

Министерство образования и науки Российской Федерации

Владивостокский государственный университет  
экономики и сервиса

---

**Т.А. БОТВИЧ**

# **НЕЙРОБИОЛОГИЯ**

**Учебное пособие**

Владивосток  
Издательство ВГУЭС  
2015

УДК 612.82  
ББК 28.706  
Б86

Рецензенты: *С.С. Целуйко*, д-р мед. наук, профессор, зав. каф. гистологии и биологии ГБОУ ВПО АГМА Минздрава России;  
*Г.В. Рева*, д-р мед. наук, профессор каф. фундаментальной медицины ФГАОУ ВПО ДВФУ России

**Ботвич, Т.А.**  
Б86        **НЕЙРОБИОЛОГИЯ** [текст] : учебное пособие / Т.А. Ботвич. – Владивосток : Изд-во ВГУЭС, 2015. – 148 с.

Приведены материалы о структурной и функциональной организации нервной системы с основами исторического и индивидуального развития. Рассмотрены принципы модульной организации центральной нервной системы и их отношение к высшим психическим функциям, основы специфичности связей и интегративные системы мозга. Показано соотношение структур мозга с высшими психическими функциями.

Предназначено аспирантам и студентам, обучающимся по направлениям подготовки 37.03.01 и 09.03.01.

УДК  
ББК

© Издательство Владивостокского государственного университета экономики и сервиса, 2015

## ВВЕДЕНИЕ

---

В основу нейробиологии легло исследование мозга как междисциплинарной проблемы. Основные представления о структуре, функциях, молекулярных и клеточных основах деятельности мозга сформированы еще в XX веке. Интеграция научных дисциплин совершалась вокруг исследований строения нейрона, механизмов синаптической связи и организации нервных сетей с целью познания высших психических функций, таких, как память, сознание и мышление, с которыми связаны обучение, поведение и деятельность человека.

Несмотря на достигнутые успехи, сущность психической деятельности от этого не стала менее загадочной. Находясь в неразрывной связи с мозгом, психика человека, не может быть объяснена только нейрофизиологическими процессами. Важную роль в реализации этой функции играют как прогресс общества, так и социально-исторический опыт человечества.

Мозг есть материальная структура, на которой среда и общественная жизнь пишут историю личности и человечества. Опираясь на нее, человек приобретает индивидуальный опыт. Процесс начинается с ощущений, которые трансформируются в энергию нервных импульсов и воспринимаются мозгом как интегративный афферентный сигнал, на который следует адекватный ответ через двигательную систему.

Нервная система выполняет две функции: взаимодействие с внешней средой и объединение органов и систем в единое целое.

Знакомство с мозгом начинается с изучения нейронов и глии, взаимодействие между которыми обеспечивает его структурно-функциональную организацию.

За последние годы знания о функциях мозга обогатились новыми фактами. Новые исследовательские технологии раскрывают и углубляют знания о структуре и функциях мозга, создают материальную основу для понимания сущности психики человека, открывают пути для борьбы с нервными и психическими болезнями. Вот почему обобщенные междисциплинарные знания об организации нервной системы необходимы психологу, врачу и каждому, кто хочет знать нейрхимические и структурные основы ее работы.

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ЦНС – центральная нервная система  
ВНС – вегетативная нервная система  
ГМ – головной мозг  
СпМ – спинной мозг  
ВНД – высшая нервная деятельность  
РНК – рибонуклеиновая кислота  
ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота  
ЧМН – черепно-мозговые нервы  
ПУК – псевдоуниполярная клетка  
СМУ – спинномозговой узел  
ЭПР – эндоплазматический ретикулум  
КА – катехоламины

# Глава 1. ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

---

- 1.1. Основные анатомические термины и понятия.
- 1.2. Типы нервных систем.
- 1.3. Развитие нервной системы человека.

## 1.1. Основные анатомические термины и понятия

Знакомство с нейробиологией необходимо начать с овладения некоторыми терминами и понятиями, которые будут использоваться в данном пособии.

При описании анатомических особенностей тела человека чаще всего употребляют следующие латинские термины: *anterior* – передний, *posterior* – задний, *laterales* – боковой, *superior* – верхний, *inferior* – нижний, *afferents* – центробежный, *efferents* – центробежный, *dorsales* – дорсальный (задний), *ventrales* – вентральный (передний), *proximales* – ближе к центру, *distales* – удаленный от центра, *sagittales* – сагиттальный (средний), *mediales* – средний, *cranium* – череп, *caudae* – хвост.

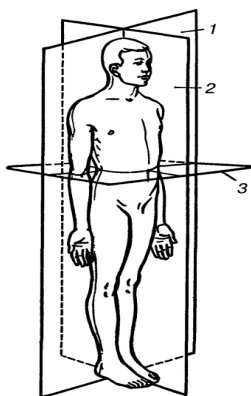


Рис. 1. Плоскости тела человека:  
1 – фронтальная плоскость;  
2 – сагиттальная плоскость;  
3 – горизонтальная плоскость

Через тело человека мысленно можно провести три основные оси вращения: от головы к хвосту – вертикальную ось, от спины к животу – сагиттальную ось и от одной боковой поверхности к другой – фронтальную ось.

Согласно осям проводятся три плоскости симметрии тела: горизонтальная – пересекающая тело поперечно, рассекая его на головной и хвостовой отделы; фронтальную – делящую тело на передний и задний отделы, сагиттальную – разделяющую тело на левую и правую половины в соответствии с билатеральной симметрией тела.

Нервная система делится на две части – периферическую, которая за небольшим исключением располагается вне костных структур черепа и позвоночного канала, и центральную (ЦНС), состоящую из головного и спинного мозга.

## 1.2. Типы нервных систем

В процессе эволюции у животных сформировались три типа нервной системы.

Нервная система впервые появляется у кишечнополостных животных. Кишечнополостные (гидры) – это двухслойные животные. Их тело представляет собой полый мешок, внутренняя полость которого является пищеварительной полостью. Нервная система кишечнополостных принадлежит к **диффузному типу**. В ней каждая нервная клетка длинными отростками соединена с несколькими соседними, при этом образуется нервная сеть. Нервные клетки кишечнополостных не имеют специализированных поляризованных отростков. Их отростки проводят возбуждение в любую сторону и не образуют длинных проводящих путей. Среди контактов между нервными клетками диффузной нервной системы присутствует несколько типов.

Существуют плазматические контакты, обеспечивающие непрерывность сети (анастомозы). Появляются щелевидные контакты между отростками нервных клеток, подобные синапсам. Причем среди них существуют контакты, в которых синаптические пузырьки располагаются по обе стороны контакта – так называемые симметричные синапсы, а есть и несимметричные синапсы: в них везикулы располагаются только с одной стороны щели.

Нервные клетки гидры равномерно распределены по поверхности тела, образуя некоторые скопления в районе ротового отверстия и подошвы. Диффузная нервная сеть проводит возбуждение во всех направлениях. При этом волну распространяющегося возбуждения сопровождает волна мышечного сокращения.

Следующим этапом развития является появление трехслойных животных – червей. Нервная система червей усложняется, из диффузной сети обособляются несколько нервных стволов, нервный аппарат приобретает черты централизации. Нервные элементы собираются в несколько продольных стволов (для самых высокоорганизованных животных характерно наличие двух стволов), которые соединяются между собой поперечными волокнами (комиссурами). Упорядоченная таким образом нервная система представляет собой первый шаг к централизации нервного аппарата и его цефализации (появлению мозга).

**Централизация и цефализация** являются результатом развития сенсорных (чувствительных) структур.

Структурной основой нервной системы кольчатых червей является ганглий – **ганглионарный тип нервной системы** парное скопление нервных клеток, расположенных по одному в каждом сегменте. Нервные клетки в ганглии размещаются по периферии. Центральную часть ганглия занимает нейропиль – переплетение отростков нервных клеток и глиальные клетки. Ганглий расположен на брюшной стороне сегмента под кишечной трубкой. Каждый ганглий посылает свои чувствительные и двигательные волокна в свой сегмент и в два соседних. Таким образом, каждый ганглий имеет три пары боковых нервов, которые являются смешанными, и иннервирует свой сегмент.

Ганглии кольчатых червей соединены между собой в цепочку. Каждый последующий ганглий связан с предыдущим при помощи нервных стволов, которые называются коннективами. На переднем конце тела кольчатых червей два слившихся ганглия образуют крупный нервный узел, который является самой ростральной (передней) частью нервной системы. В его состав входят только чувствительные и ассоциативные нейроны. Двигательных элементов там не обнаружено. Таким образом, ростральный ганглий кольчатых червей является высшим ассоциативным центром, он осуществляет контроль над нижележащими (ганглиями) узлами.

Сходную структуру имеет нервная система членистоногих, т.е. она построена по типу брюшной нервной цепочки, однако может достигать высокого уровня развития. Ганглии брюшной нервной цепочки могут сливаться между собой, образуя сложные ганглиозные массы (пробраз мозговых структур).

Сложным строением отличается мозг насекомых. Головной мозг членистоногих состоит из трех отделов: переднего – протоцеребрума, среднего – дейтоцеребрума и заднего – тритоцеребрума.

Практически во всех отделах нервной системы членистоногих существуют нейросекреторные клетки. Нейросекреты играют важную регулирующую роль в гормональных процессах членистоногих.

У хордовых, начиная от ланцетника, центральная нервная система представлена нервной трубкой (**трубчатый тип нервной системы**), лежащей со спинной стороны животного. Передний конец трубки обычно расширен и образует головной мозг, а задняя цилиндрическая часть трубки является спинным мозгом.

Расположение нервных элементов у позвоночных отличается от такового у беспозвоночных: нервные клетки помещаются в центральной части трубки, а волокна — в периферической.

Нервная система беспозвоночных возникла путем обособления чувствующих клеток, расположенных в эпителии со спинной стороны, которые погружались глубже под защиту поверхностного эпителия. У предков хордовых животных, по-видимому, имелась продольная

спинная полоса чувствующего эпителия, которая вся целиком погрузилась под эктодерму сначала в виде открытого желоба, а затем образовала замкнутую трубку. На зародышевой стадии развития позвоночных передний конец нервной трубки остается открытым, и это отверстие носит название невропора. Задний конец трубки сообщается с полостью кишки.

Таким образом, центральная нервная система хордовых животных не гомологична центральной нервной системе низших животных, а представляет собой более новое приобретение, развившееся из особого органа чувств (чувствующей пластинки).

В филогенетическом ряду позвоночных трубчатая нервная система претерпевает изменения.

Развитие нервной системы идет по пути **цефализации** – преимущественного развития головного мозга, вышележащие отделы которого берут под свой контроль функции нижележащих структур. Увеличение объема и усложнение структуры отделов головного мозга тесно связано с развитием сенсорных систем позвоночных и их интегративной деятельности.

С развитием сенсорных систем получают преимущественное развитие отделы мозга, связанные именно с совершенствованием анализа афферентного притока. С развитием организмов в уже существующих отделах мозга появляются филогенетически новые образования, которые берут под свой контроль все большее количество функций.

