждающего нерва (X)

- сакральный отдел – крестцовые парасимпатические ядра. крестцовая часть представлена парным крестцовым парасимпатическим ядром, расположенным на уровне II-IV крестцовых сегментов.

Периферическая часть парасимпатического отдела автономной нервной системы образована преганглионарными волокнами, а также ганглиями с постганглионарными волокнами. Парасимпатические ганглии располагаются вблизи или в стенке иннервируемых органов, поэтому постганглионарные парасимпатические волокна короткие.

В среднем мозге в составе ядер глазодвигательного нерва имеется добавочное ядро (ядро Якубовича). От него постганглионарные волокна идут в составе глазодвигательного нерва, в глазнице покидают его, и подходят к парасимпатическому ресничному узлу.

Далее волокна по коротким ресничным нервам входят в толщу оболочек глазного яблока и подходят к мышце, суживающей зрачок, и к ресничной мышце, обеспечивая регуляцию светового потока на сетчатку и процесс аккомодации зрения на различные расстояния.

В покрышке моста располагается верхнее слюноотделительное ядро. Отростки его клеток формируют промежуточный нерв, который идет вместе с лицевым нервом. Его волокна входят в язычный нерв и в его составе подходят к подъязычному и поднижнечелюстному узлам. Отсюда постганглионарные волокна достигают подъязычной и поднижнечелюстной слюнных желез, доставляя к ним секреторные импульсы.

В области продолговатого мозга располагаются нижнее слюноотделительное ядро и заднее ядро блуждающего нерва. От нижнего

слюноотделительного ядра волокна идут в составе языкоглоточного нерва, затем в составе его ветви (барабанного нерва) вступают в барабанную полость, где образуют барабанное сплетение. От последнего отходит малый каменистый нерв, который выходит из барабанной полости и достигает ушного узла. От него волокна идут в составе ушно-височного нерва к око-лоушной слюнной железе, сообщая ей секреторные (двигательные) импульсы.

Волокна от заднего ядра блуждающего нерва в области головы, шеи, грудной и брюшной полостей образуют органы сплетения и прерываются в околоорганных и внутриорганных узлах глотки, гортани, легких, сердца и желудочно-кишечного тракта.

Преганглионарные волокна крестцовых нервов проходят в составе передних корешков крестцовых нервов и соматического крестцового сплетения; отделившись от него, образуют тазовые внутренностные нервы. Большинство их ветвей входит в состав подчревного сплетения и оканчивается на клетках ганглиев в стенках органов малого таза. Постганглионарные парасимпатические волокна иннервируют гладкие мышцы, и железы нижней части кишечного тракта, мочевыделительные, внутренние и наружные половые органы.

Метасимпатическая – это часть автономной нервной системы, которая расположена внутри органов. Метасимпатическую нервную систему образует комплекс микроганглионарных образований – интрамуральных ганглиев с системой нервных волокон.

Структура метасимпатической части отличается относительной простотой. Здесь нет ядерных образований, и система представлена комплексом интрамуральных ганглионарных структур, залегающих в стенках полых висцеральных органов. Основными эффекторными аппаратами стенок полых висцеральных органов, которые регулируются МНС, являются: гладкая мышца, секреторный, всасывающий и экскреторный эпителий, капиллярная сеть, местные эндокринные и иммунные образования. Характеризуется высокой степенью относительной независимости от центральной нервной системы.

В соответствии с областью распространения различают:

- энтеральную (кишечную) метасимпатическую область
- кардиальную (сердечную) метасимпатическую область
- респираторную (дыхательную) метасимпатическую область

Метасимпатическая часть автономной нервной системы отличается от других частей автономной нервной системы. Прежде всего, эта часть иннервирует только внутренние органы, наделенные моторным ритмом. Она управляет гладкими мышцами, всасывающим и секреторирующим эпителием, регулирует локальный кровоток. Среди прочих выделяют следующие основные функции метасимпатической нервной системы:

- передача центральных влияний – за счёт того, что с МНС могут контактировать симпатические и парасимпатические волокна и тем самым корректировать её влияние на объекты управления;
- интеграция, так как в системе имеются рефлекторные дуги (афферентные-вставочные-эфферентные нейроны).

Внутренние органы поддерживают между собой связь по МНС, минуя головной мозг, а его роль переключателя сигналов выполняют ганглии. Преодолевать естественную преграду между грудной и брюшной полостями – диафрагму – местным рефлекторным связям помогают чревные и блуждающие нервы, отростки которых достигают бронхов и сосудов малого круга кровообращения. Таким образом, лёгкие, желудок и сердце могут влиять друг на друга.

Метасимпатическая часть автономной нервной системы получает внешние сигналы от симпатического и парасимпатического отдела автономной нервной системы. Не имеет синаптических контактов с эфферентной частью соматической нервной системы. Передача возбуждения в нейронах, составляющих ганглии метасимпатической системы, осуществляется ацетилхолином (АХ) и норадреналином (НА).

В синапсах постганглионарных волокон выделяются разнообразные вещества – ацетилхолин, норадреналин, серотонин, дофалин, адреналин, гистамин и др. Однако главная роль в передаче возбуждения в метасимпатической системе принадлежит АТФ и аденозину. Воспринимающие АТФ и аденозин рецепторы называются пуриnergическими.