В филогенетическом ряду млекопитающих проявляется не только цефализация, но и кортикализация функций.

**Кортикализация** выражается в преимущественном развитии коры конечного мозга, которая является производным плаща больших полушарий.

Развитие головного мозга млекопитающих пошло по пути увеличения относительной площади новой коры. Площадь новой коры увеличивается за счет развития складчатости плаща, наползания его на все остальные отделы головного мозга. Появляются связи новой коры с остальными отделами ЦНС. Вместе с тем появляются структуры, обеспечивающие эти связи. В заднем мозгу появляется Варолиев мост, обеспечивающий связи коры больших полушарий с мозжечком. Появляются средние ножки мозжечка. Развиваются новые корковые структуры в мозжечке. В крыше среднего мозга появляется заднее двухолмие, с дорсальной стороны – ножки мозга. Продолговатый мозг приобретает пирамиды и оливы.

Новая кора осуществляет почти все высшие сенсорные функции. За старой и древней корой остаются только обонятельные и висцеральные функции.



У высших млекопитающих относительное представительство сенсорных функций уменьшается. Все большую поверхность коры занимают ассоциативные зоны коры.

### 1.3. Развитие нервной системы человека

Первые этапы закладки нервной системы начинаются с формирования нервной пластинки, которая представляет собой полосу утолщенной эмбриональной эктодермы, расположенную над закладкой хорды. Нервная пластинка прогибается, ее края смыкаются, и образуется нервная трубка, которая отделяется от эктодермы и погружается под нее.

В начале формирования стенка нервной трубки состоит из слоя цилиндрических клеток нейроэпителия, окружающего полость – центральный канал нервной трубки. По мере деления клеток стенка нервной трубки утолщается. Слой клеток, прилежащих к центральному каналу, называется эпендимным. Эти клетки дают начало почти всем клеткам нервной системы. Каждая зачатковая клетка делится на две дочерних. Одна из них мигрирует в вышележащие слои и становится нейробластом. Нейробласты претерпевают изменения, образуя характерные отростки, и дифференцируются в зрелые нервные клетки – нейроны.

Другие потомки зачатковых клеток остаются прикрепленными к внутренней мембране и образуют длинные радиальные отростки, достигающие наружной мембраны нервной трубки. Они называются спонгиобластами. Спонгиобласты играют значительную роль в формировании нервной ткани, так как именно по их отросткам мигрируют дифференцирующиеся нервные клетки. Ориентируясь на ход отростков спонгиобластов, нервные клетки формируют отростки и занимают свое окончательное местоположение, определяющее их будущие связи с другими нервными клетками и их функцию. В дальнейшем спонгиобласты дифференцируются в глиальные элементы.

В дальнейшем часть спонгиобластов теряет связь с наружной мембраной нервной трубки, остаются прикрепленными к внутренней мембране и образуют клеточную выстилку центрального канала и желудочков зрелого мозга – эпендиму. Эпендимные клетки имеют реснички и поэтому способствуют течению спинномозговой жидкости в полостях мозга.

Другие развивающиеся спонгиобласты теряют связь как с внутренней, так и с наружной мембранами нервной трубки и становятся астроцитобластами, из которых развиваются астроциты. Клетки, теряющие связь с внутренней пограничной мембраной, называются медуллобластами и дифференцируются в олигодендроциты. Астроциты

и олигодендроциты представляют собой два типа глиальных клеток (из трех).

Таким образом, почти все клетки нервной ткани имеют общее происхождение (эктодермальное) и дифференцируются в два типа клеток: нейроны и нейроглию.

### **Контрольные вопросы**

1. Фило- и онтогенез нервной системы.
2. Основные анатомические термины и понятия.
3. Типы нервных систем.
4. Развитие нервной системы человека.
5. Основные функции нервной системы.

## **Глава 2. СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ**

---

- 2.1. Клеточная теория.*
- 2.2. Нервная ткань.*
- 2.3. Дегенерация и регенерация нервной ткани.*
- 2.4. Особенности строения нервных клеток.*
- 2.5. Классификация нейронов.*
- 2.6. Миелиновая оболочка нервной клетки.*
- 2.7. Синапс нервной клетки.*
- 2.8. Медиаторы.*

### **2.1. Клеточная теория**

**Клеточная теория** – одно из общепризнанных биологических обобщений, утверждающих единство принципа строения и развития мира растений и мира животных. Клеточная теория устанавливает общий структурный элемент растительных и животных организмов – клетку.

Изучение клеток началось с истории изобретения микроскопа, клетки изображал на своих рисунках и голландский микроскопист А. Левенгук. Однако исследователи XVII в. недопонимали значение открытия данного факта, исследования микроскопического строения органов животных носили случайный характер и не дали каких-либо знаний об их клеточном строении. К XVIII в. относятся первые попытки умозрительного сопоставления микроструктуры клеток растений и животных. Вольф в своем труде «Теории зарождения» (1759) пытался сравнивать развитие микроскопического строения растений и животных. Теоретические представления в значительной мере предвосхитили идеи будущей клеточной теории.

Развитие представлений о микроскопическом строении тканей животных связано прежде всего с исследованиями чешского учёного Пуркинью, создавшего в Бреславле большую школу. Пуркинью и его ученики исследовав разнообразные ткани и органы млекопитающих и человека, выявили в первом и самом общем виде их микроскопическое строение, накопили огромный материал, без которого Шванну трудно было бы создать клеточную теорию.

Микроскопическое строение животных тканей изучали и в берлинской лаборатории Иоганнеса Мюллера. Сам Мюллер изучал микроскопическое строение **спинной струны (хорды)**; его ученик Генле опубликовал исследование о кишечных ворсинках, в котором дал описание различных эпителиев и показал их клеточное строение. В лаборатории Мюллера Теодор Шванн выполнил классические исследования, заложившие основание клеточной теории. В этом ему помогли, с одной стороны, исследования его предшественников (особенно школа Пуркиньи и Генле), а с другой – то обстоятельство, что Шванн нашёл правильный принцип сравнения клеток растений и элементарных микроскопических структур животных.

Клетки растений и животных во многом не похожи друг на друга, к тому же клетки животных тканей крайне разнообразны. Однако ядра у всех клеток весьма похожи. Взяв в качестве критерия клеточной структуры ядро, Шванн смог установить гомологию и доказать соответствие в строении и росте элементарных микроскопических структур растений и животных. На значение ядра в клетке Шванна натолкнули исследования Шлейдена, у которого в 1838 г. вышла работа «Материалы по фитогенезу». На основании этой статьи Шлейдена часто называют соавтором клеточной теории.

### **Основная идея клеточной теории**

В 1838 г. Шванн публикует 3 предварительных сообщения, а в 1839 г. появляется его классическое сочинение «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений». Далее он доказывает, что микроскопические структуры других тканей и органов животного организма – это тоже клетки. Шванн проводит сравнение клеток растений и клеток животных, показывая их соответствие, развивает теоретические положения и формулирует принципы своей клеточной теории.

Именно исследования Т.Шванна оформили клеточную теорию и доказали (на уровне знаний того времени и со множеством ошибок) единство элементарной структуры животных и растений.

Теория явилась обобщением огромной важности. Ф. Энгельс в письме К. Марксу от 11 июля 1858 г. говорил о революционизирующем значении клеточного учения для естествознания того времени. Он **включал учение о клетке в число трёх величайших открытий XIX в.**, обеспечивших бурное развитие естественных наук в этом столетии.

Современная клеточная теория исходит из того, что клетка является главной формой существования жизни, присущей как растениям, так и животным; в аналогии жизненных проявлений клеток и в их гомологии, основанной на общих закономерностях развития, заключается

одно из важнейших доказательств единства живой природы, её общих корней.

### **Современная клеточная теория:**

1. Клетка представляет собой основу структурной и функциональной организации растений и животных.
2. Клетки растений и животных сходны по строению и развиваются аналогично (путем деления исходной клетки).
3. Клетки у всех организмов имеют мембранное строение.
4. Ядро клетки представляет ее главный регуляторный органоид.
5. Клеточное строение живых организмов – свидетельство единства их происхождения.

## **2.2. Нервная ткань**

В курсе нейробиологии нас в первую очередь интересует не общее представление о клетке, а конкретно нервные клетки, образующие нервную ткань.

**Нервная ткань** – основная ткань нервной системы, выполняющая в организме функции восприятия раздражения и проведения возбуждения. Элементы нервной ткани в процессе филогенеза животных приобрели высокую возбудимость и способность быстро проводить нервные импульсы. Основной структурной функциональной единицей нервной ткани является нервная клетка (нейрон). Нервные клетки связаны друг с другом при помощи особых контактов – синапсов, по которым передается возбуждение от нейрона на нейрон. Нервные клетки окружены нейроглией – клетками нервной ткани, выполняющими опорную и трофическую функции.

Нервная ткань состоит из двоякого рода элементов: нервных клеток и нервных волокон. Было установлено, что независимых нервных волокон не существует, а все видимые в микроскоп волокна представляют собой отростки нервных клеток. Таким образом, нервная ткань построена из нервных клеток с отходящими от них отростками.

Эта ткань поддерживается особыми клеточными образованиями, не имеющими нервной природы, играющими механическую роль, – глиальными клетками (глия в переводе означает клей). Кроме них в поддержке нервной ткани известная роль принадлежит соединительнотканым образованиям. Таким образом, нервная ткань состоит из клеток двух основных типов; нейронов и клеток глиии (нейроглии).

Для строения нервной ткани характерно, что ее главные клеточные элементы – нейроны – соединены в очень сложную систему. Взаимодействие между нейронами в месте специфических контактов, называемых синапсами, осуществляется, главным образом, химическим путем. Сложно организованные связи нейронов реализуются на основе целого

ряда особенностей структуры нервной системы, обусловленных особенностями формы входящих в ее состав нервных и глиальных клеток, а также функциональными взаимоотношениями между глией и нейронами.

Функцию глии по отношению к нейрону можно охарактеризовать, в первую очередь, как вспомогательную, способствующую реализации специфической функции нервной клетки. Клетки глии и нервные клетки тесно соприкасаются всей своей громадной, часто сложно устроенной поверхностью. Таким образом, в ЦНС возникает столь компактное переплетение клеток, что между ними остается только сложный лабиринт узких, хотя и функционально важных, межклеточных щелей, которые представляют собой собственно внеклеточные пространства мозга.

Особой формой внеклеточной жидкости является спинномозговая жидкость.

### **2.2.1. Развитие и гистогенез нервной ткани**

Нервная ткань развивается из наружного зародышевого листка – эктодермы. Именно в наружном покрове древних хордовых появились первичные чувствительные клетки, с эволюцией которых связывается развитие нервной системы.

В процессе развития эктодерма расчленяется на две четко детерминированные части: нервную и кожную. Нервная часть эктодермы (или нейроэктодерма) состоит из собственно нервной и ганглиозной пластинок (нервного гребня). Из первой развивается ЦНС, из второй – периферическая, в том числе спинномозговые и черепные нервы, вегетативные ганглии и ряд других производных, генетически связанных с нервной тканью (мозговые оболочки, периферическая глия, пигментные клетки и пр.).

**Мезенхима** – соединительная ткань зародышей многоклеточных животных организмов на ранних стадиях развития. Из неё развивается рыхлая соединительная ткань, клетки крови, эндотелий сосудов, кости, хрящи, связки, сухожилия, мышцы.

Из кожной (эпидермальной) части эктодермы несколько позже развиваются особые участки – **плакоды**, территориально не вошедшие в состав нейроэктодермы, но в качественном отношении составляющие с ней одно целое. Из плакод развиваются – в последовательном порядке – линза глаза, слуховой орган с соответствующими ганглиями, ганглий лицевого нерва и органы боковой линии низших позвоночных. Орган обоняния, которому до последнего времени неправильно присваивали плакодное происхождение, в действительности развивается из передней части нейроэктодермы.

На ранних стадиях зародышевого развития гистологическое строение нервной и эпидермальной частей эктодермы сходно.

**Митотическое деление клеток** – один из способов деления нервных клеток.

На следующем этапе развития нервная пластинка начинает погружаться внутрь тела зародыша (в мезодерму) по своей средней линии, образуя так называемый нервный желобок, который вскоре превращается в нервную трубку. В месте смыкания краёв нервного желобка от нервной трубки отходят справа и слева два симметричных выроста, которые в совокупности называются ганглионарной (или ганглиозной) пластинкой.

Из нервной трубки развиваются спинной и головной мозг. Развитие спинного мозга сопровождается разрастанием боковых стенок нервной трубки, в то время как элементы будущей крыши и дна спинного мозга значительно отстают в своём развитии. Просвет нервной трубки превращается в спинномозговой канал.

Разрастание нервной трубки в мозговые пузыри в области будущего головного мозга протекает несколько замедленной. Это связано с неравномерным ростом отдельных частей передней части нервной трубки и повышением давления жидкости, образующейся в ней путём секреторного процесса.

Так как давление жидкости направлено вдоль длинной оси нервной трубки, на её переднем конце образуются три вздутия или связанных между собой **мозговых пузырей**: передний мозг (prosencephalon), средний мозг (mesencephalon) и задний мозг (rhombencephalon).

Первоначальное расположение мозговых пузырей по одной прямой линии, являющейся продолжением спинного мозга, у высших позвоночных, а особенно у человека, вскоре изменяется. Передний мозговой пузырь подразделяется на два: зачаток большого, или конечного мозга, и зачаток промежуточного мозга, из боковых стенок которого развиваются глазные пузыри (позже бокалы) – зачатки сетчатки глаз. Средний мозговой пузырь, оставаясь неразделенным, даёт начало среднему мозгу. Задний мозговой пузырь подразделяется на зачатки мозжечка, моста и продолговатого мозга, без резкой границы переходящего в эмбриональный спинной мозг.

Благодаря усиленному росту мозговых пузырей образуются три изгиба: 1) теменной – на уровне среднего мозгового пузыря, имеющий вентральное направление; 2) затылочный – в области заднего мозгового пузыря в месте перехода спинного мозга в продолговатый, также имеющий вентральное направление, и 3) находящийся между теменным и затылочным – мостовой, направленный в дорсальную сторону.

Дальнейшее преобразование перечисленных отделов головного мозга заключается в неравномерном росте отдельных частей его стенок, образовании различных стенок и борозд.

### 2.2.2. Серое и белое вещество

Гистогенез нервной ткани удаётся проследить с момента образования нервной трубки. Её клетки, называемые **медуллобластами**, образуют эпителиеподобный многоярный слой.

Ядра медуллобластов лежат на разных уровнях, а цитоплазматические отростки достигают своими суженными концами наружной пограничной перепонки, отделяющей нервную трубку от окружающей её мезенхимы, и внутренней пограничной перепонки, выстилающей просвет нервной трубки.

Утолщение боковых стенок нервной трубки связано с пролиферацией и округлением клеток, смещающихся к её просвету. В совокупности эти делящиеся митотическим путём клетки образуют внутренний терминальный (зародышевый), или камбиальный, средний, или плащевой, слой и расположенный более поверхностно наружный слой. Цитоплазма клетки наружного слоя, разрыхляясь, образует губчатую сеть, которая называется краевой зоной, или вуалью. Клетки, образовавшие губчатую сеть краевой зоны, называются **спонгиобластами**. Из спонгиобластов развиваются элементы **нейроглии**: астроциты, спонгиобласты, будущие нервные клетки – нейробласты. На этих стадиях нейробласты отличаются по величине своих ядер, которые значительно крупнее, чем у спонгиобластов.

Клетки внутреннего камбиального слоя, удлиняясь, а затем принимая характерную для призматического эпителия форму, превращаются в **эпендиму**, которая выстилает просвет спинномозгового канала и желудочков головного мозга. На своей апикальной (верхушечной) поверхности клетки эпендимы несут мерцательные реснички.

Спонгиобласты и нейробласты среднего слоя спинного мозга составляют **зачаток серого вещества**. Отростки нейробластов, передвигающиеся в наружный слой, дифференцируются в проводящие пути. Эти отростки окружаются развивающимися из спонгиобластов астроцитами и олигодендроцитами и образуют **зачаток белого вещества** спинного мозга.

Тело будущей нервной клетки покрывается снаружи глиальными клетками. Эти клетки получили название **клеток-сателлитов**. Также сателлиты образуют капсулу вегетативных нейробластов. Отростки нейробласта сопровождаются особыми вспомогательными глиальными элементами – шванновскими клетками. Последние представляют собой разновидность глии, которая закладывается вместе с нейробластами в ганглионарную пластинку.

**Шванновские клетки** – разновидность клеток нейроглии, образующих мякотную миелиновую оболочку нейронов.

Нервная клетка будущих передних рогов спинного мозга посылает свой аксон через передние корешки к развивающимся мышцам или железистым клеткам.

В нервной трубке в задних рогах одновременно формируются будущие ассоциативные нервные клетки, отличающиеся короткими отростками. Протоплазма растущих аксонов нейробластов обнаруживает способность к росту, амебoidalному движению и активному «самостоятельному» передвижению между другими тканевыми элементами. На



своей вершине растущий аксон несёт конусовидное утолщение – колбу роста. Изучение нейробластов в условиях прижизненных наблюдений тканевых культур и при помощи электронной оптики показало, что аксон растёт по межклеточным промежуткам в виде тонкого цитоплазматического тяжа.

**Глия** или **нейроглия** – это клетки в головном и спинном мозге, своими телами и отростками заполняющие пространство между нейронами и мозговыми капиллярами, образуя очень сложную сеть. В ячейках этой сети, как в сотах, располагаются нервные клетки и их отростки. И только в области контактов, т.е. на месте синапсов нервных клеток, имеет место «прорыв» в глиальной прокладке. Нейроглия играет роль опоры для отростков.

Скопления нервных клеток с окружающей их глией называются ганглиями. В условиях патологии глиа отличается высокой реактивностью и, в отличие от нейронов, способностью к пролиферации. Глиальные клетки участвуют как в дегенеративных, так и регенеративных процессах, связанных с травмами, сосудистыми расстройствами или нейроинфекциями.

Способностью к активной миграции и фагоцитозу особенно отличаются микроглиальные клетки.

Особое место в нервной ткани занимает эпендимный призматический эпителий – **нейроэпителий**, выстилающий спинномозговой канал и желудочки головного мозга. У эмбрионов и новорожденных он несёт мерцательные реснички.

Что касается крупных сосудов, которые находятся в нервной ткани, то они на всем протяжении сопровождаются соединительной тканью и покрыты глиальными, образованными астроцитами, пограничными мембранами, которые некоторыми исследователями рассматриваются в качестве одного из субстратов гематоэнцефалического барьера, обеспечивающего избирательную проницаемость сосудов мозга. Лимфатические сосуды нервной ткани отсутствуют.

Глиальные клетки были впервые выделены в определенную группу элементов нервной системы в 1871 г. Р. Вирховым, который рассматривал своеобразную соединительную ткань мозга. Он назвал эти клетки нейроглией, т.е. нервным клеем. Выделяют 4 типа глиальных клеток: астроциты, олигодендроциты, клетки эпиндемы и микроглии.

Астроциты (астроцитарная глиа) – это крупные клетки со светлым овальным ядром, многочисленными отростками и небольшим числом органоидов.

Олигодендроциты – глиальные клетки, к которым относятся: олигодендроциты серого и белого вещества мозга, шванновские клетки, клетки-спутники (сателлитная глиа). Характеризуются более плотной цитоплазмой, хорошо развитым ЭПР (эндоплазматическим ретикуломом), аппаратом Гольджи, множеством митохондрий и лизосом.

Эпендимная глия является разновидностью глиальных клеток. Она образует выстилку полостей мозговых желудочков и центрального канала спинного мозга. Представлена цилиндрическими и кубическими клетками. В них хорошо развиты органоиды.

Микроглия – это мелкие отростчатые клетки с очень плотной цитоплазмой. Характерен фагоцитоз. До сих пор окончательно не решен вопрос о происхождении микроглии в эмбриогенезе. С одной стороны, ее рассматривают как своеобразные макрофаги и относят к элементам тканей внутренней среды мезенхимного происхождения, с другой – имеются данные, позволяющие рассматривать часть микроглии как недифференцированные (покоящиеся) астроциты, которые при определенных условиях начинают активно размножаться и превращаться в зрелые фиброзные астроциты.

Первые три разновидности глиальных клеток образуются в эмбриогенезе, как и нейрон из нейроэктодермы, микроглия же занимает несколько обособленное положение.

**Глия выполняет следующие функции:**

- обеспечение нормальной деятельности определенных нейронов и всего мозга;
- обеспечение элементарной изоляции тел нейронов, их отростков и синапсов при неадекватном взаимодействии между нейронами;
- активный захват астроцитами из синаптической щели медиаторов или их составных частей после прекращения синаптической передачи. В частности, целиком захватываются глией такие медиаторы, как КА (кахоламины);
- трофическую функцию глий. В глиальных клетках сосредоточен основной запас гликогена (главного энергетического субстрата мозга) и липиды. Они контролируют ионный состав межклеточной жидкости, гомеостаз внутренней среды мозга.

### 2.3. Дегенерация и регенерация нервной ткани

Нейроглия ЦНС, шванновские клетки и глиальные клетки – сателлиты периферической нервной системы, в отличие от нервных клеток, обладают значительными пролиферативными способностями. Это обнаруживается при выявлении некоторых опухолей, например глиом нервной системы, после ампутационных нервных рубцов, производных глии в культурах ткани.

Нейроглия играет важную роль в процессах регенерации периферических и, по-видимому, центральных нервных волокон. Нейроны, как правило, не обладают способностью к размножению. При повреждении тела нервной клетки она обычно погибает и фагоцитируется микроглиальными элементами.

**Фагоциты** (лат. *fagos* – пожирать) – клетки микроглии, которые обладают способностью поглощать погибшие части нейронов. Если повреждается (в результате перетяжки, травмы и пр.) аксон нервной клетки, то в теле соответствующего нейрона наступает ряд характерных изменений.

Регенеративные процессы в ЦНС во многих отношениях остаются ещё не изученными, хотя частичное или полное функциональное восстановление при травмах центральной нервной системы в ряде случаев имеет место. В ЦНС к регенерации отрезанных отростков способны клетки Гольджи 1-го типа с длинными аксонами. Клетки Гольджи 2-го типа с короткими отростками, по-видимому, не способны к восстановлению утраченных отростков. Однако и в этом случае регенерация носит abortивный характер, так как полному восстановлению перерезанных аксонов мешает сложный соединительнотканый рубец, возникающий на месте травмы или перерезки.

Таким образом, основными структурными единицами нервной системы являются нейрон, нейроглия и синапс.

## 2.4. Особенности строения нервных клеток

Нейроны являются возбудимыми клетками нервной системы. В отличие от глиальных клеток они способны возбуждаться (генерировать потенциалы действия) и проводить возбуждение. Нейроны – высокоспециализированные клетки и в течение жизни не делятся.

В нейроне выделяют тело – сому и отростки. Сомы нейрона имеет ядро и клеточные органеллы. Основной функцией сомы является осуществление метаболизма клетки.

Тело нервной клетки человека – перикарион, или сома – отличается крупными размерами (4–140 мкм) и наличием крупного округленного ядра. Ядро, занимающее центральное положение, содержит мало хроматина и потому представляется светлоокрашенным. В нем находится резко окрашивающееся ядрышко, в котором сосредоточен хроматин. Снаружи нейрон покрыт клеточной мембраной – нейролеммой. Важнейшей функцией нейролеммы является проведение нервного импульса.

Две другие особенности нервных клеток приурочены к своеобразной морфологии их нейроплазмы. В ней обнаруживается, во-первых, особое зернистое («тигроидное») вещество, сильно окрашивающееся и неодинаковое в клетках разного типа. Во-вторых, она содержит многочисленные тончайшие фибриллы.

Эти фибриллы, или нейрофибриллы, пронизывают плазму клетки. Они, видимо, не ветвятся, но в некоторых клетках образуют сеть. Для нервных клеток характерно отсутствие центросом.

Число отростков у нейронов различно, но по строению и выполняемой функции их делят на два типа. Одни – короткие, сильно ветвя-

щиеся отростки, которые называются дендритами (*dendro* – дерево, ветвь). Нервная клетка несет на себе от одного до множества дендритов. Основной функцией дендритов является сбор информации от множества других нейронов.

Ребенок рождается с ограниченным числом дендритов (межнейронных связей), и увеличение массы мозга, которое происходит на этапах постнатального развития, реализуется за счет увеличения массы дендритов и глиальных элементов.

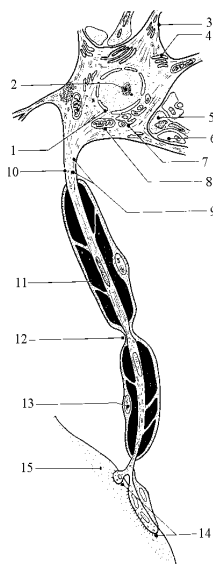


Рис. 2. Строение нейрона:

- 1 – ядро, 2 – ядрышко,
- 3 – дендрит, 4 – тигроид,
- 5 – пресинапс, 6 – ножка астроцита, 7 – аппарат Гольджи,
- 8 – митохондрии,
- 9 – нейрофибриллы, 10 – аксон, 11 – миелиновая оболочка,
- 12 – перехват Ранвье, 13 – ядро шванновской клетки, 14 – синапс,
- 15 – мышечное волокно

Дендриты образуют дендритическую зону, представляющую главное рецепторное поле нейрона, обеспечивающее конвергентную систему сбора информации, которая к ним поступает через синапсы других нейронов (мультиполярные нейроны) или прямо из среды (чувствительные нейроны).

Для дендритов мультиполярных нейронов характерным является наличие на их поверхности тонких шипикообразных отростков длиной до 2–3 мкм. Шипики являются местом синаптического контакта дендритов. На 10 мкм поверхности здесь приходится около 15 шипиков; всего в одном нейроне находится около 40 000 шипиков, поверхность дендритов, включая отростки шипиков, составляет около 220 000 мкм<sup>2</sup>.

Другим типом отростков нервных клеток являются аксоны. Аксон в нейроне один, и представляет собой более или менее длинный отросток, ветвящийся только на дальнем от сомы конце. Эти ветвления аксона называются аксонными терминалями (окончаниями).

Место нейрона, от которого начинается аксон, имеет особое функциональное значение и называется аксонным холмиком. Аксонным холмиком генерируется потенциал действия – специфический электрический ответ

возбужденной нервной клетки. Функцией же аксона является передача нервного импульса следующим нейронам. У одного аксона может быть от двух-трех до нескольких десятков ответвлений – **коллатералей**.

## 2.5. Классификация нейронов

### Классификация нейронов по числу отростков:

1. Униполярные нейроны имеют 1 отросток. По мнению большинства исследователей, такие нейроны не встречаются в нервной системе млекопитающих и человека.

2. Биполярные нейроны – имеют 2 отростка: аксон и дендрит. Разновидностью биполярных нейронов являются псевдоуниполярные нейроны спинномозговых ганглиев, где оба отростка (аксон и дендрит) отходят от единого выроста клеточного тела.

3. Псевдоуниполярные нейроны – имеют 1 аксон, но 2 отростка идут сначала вместе, окруженные одной миелиновой оболочкой, затем расходятся в разные стороны. 1-й отросток – периферический, заканчивается рецептором, 2-й – центральный. Тела ПУК расположены в чувствительных узлах (СМУ).

4. Мультиполярные нейроны – имеют один аксон и несколько дендритов. Их можно выделить в любом отделе нервной системы.

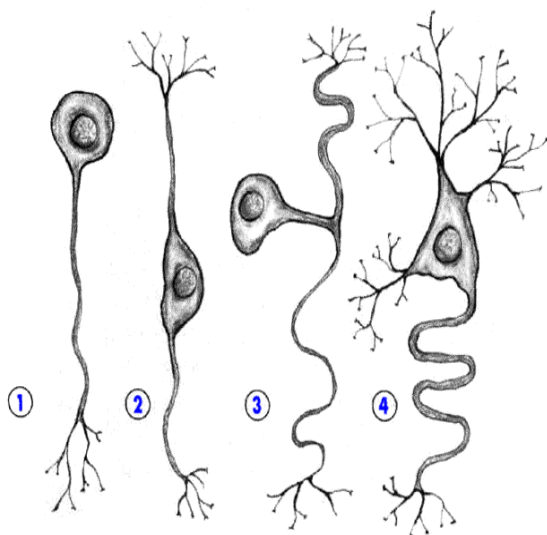


Рис. 3. Классификация нейронов по числу отростков: 1 – униполярные нейроны; 2 – биполярные нейроны; 3 – псевдоуниполярные нейроны; 4 – мультиполярные нейроны

**Классификация нейронов по форме:** веретеновидные, грушевидные, пирамидные, полигональные. Такой подход лежит в основе изучения цитоархитектоники мозга.

**Классификация по выполняемой функции:**

1. Чувствительный (афферентный) – помогающий воспринимать внешние раздражители (стимулы).

2. Ассоциативный (вставочный интернейрон).

3. Двигательные (эфферентные) – вызывающие сокращения и движения. Именно эти нейроны получили наименование «мотонейроны», т.е. двигательные нейроны, сконцентрированные в двигательных ядрах передних рогов спинного мозга и стволовой части головного мозга.

**Биохимическая классификация:**

1. Холинергические (медиатор – АХ – ацетилхолин).

2. Катехоламинергические (А, НА, дофамин).

3. Аминокислотные (глицин, таурин).

**По принципу положения их в сети нейронов:** первичные, вторичные, третичные и т.д.

Исходя из такой классификации, выделяют и типы нервных сетей:

иерархические (восходящие и нисходящие);

локальные – передающие возбуждение на каком-либо одном уровне;

дивергентные с одним входом (находящиеся в основном только в среднем мозге и в стволе мозга) – осуществляющие связь сразу со всеми уровнями иерархической сети. Нейроны таких сетей называют «неспецифическими».

**Нейроны можно различать в зависимости от того, имеют они длинные (клетка Гольджи, тип 1) или короткие аксоны (клетка Гольджи, тип 2).**

В рамках этой классификации короткими считаются те аксоны, ветви которых остаются в непосредственной близости от тела клетки: **клетки 1-го типа Гольджи (эфферентные)** – нейроны с длинным аксоном, продолжающимся в белом веществе мозга; **клетки 2-го типа Гольджи (вставочные)** – нейроны с коротким аксоном, разветвления которого выходят за пределы серого вещества мозга.

## 2.6. Миелиновая оболочка нервной клетки

Функция нейрона заключается в передаче нервного импульса и тесно связана со скоростью его распространения. Скорость, в свою очередь, зависит от наличия мякотных или безмякотных волокон и определяется наличием миелина на аксонах нервной клетки.

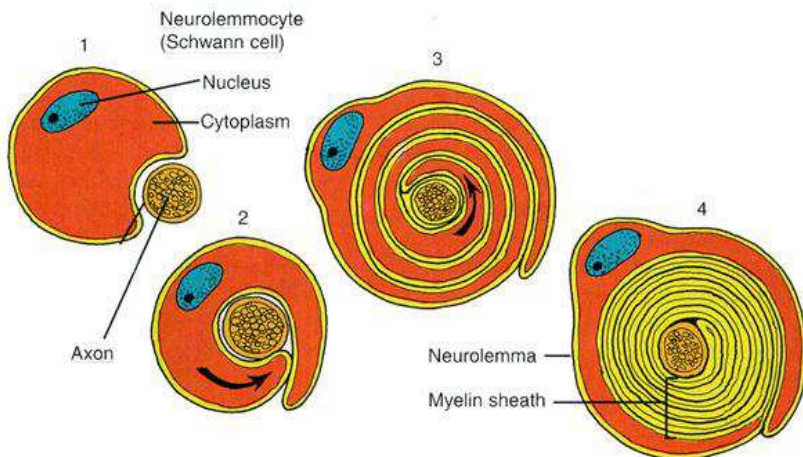


Рис. 4. Образование миелиновой оболочки

**Миелин** – липидоподобное вещество белого цвета, поэтому миелиновые волокна называют белыми волокнами. Миелинизация начинается у человека на 4-м месяце внутриутробного развития и существует в течение жизни. Миелин способны вырабатывать шванновские клетки – на одном небольшом участке аксона, и клетки глии олигодендроциты – сразу на нескольких участках одного аксона и также на аксонах разных нейронов.

Аксон на всем своём протяжении, не считая короткого начального сегмента, покрыт многочисленными клетками-сателлитами. В периферических нервах (находящихся за пределами головного и спинного мозга) клетки-сателлиты образуют неврилемму; в центральной нервной системе они формируют мезаксон.

У нескольких мелких безмякотных аксонов может быть общая клетка – сателлит. Мякотный аксон может быть обернут несколькими слоями липидных мембран. В последнем случае аксон называют также миелинированным, а оболочку клетки – **миелиновой**.

Таким образом, **миелиновой оболочкой нервной клетки** называется мякотная оболочка, окружающая нейрон и состоящая из специализированных клеток глии, капсулы которых содержат миелин.

Миелиновая оболочка аксона не сплошная, а имеет специфические образования – **перехваты Ранвье**, выполняющие роль резисторов, усиливающих нервный импульс.

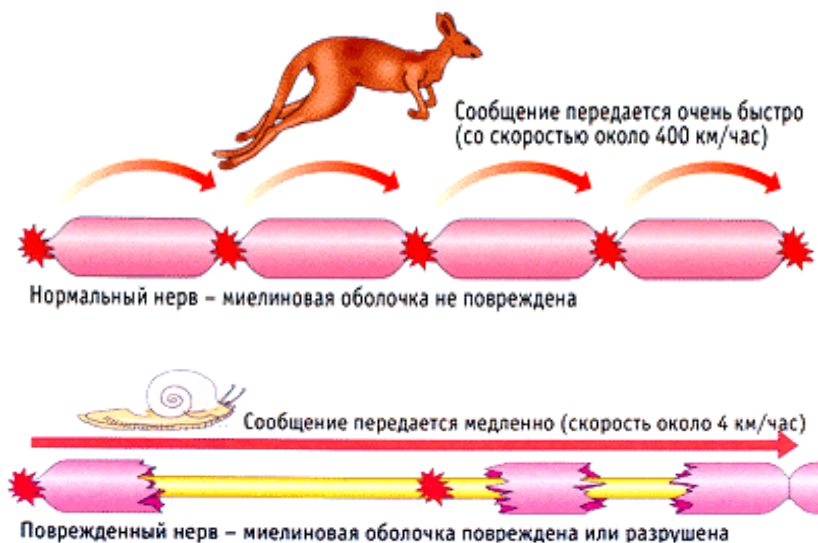


Рис. 5. Скорость передачи нервного импульса и миелинизация оболочки нейрона

## 2.7. Синапс нервной клетки

**Синапс** (гр. *synapsis* – соприкосновение, связь) – место контакта двух нейронов или нейрона и мышцы.

Синапс состоит из 2-х мембран, соприкасающихся друг с другом: одна из них принадлежит разветвлению аксона одного нейрона, а другая – дендриту другого нейрона. Обязательные элементы синапса: пресинаптическая мембрана, синаптическая щель, постсинаптическая мембрана и медиатор.

При исследовании синапса под электронным микроскопом ясно видна граница контактирующих друг с другом нейронов. На этой границе чётко вырисовываются две мембраны – пресинаптическая и постсинаптическая, отделённые друг от друга синаптической щелью. В центральной нервной системе синаптическая щель является непосредственным продолжением межклеточного пространства, их содержимое сообщается друг с другом. Ширина синаптической щели – от 2 до 30 нм, диаметр синаптического контакта – от 0,1 до 10 мкм.

**Синаптическая щель** – промежуток, разделяющий пресинаптическую мембрану аксона одной клетки и постсинаптическую мембрану тела или дендрита нейрона другой клетки или мышцы.



**Пресинаптическая мембрана** является продолжением поверхностной мембраны аксонального окончания, глиальные элементы не участвуют в образовании синапсов. Эта мембрана не сплошная, она имеет отверстия, через которые цитоплазма аксональных окончаний сообщается с синаптическим пространством.

**Постсинаптическая мембрана** менее плотная, чем пресинаптическая, она не имеет отверстий. Толщина каждой из мембран синапса не превышает 5–6 нм.

Несколько иначе построены органические синапсы, например в области нервно-мышечного соединения. На поверхности мышечного волокна имеется углубление со множеством ветвящихся и взаимодействующих между собой складок, в которых размещаются разветвления аксона. Здесь также различаются пресинаптическая (аксональная) и постсинаптическая (мышечная) мембраны. Обе мембраны состоят из нескольких слоев, толщина каждой – около 10 нм; пространство между мембранами заполнено сильно гидратированным гелем.

Синапсы бывают двух видов – возбуждающие и тормозные, с их помощью происходит соответственно передача или блокада нервного импульса.

Основной функцией синапса является передача возбуждения с одной нервной клетки на другую, либо с нейрона на эффекторный орган. По современным данным, в большинстве синапсов передача возбуждения осуществляется посредством **медиатора**, синтезируемого и накапливаемого в нервных окончаниях.

По анатомическому строению все синаптические образования подразделяются на электрические и химические синапсы. Оба способа синаптической передачи имеются и в нервной системе беспозвоночных, и у позвоночных, тем не менее, у высших организмов преобладает химический способ передачи информации. Там, где необходима быстрая передача возбуждения, выгоднее электрические синапсы: здесь не бывает синаптической задержки, и электрическая передача проходит большей частью в обоих направлениях, что особенно удобно для одновременного возбуждения нескольких участвующих в процессе нейронов.

Электрический синапс по своей ультраструктуре отличается от химического синапса в особенности своей симметричностью и тесным контактом обеих мембран.

Физиологические и морфологические наблюдения показывают, что суженная синаптическая щель в месте электрического контакта перекрыта тонкими каналцами, делающими возможным быстрое продвижение ионов между нервными клетками. Интересно, что в электрических синапсах часто встречаются синаптические пузырьки

как в пре-, так и в постсинаптических окончаниях или же с обеих сторон. Предполагают, что в электрическом синапсе, где невозможна химическая передача, пузырьки могут служить для переноса трофических веществ.

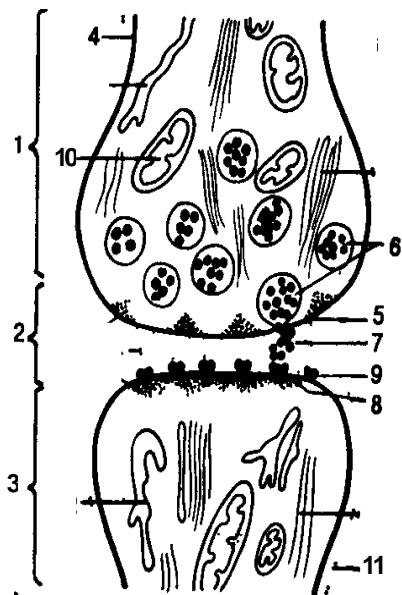


Рис. 6. Межнейронный химический синапс: 1 – пресинаптический полюс; 2 – синаптическая щель; 3 – постсинаптический полюс; 4 – аксон; 5 – пресинаптическая мембрана; 6 – синаптические пузырьки; 7 – синаптическая щель; 8 – постсинаптическая мембрана; 9 – рецептор для медиатора; 10 – митохондрии; 11 – дендрит

Необходимо отметить, что существуют также смешанные синапсы, где электрический контакт занимает только часть площади синапса, тогда как остальная часть обладает морфологическими и функциональными свойствами химического синапса (например, чашеобразные окончания в цилиарном ганглии цыпленка, синапсы в гранулярном слое мозжечка электрических рыб).

Большей частью синапсы образуются между окончанием аксона (пресинаптический элемент) и рецепторной поверхностью другого нейрона. Но, в сущности, любой участок нейрона может быть как пре-, так и постсинаптическим элементом.

Синаптическая щель в месте синаптического комплекса несколько шире, чем обычное межклеточное пространство.

Постсинаптическая мембрана с электрофизиологической точки зрения невозбудима и служит только каналом-посредником. Другая ее особенность – это присутствие молекулярных рецепторов различных медиаторов. Медиатор является химическим веществом, осуществляющим передачу информации в химических синапсах.

Различают синапсы простые – контакты аксона с телом или дендритом следующего нейрона. Эти элементарные синапсы, сочетаясь, образуют сложные синаптические ансамбли. Анализ внутренних корреляций в них, идентификация отдельных элементов, отношение каждого к определенному функциональному типу составляют одну из трудных исследовательских задач. Однако наличие синаптических ансамблей предполагает высокую степень как расчлененности, так и интегрированности функции нервной системы уже на уровне интернейрональных взаимодействий.

Среди синаптических ансамблей различают:

**синаптическую конвергенцию**, при которой на одном и том же постсинаптическом элементе располагается несколько пресинаптических профилей с набором синаптических пузырьков с разными медиаторами;

**синаптическую дивергенцию**, если одна и та же пресинаптическая терминаль взаимодействует с двумя и более постсинаптическими зонами разных нейронов. Синаптическая дивергенция характерна для нейронов, в которых выросты дендритов сближены и контакты пресинапса с ними облегчены.

Самые сложные синаптические ансамбли называют синаптическими модификациями. В них несколько пресинаптических бутонов образуют гломерул и одновременно являются постсинаптическими элементами.

Общее количество синапсов в головном мозге составляет более чем астрономическое число –  $1 \times 10^{18}$ . Один нейрон образует связи с 65 тыс. себе подобных. На мотонейронах количество синапсов достигает 5 тыс., а на пирамидах 3-го слоя новой коры вдвое больше.

## 2.8. Медиаторы

До 50-х годов XX столетия к медиаторам относили две группы низкомолекулярных соединений: амины (ацетилхолин, адреналин, норадреналин, серотонин, дофамин) и аминокислоты (гамма-аминомасляная кислота, глутамат, аспартат, глицин). Позже было показано, что нейропептиды составляют специфическую группу медиаторов, а также могут выступать в качестве нейромодуляторов (веществ, изменяющих величину ответа нейрона на стимул).

В настоящее время известно, что нейрон может синтезировать и выделять несколько нейромедиаторов (сосуществующие медиаторы). Такое представление о химическом кодировании вошло в основу принципа множественности химических синапсов. Нейроны обладают нейромедиаторной пластичностью, т.е. способны менять основной медиатор в процессе развития. Сочетание медиаторов может быть неодинаковым для разных синапсов.

В нервной системе существуют особые нервные клетки – нейросекреторные. К нейросекреторным клеткам относятся клетки, имеющие типичную структурную и функциональную (т.е. способность проводить нервный импульс) нейрональную организацию, а их нейросекреторная функция, связанная с секрецией биологически активных веществ, является их специфической особенностью. Функциональное значение этого механизма состоит в обеспечении регуляторной химической коммуникации, осуществляемой с помощью нейросекретируемых продуктов, между центральной нервной и эндокринной системами.

Одна из основных функций нейросекреторных клеток – это синтез белков и полипептидов и их дальнейшая секреция. В связи с этим в клетках подобного типа чрезвычайно развит белоксинтезирующий аппарат – это гранулярный эндоплазматический ретикулум и полирибосомы; аппарат Гольджи. Сильно развит в нейросекреторных клетках лизосомальный аппарат, особенно в периоды их интенсивной деятельности. Но самым существенным признаком активной деятельности нейросекреторной клетки является количество элементарных нейросекреторных гранул, видимых в электронном микроскопе.

Основы морфологической классификации синапсов были заложены Рамоном Кахалем. Он выделил два их вида – аксо-соматические и аксо-дендритические, наличие которых в мозге млекопитающих не вызывает сомнения. К этим двум видам прибавились аксо-аксональные контакты, которые являются единственными в ганглионарной нервной системе.

### **Классификация медиаторов**

**Холинергические нейроны** находятся в сегментарных рабочих центрах спинного мозга, мозгового ствола, нейронах таламуса, хвостового ядра, гигантских пирамидах Беца. Ацетилхолин как медиатор используют клетки в ганглиях ВНС. Поражение холинергических нейронов новой коры является основой сенильных деменций.

**Норадренергические нейроны** находятся в голубом пятне варолиева моста и проецируют аксоны в основном в лобную область новой коры.

**Дофаминергические нейроны** сосредоточены в основном в черном веществе среднего мозга, их аксоны конвергируют на нервные клетки подкорковых ганглиев, лобную и энторинальную кору, необходимы для реализации нормальных двигательных актов, повреждение вызывает паркинсонизм или хорею Геттингтона. Дофамин, в меньшей степени норадреналин, имеют отношение к патогенезу шизофрении, особенно буйных ее проявлений.

**Серотонинергические нейроны** находятся в ядрах шва варолиева моста, их аксоны конвергируют на нейроны промежуточного мозга – таламуса, гипоталамуса и новую кору. Часть серотонина метаболизируется в мелатонин, неравновесие между ними определяет состояние сна и бодрствования. Некоторые лекарственные препараты углубляют и улучшают сон путем перевода большей части серотонина в мелатонин.

В стволе мозга выделены две группы адренергических, а на периферии в узлах ВНС – гистаминергические нейроны.

**ГАМК-ергические нейроны**, их пути и синапсы широко представлены в ЦНС млекопитающих. Они участвуют в регуляции моторной активности и эмоциональном поведении. Нарушение ГАМК-ергической системы приводит к эпилепсии и хоре Геттингтона.

К тормозным аминокислотным нейротрансмиттерам относятся глицин.

**Глицинергические нейроны** – клетки Реншоу – занимают центральное положение в базиллярных ядрах промежуточной зоны спинного мозга. Их аксоны оканчиваются на мотонейронах и тормозят функцию этих клеток.

Еще одна аминокислота – таурин – рассматривается как тормозной медиатор звездчатых и корзинчатых нейронов молекулярного слоя коры мозжечка.

**Тауринергические нейроны** снижают функцию клеток Пуркинье, а вместе с другими нейронами – клетками-зернами и нейронами Гольджи – тормозят их активность.

**Пуринергические нейроны** обнаружены в интрамуральных узлах ВНС. Их медиатором может быть АТФ или конечный продукт ее каскадного гидролиза аденозин. Пурины оказывают гипотензивные эффекты на гладкие миоциты желудочно-кишечного тракта, артерий мозга и сердечную мышцу.

Помимо классических медиаторов многие нейроны секретируют регуляторные пептиды, претендующие на функцию как гормонов, так и медиаторов.

### **Контрольные вопросы**

1. Клеточная теория Шванна.
2. Строение и функция нервной клетки.
3. Нервная ткань, ее строение.
4. Нейроглия: макро- и микроглия.
5. Астроциты, олигодендроциты, шванновские клетки – строение и функции.
6. Развитие и гистогенез нервной ткани.
7. Строение серого и белого вещества.
8. Дегенерация и регенерация нервной ткани.
9. Особенности строения нервных клеток.
10. Классификация нейронов.
11. Миелиновая оболочка нервной клетки.
12. Нервные волокна: миелиновые и безмиелиновые.
13. Процесс образования миелиновых оболочек.
14. Строение синапса, свойства и функция. Медиаторы.

## Глава 3. МОРФОЛОГИЯ СПИННОГО МОЗГА

---

*3.1. Наружное строение спинного мозга.*

*3.2. Внутреннее строение спинного мозга.*

*3.3. Рефлекторная дуга.*

### 3.1. Наружное строение спинного мозга

Спинальный мозг имеет вид толстого шнура, диаметр которого составляет около 1 см. Длина спинного мозга у взрослого человека 43 см. Масса – от 34 до 38 грамм, что составляет 2% от массы головного мозга. Он несколько уплощен в передне-заднем направлении.

Спинальный мозг имеет сегментарное строение. На уровне большого затылочного отверстия он переходит в головной мозг, а на уровне I–II поясничных позвонков заканчивается мозговым конусом, от которого отходит терминальная (концевая) нить, окруженная корешками поясничных и крестцовых спинномозговых нервов. В местах отхождения нервов к верхним и нижним конечностям имеются утолщения – шейное и поясничное (пояснично-крестцовое).

В утробном развитии эти утолщения не выражены. Шейное утолщение – на уровне V–VI шейных сегментов и пояснично-крестцовое – в области III–IV поясничных сегментов.

Морфологических границ между сегментами спинного мозга не существует, поэтому деление на сегменты является функциональным.

Передняя срединная щель и задняя срединная борозда делят спинной мозг на две симметричные половины. Каждая половина, в свою очередь, имеет по две слабо выраженные продольные борозды, из которых выходят передние и задние корешки спинномозговых нервов. Передний корешок состоит из отростков двигательных (моторных, эфферентных, центробежных) нервных клеток, расположенных в переднем роге спинного мозга. Задний корешок, чувствительный (афферентный, центростремительный), представлен совокупностью проникающих в спинной мозг центральных отростков псевдоуниполярных клеток, тела которых образуют спинномозговой узел.

От спинного мозга отходит 31 пара спинномозговых нервов: 8 пар шейных, 12 пар грудных, 5 пар поясничных, 5 пар крестцовых и пара

копчиковых. Участок спинного мозга, соответствующий двум парам корешков (два передних и два задних) и одной паре спинно-мозговых нервов, называют **сегментом**.

Передние корешки выполняют различную функцию. Задние корешки содержат только афферентные волокна и проводят в спинной мозг чувствительные импульсы, а передние содержат эфферентные волокна, которые передают двигательные импульсы из спинного мозга к мышцам.

### 3.2. Внутреннее строение спинного мозга

Спинной мозг состоит из нервных клеток и волокон серого вещества, имеющего на поперечном срезе вид буквы Н или бабочки. На периферии серого вещества находится белое вещество, образованное нервными волокнами.

В центре серого вещества располагается центральный канал, содержащий спинномозговую жидкость. Верхний конец канала сообщается с IV желудочком, а нижний образует концевой желудочек.

В сером веществе различают передние, боковые и задние столбы, а на поперечном срезе они соответственно передние, боковые и задние рога.

В передних рогах расположены двигательные нейроны, в задних – чувствительные, а в боковых – нейроны, образующие центры симпатической нервной системы.

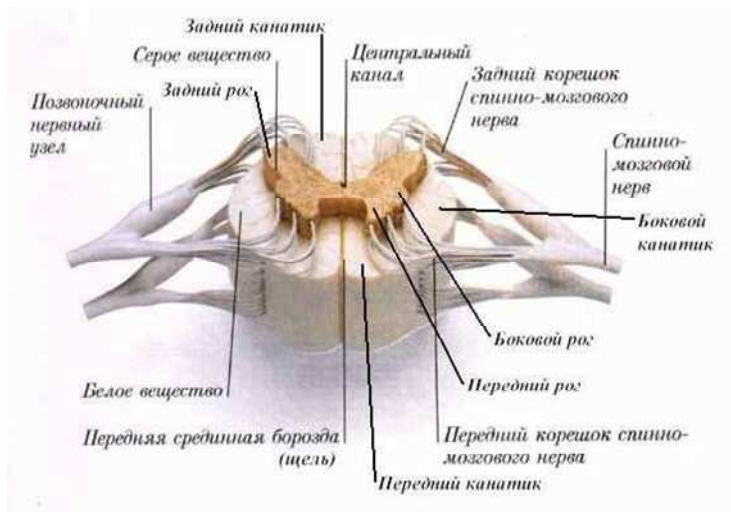


Рис. 7. Внутреннее строение спинного мозга. Строение сегмента



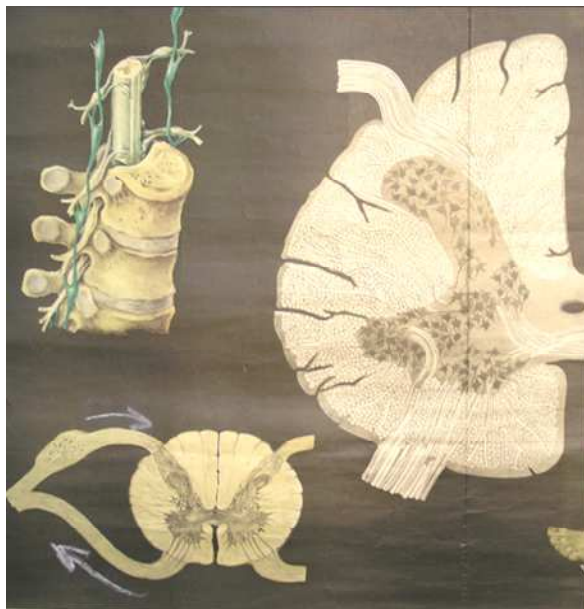


Рис. 8. Внутреннее строение спинного мозга. Ядра мозга и образование спинно-мозгового нерва

Спинальный мозг человека содержит около 13 млн нейронов, из них 3% – мотонейроны, а 97% – вставочные.

Функционально нейроны спинного мозга можно разделить на 4 основные группы:

**мотонейроны**, или двигательные – клетки передних рогов, аксоны которых образуют передние корешки;

**интернейроны** – нейроны, получающие информацию от спинальных ганглиев и располагающиеся в задних рогах. Эти нейроны реагируют на болевые, температурные, тактильные, вибрационные, проприорецептивные раздражения;

**симпатические, парасимпатические нейроны** расположены преимущественно в боковых рогах. Аксоны этих нейронов выходят из спинного мозга в составе передних корешков;

**ассоциативные клетки** – нейроны собственного аппарата спинного мозга, устанавливающие связи внутри и между сегментами.

В средней зоне серого вещества (между задним и передним рогами) спинного мозга имеется промежуточное ядро (ядро Кахаля) с клетками, аксоны которых идут вверх или вниз на 1–2 сегмента и дают коллатерали на нейроны ипси- и контралатеральной стороны, образуя сеть. Подобная сеть имеется и на верхушке заднего рога спинного мозга – эта

сеть образует так называемое студенистое вещество и выполняет функции ретикулярной формации спинного мозга.

Средняя часть серого вещества спинного мозга содержит преимущественно короткоаксонные веретенообразные клетки (промежуточные нейроны), выполняющие связующую функцию между симпатическими отделами сегмента, между клетками его передних и задних рогов.

*Мотонейроны.* Аксон мотонейрона своими терминалями иннервирует сотни мышечных волокон, образуя мотонейронную единицу. Чем меньше мышечных волокон иннервирует один аксон, тем более дифференцированные, точные движения выполняет мышца.

Мотонейроны спинного мозга функционально делят на  $\alpha$ - и  $\gamma$ -нейроны.  $\alpha$ -мотонейроны образуют прямые связи с чувствительными путями, идущими от экстрафузальных волокон мышечного веретена, имеют до 20 000 синапсов на своих дендритах и характеризуются низкой частотой импульсации (10–20 в секунду).  $\gamma$ -мотонейроны, иннервирующие интрафузальные мышечные волокна мышечного веретена, получают информацию о его состоянии через промежуточные нейроны. Сокращение интрафузального мышечного волокна не приводит к сокращению мышцы, но повышает частоту разрядов импульсов, идущих от рецепторов волокна в спинной мозг. Эти нейроны обладают высокой частотой импульсации (до 200 в секунду).

*Интернейроны.* Эти промежуточные нейроны, генерирующие импульсы с частотой до 1000 в секунду, являются фоновоактивными и имеют на своих дендритах до 500 синапсов. Функция интернейронов заключается в организации связей между структурами спинного мозга, в обеспечении влияния восходящих и нисходящих путей на клетки отдельных сегментов спинного мозга. Очень важной функцией интернейронов является торможение активности нейронов, что обеспечивает сохранение направленности пути возбуждения. Возбуждение интернейронов, связанных с моторными клетками, оказывает тормозящее влияние на мышцы-антагонисты.

*Нейроны симпатического отдела* автономной системы расположены в боковых рогах сегментов грудного отдела спинного мозга. Эти нейроны являются фоновоактивными, но имеют редкую частоту импульсации (3–5 в секунду).

*Нейроны парасимпатического отдела* автономной системы локализуются в сакральном отделе спинного мозга и являются фоновоактивными.

Таким образом, серое вещество спинного мозга образует сегментарный аппарат спинного мозга. Основная его функция – это осуществление врожденных рефлексов в ответ на раздражение (внутреннее или внешнее).

Белое вещество разделяют на три канатика с каждой стороны: передний, боковой и задний.

**Передний канатик** включает следующие проводящие пути:

Передний корково-спинномозговой (пирамидный) двигательный путь. Он содержит отростки пирамидных клеток. Пучок нервных воло-

кон, образующих этот путь, лежит вблизи передней срединной щели. Проводящий путь передает импульсы двигательных реакций от коры большого мозга к передним рогам спинного мозга.

Ретикулярно-спинномозговой путь проводит импульсы от ретикулярной формации головного мозга к двигательным ядрам переднего рога спинного мозга. Он располагается в центральной части переднего канатика, латеральнее корково-спинномозгового пути.

Покрышечно-спинномозговой путь связывает подкорковые центры зрения и слуха с двигательными ядрами передних рогов спинного мозга. Пучок этих волокон непосредственно примыкает к передней срединной щели. Наличие этого тракта позволяет осуществлять рефлекторные защитные движения при зрительных и слуховых раздражениях.

Передний спинно-таламический путь находится несколько впереди от ретикулярно-спинномозгового. Проводит импульсы тактильной чувствительности.

Задний продольный пучок расположен между передним пирамидным путем и передней серой спайкой. Волокна этого пучка проводят нервные импульсы, координирующие работу мышц и глазного яблока.

Преддверно-спинномозговой путь находится на границе переднего канатика с боковым. Обеспечивает поддержание равновесия и осуществляет координацию движения.

**Боковой канатик** содержит следующие пути:

Задний спинно-мозжечковый путь (пучок Флексига) проводит импульсы проприоцептивной чувствительности, идущие в мозжечок.

Передний спинно-мозжечковый путь (пучок Говерса) несет проприоцептивные импульсы в мозжечок.

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

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

Красноядерно-спинномозговой путь расположен впереди от латерального корково-спинномозгового (пирамидного) пути. Этот путь является проводником импульсов автоматического (подсознательного) управления движениями и тонусом скелетных мышц. Проводит импульсы к передним рогам спинного мозга.

**Задний канатик** на уровне шейного и верхних грудных сегментов спинного мозга делится на два пучка задней промежуточной бороздой: тонкий (пучок Голля) и клиновидный (пучок Бурдаха).

Тонкий пучок состоит из более длинных проводников, идущих от нижних отделов туловища и нижних конечностей соответствующей стороны к продолговатому мозгу. Тонкий и клиновидный пучки – это проводники проприоцептивной чувствительности (суставно-мышечное

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

Белое вещество образовано миелиновыми волокнами. Пучки нервных волокон, связывающие различные отделы нервной системы называются проводящими путями спинного мозга. Выделяют три проводящих пути:

1) волокна, соединяющие участки спинного мозга на различных уровнях;

2) двигательные (эфферентные, нисходящие) волокна, идущие из головного мозга в спинной для соединения с клетками передних рогов;

3) чувствительные (афферентные, восходящие) волокна, направляющиеся к центрам большого мозга и мозжечка.

Все восходящие корковые пути состоят из 3-х типов нейронов: первые располагаются в органах чувств, заканчиваются в спинном мозге или в стволовой части мозга; вторые располагаются в ядрах спинного или головного мозга и заканчиваются в ядрах таламуса и гипоталамуса, эти нейроны образуют центrostремительные восходящие пути; третьи лежат в ядрах промежуточного мозга (в ядрах таламуса) для кожной и мышечно-суставной чувствительности, для зрительных импульсов в коленчатом теле, обонятельных импульсов и в сосцевидных телах. Отростки третьих нейронов заканчиваются на клетках соответствующих корковых центров (зрительного, слухового, обонятельного и общей чувствительности).

Среди центростремительных нервных путей необходимо выделить корково-спинномозговые (пирамидные) и корково-мозжечковые пути.

Пирамидные пути начинаются от клеток пятого слоя коры в области предцентральной извилины. Они обеспечивают передачу нервных импульсов от двигательного центра коры мозга к двигательным ядрам черепных нервов и двигательным нейронам передних рогов спинного мозга. Эти импульсы участвуют в формировании сознательных двигательных реакций человека. Нервные волокна идут через ножку мозга, мост и проходят в пирамиды продолговатого мозга, где большая часть волокон перекрещивается, затем нервные волокна идут в боковой канатик спинного мозга, к передним его рогам, которые связаны с мышцами.

Корково-мозжечковые связи соединяют кору полушарий большого мозга с мозжечком. Это – двухнейронный путь. Тело первого нейрона лежит в спинномозговом узле, а вторые нейроны лежат в задних рогах спинного мозга. При помощи этой связи кора большого мозга оказывает регулирующее влияние на деятельность мозжечка.

Функция спинного мозга заключается в том, что он служит координирующим центром простых спинальных рефлексов (коленный рефлекс) и автономных рефлексов (сокращение мочевого пузыря), а также осуществляет связь между спинальными нервами и головным мозгом.

Спинному мозгу присущи две функции: рефлекторная и проводниковая.

### **Оболочки спинного мозга**

Спинной мозг окружен тремя оболочками.

**Наружная** – твердая оболочка представлена продолговатым мешком с прочными стенками, расположенным в позвоночном канале и содержащим спинной мозг с корешками. Внутренняя поверхность твердой оболочки спинного мозга отделена от средней (паутинной) оболочки узким щелевидным **субдуральным пространством**, которое пронизано соединительно-тканными волокнами.

**Паутинная** (средняя) оболочка – это тонкая, прозрачная оболочка, расположенная кнутри от твердой оболочки. Паутинная оболочка срастается с твердой оболочкой возле межпозвоночных отверстий.

**Мягкая** (сосудистая) оболочка – это внутренняя оболочка, плотно прилегает к спинному мозгу и срастается с ним. В ней различают 2 слоя – внутренний и наружный, между которыми располагаются кровеносные сосуды. Между мягкой и паутинной оболочками располагается подпаутинное пространство, заполненное спинномозговой жидкостью (примерно 120–140 мл).

### **Возрастные особенности**

У новорожденного спинной мозг составляет в длину 14 см, к двум годам – 20 см, к 10 годам – 29 см. Масса спинного мозга у новорожденного составляет 5,5 г, к двум годам – 13 г, к 7 годам – 19 г. У новорожденного хорошо выражены два утолщения, а центральный канал шире, чем у взрослого. В первые два года происходит изменение просвета центрального канала. Объем белого вещества возрастает быстрее, чем объем серого вещества.

### **Рефлекторные функции спинного мозга**

Нервные клетки организма связаны с рецепторами и рабочими органами. Двигательные нейроны мозга иннервируют все мышцы туловища, конечностей, шеи и дыхательные мышцы – диафрагму и межреберные мышцы.

Собственная рефлекторная деятельность спинного мозга осуществляется сегментарными рефлекторными дугами.

Сегментарная рефлекторная дуга состоит из рецептивного поля, из которого импульсация по чувствительному волокну нейрона спинального ганглия, а затем по аксону этого же нейрона через задний корешок входит в спинной мозг, далее аксон может идти прямо к мотонейрону переднего рога, аксон которого подходит к мышце. Так образуется моноси-

наптическая рефлекторная дуга, которая имеет один синапс между афферентным нейроном спинного ганглия и мотонейроном переднего рога.

Эти рефлекторные дуги образуются в таких рефлексах, которые возникают только при раздражении рецепторов мышечных веретен. Другие спинальные рефлексы реализуются с участием интернейронов заднего рога или промежуточной области спинного мозга. В итоге возникают полисинаптические рефлекторные дуги.

**Проводниковые функции** выполняются за счет восходящих и нисходящих путей. Эти пути связывают определенные сегменты спинного мозга друг с другом, а также с головным мозгом.

### 3.3. Рефлекторная дуга

Рефлекторная дуга формируется в пределах двигательного пула (двигательным пулом считается группа нейронов, находящихся в различных ядрах и сегментах спинного мозга, но объединенных функционально), а не сегмента спинного мозга. Это связано с тем, что в иннервации одной поперечно-полосатой мышцы принимают участие многие мотонейроны, разбросанные по нескольким сегментам спинного мозга, но объединяющиеся в функциональную единицу.

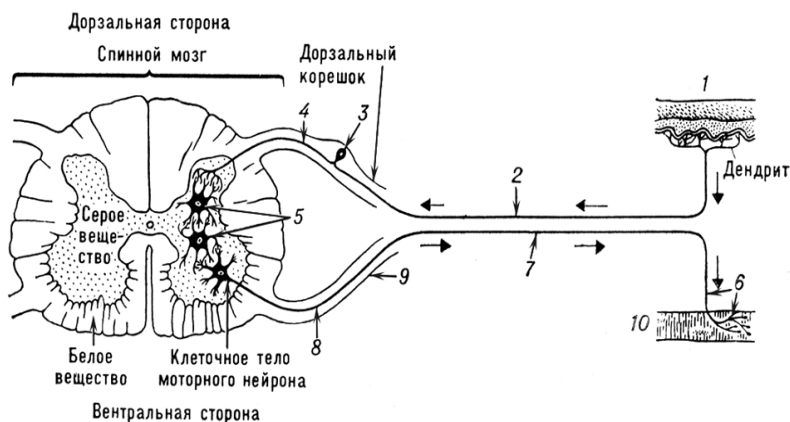


Рис. 9. Трехнейронная соматическая рефлекторная дуга: 1 – рецептор, 2 – первый чувствительный нейрон (псевдоуниполярная клетка), 3 – спинномозговой узел, 4 – задний корешок спинного мозга, 5 – чувствительные ядра спинного мозга, 6 – периферический отдел третьего нейрона, 7 – спинно-мозговой нерв, 8 – третий двигательный нейрон, 9 – передний корешок спинного мозга, 10 – рабочий орган

В состав рефлекторной дуги входят как чувствительные, так и вставочные и двигательные нейроны. Эта связь возникла на разных этапах эволюции и представляет часть цепи обратной связи. Благодаря подобному механизму переключения нервных импульсов сокращение мышцы зависит от силы импульсов, поступающих в двигательные пулы из двигательных ядер спинного мозга, а не только от величины предложенной нагрузки, т.е. силы раздражения.

При раздражении рецепторов сигналы по афферентным нервам поступают в первую очередь на вставочные нейроны задних столбов спинного мозга, которые переключают импульсы исключительно на мелкие мотонейроны передних столбов, передающие по спинномозговым нервным волокнам импульсы для возбуждения мышечных веретен. Их сокращение приводит к растяжению мышечной трубки и возбуждению ее первичного рецептора.

Импульсы, возникшие в этой трубке и уловленные первичным рецептором, передаются по чувствительному нервному волокну непосредственно для возбуждения крупных мотонейронов передних столбов спинного мозга, иннервирующих только экстрафузальные мышечные волокна. После сокращения мышцы возбуждение первичного рецептора ослабевает и наступает постепенное затухание возбуждения крупных мотонейронов. Этот рефлекторный механизм постоянно координируется механизмом торможения.

### **Контрольные вопросы**

1. Наружное строение спинного мозга.
2. Внутреннее строение спинного мозга.
3. Топография спинного мозга.
4. Топография белого вещества (канатиков) спинного мозга.
5. Топография серого вещества (рогов) спинного мозга.
6. Сегментарный аппарат спинного мозга.
7. Оболочки спинного мозга.
8. Межоболочечные пространства спинного мозга.
9. Строение 3-нейронной рефлекторной дуги соматического рефлекса.
10. Формирование спинномозгового нерва и название его ветвей.
11. Расположение в спинном мозге серого и белого вещества.
12. Рефлекторные функции спинного мозга.

## Глава 4. МОРФОЛОГИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА

- 4.1. Онто- и филогенез головного мозга.
- 4.2. Строение ствола мозга.
- 4.3. Строение конечного мозга.
- 4.4. Обонятельный мозг.
- 4.5. Базальные ядра.
- 4.6. Боковые желудочки – полости головного мозга.
- 4.7. Белое вещество полушарий.
- 4.8. Оболочки головного мозга и их особенности.

### 4.1. Онто- и филогенез головного мозга

Головной мозг развивается из расширенного переднего отдела нервной трубки, задняя часть которой превращается в спинной мозг. В процессе роста в переднем отделе мозговой трубки посредством перегородок образуются три мозговых пузыря: передний, средний и задний (ромбовидный). Из переднего пузыря образуется промежуточный и конечный мозг, заднего – продолговатый и задний мозг (мост и мозжечок), средний мозг не разделяется и за ним сохраняется прежнее название. У новорожденного масса головного мозга составляет 370–400 г. В течение первого года жизни она удваивается, а к 6 годам увеличивается в 3 раза. Затем происходит медленное прибавление массы, заканчивающееся в 20–29-летнем возрасте.

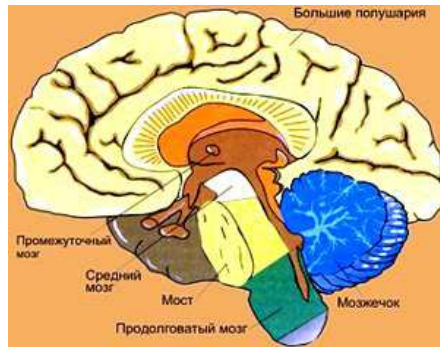


Рис. 10. Отделы головного мозга

Кора больших полушарий появляется у пресмыкающихся. У птиц отсутствуют борозды. У млекопитающих образуется настоящая кора.



Большие полушария развиваются из конечного мозгового пузыря нервной трубки, поэтому этот отдел называется конечным.

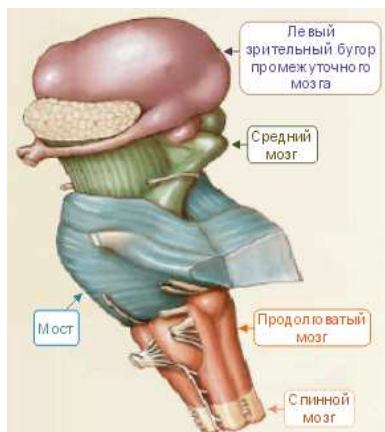


Рис. 11. Ствол головного мозга

У человека выделяют пять отделов головного мозга: продолговатый, задний, состоящий из мозжечка и Варолиева моста, средний, промежуточный и конечный. Первые четыре отдела не имеют коры и составляют ствол мозга.

## 4.2. Строение ствола мозга

### 4.2.1. Продолговатый мозг

Данный отдел ствола находится между задним мозгом и спинным мозгом. Длина продолговатого мозга у взрослого человека составляет 25 мм. Имеет форму усеченного конуса или луковицы. В продолговатом мозге различают вентральную, дорсальную и 2 боковые поверхности, которые разделены бороздами. В отличие от спинного мозга он не имеет метомерного, повторяющегося строения. Серое вещество расположено в центре, а ядра – по периферии.

Передняя поверхность разделена передней срединной щелью, по бокам расположены пирамиды, образованные пучками нервных волокон пирамидных путей, частично перекрещивающихся (перекрест пирамид). Сбоку от пирамид с каждой стороны располагаются оливы, отделяющиеся от пирамиды передней латеральной бороздой.

Задняя поверхность продолговатого мозга разделена задней срединной бороздой. По бокам расположены утолщения – тонкий и клиновидный пучки задних канатиков спинного мозга.

Боковая поверхность – на ней по бокам с каждой стороны находятся передняя и задняя латеральные борозды. Все они являются продолжением одноименных борозд спинного мозга. Кзади от каждой пирамиды расположены утолщения овальной формы – оливы, заполненные серым веществом. Между пирамидой и оливой из передней боковой борозды выходит XII пара черепных нервов, а из задней боковой борозды – корешки IX, X, XI пар черепных нервов.

Верхняя часть задней поверхности имеет форму треугольника и образует дно IV желудочка. От продолговатого мозга к мозжечку идут две мозжечковые ножки, где проходят волокна заднего спинномозгового пути и другие нервные волокна.

В продолговатом мозге находятся оливы, связанные со спинным мозгом, экстрапирамидной системой и мозжечком – это тонкое и клиновидное ядро проприорецептивной чувствительности (ядро Голля и Бурдаха). Здесь же находятся перекресты нисходящих пирамидных путей и восходящих путей, образованных тонким и клиновидным пучками (Голля и Бурдаха), ретикулярная формация.

Продолговатый мозг за счет своих ядерных образований и ретикулярной формации участвует в реализации вегетативных, соматических, вкусовых, слуховых, вестибулярных рефлексов. Особенностью продолговатого мозга является то, что его ядра, возбуждаясь последовательно, обеспечивают выполнение сложных рефлексов, требующих последовательного включения разных мышечных групп, что наблюдается, например, при глотании.

В продолговатом мозге расположены ядра следующих черепных нервов: пара VIII – преддверно-улитковый нерв, состоящий из улитковой и преддверной частей; улитковое ядро лежит в продолговатом мозге; пара IX – языкоглоточный нерв; его ядро образовано двигательной, чувствительной и вегетативной частями: двигательная часть участвует в иннервации мышц глотки и полости рта, чувствительная получает информацию от рецепторов вкуса задней трети языка, вегетативная иннервирует слюнные железы; пара X – блуждающий нерв, имеющий 3 ядра: вегетативное иннервирует гортань, пищевод, сердце, желудок, кишечник, пищеварительные железы; чувствительное получает информацию от рецепторов альвеол легких и других внутренних органов и двигательное – обеспечивает последовательность сокращения мышц глотки, гортани при глотании; пара XI – добавочный нерв; его ядро частично расположено в продолговатом мозге; пара XII – подъязычный нерв, который является двигательным нервом языка; его ядро большей частью расположено в продолговатом мозге.

**Сенсорные функции.** Продолговатый мозг регулирует ряд сенсорных функций: рецепцию кожной чувствительности лица – в сенсорном ядре тройничного нерва; первичный анализ рецепции вкуса – в ядре

улиткового нерва; рецепцию слуховых раздражений – в верхнем вестибулярном ядре. В задне-верхних отделах продолговатого мозга проходят пути кожной, глубокой висцеральной чувствительности, часть из которых переключается здесь на второй нейрон (тонкое и клиновидное ядро). На уровне продолговатого мозга перечисленные сенсорные функции реализуют первичный анализ силы и качества раздражения, далее обработанная информация передается в подкорковые структуры для определения биологической значимости данного раздражения.

**Проводниковые функции.** Белое вещество продолговатого мозга состоит из коротких и длинных пучков нервных волокон. Короткие пучки осуществляют связь между ядрами продолговатого мозга, а также между ними и ядрами ближайших отделов головного мозга. Длинные пучки нервных волокон представляют собой восходящие и нисходящие пути спинного мозга. Такие образования головного мозга, как мост, средний мозг, мозжечок, таламус, гипоталамус и кора большого мозга, имеют двусторонние связи с продолговатым мозгом. Наличие этих связей свидетельствует об участии продолговатого мозга в регуляции тонуса скелетной мускулатуры, вегетативных и высших интегративных функций, анализе сенсорных раздражений.

### **Рефлекторные центры продолговатого мозга**

**Дыхательный центр** – совокупность нервных клеток, расположенных в разных отделах ЦНС, обеспечивающих координированную ритмическую деятельность дыхательных мышц и приспособление дыхания к изменяющимся условиям внешней и внутренней среды организма. Дыхательный центр расположен в ретикулярной формации продолговатого мозга, в области дна IV желудочка и является парным, причем каждая половина иннервирует дыхательные мышцы той же половины тела.

Дыхательный центр представляет сложное образование, состоящее из центра вдоха (инспираторный центр) и центра выдоха (экспираторный центр). В верхней части Варолиева моста находится пневмотаксический центр, который контролирует деятельность расположенных ниже дыхательных центров вдоха и выдоха и обеспечивает нормальные дыхательные движения.

Вследствие непосредственного и рефлекторного (через хеморецепторы) действия углекислоты на дыхательный центр возникает возбуждение инспираторных нейронов, которое передается на мотонейроны дыхательных мышц, вызывая акт вдоха.

Одновременно возбуждение инспираторных нейронов передается на центр пневмотаксиса, расположенный в Варолиевом мосту, а оттуда по отросткам его нейронов доходит до экспираторных нейронов дыхательного центра продолговатого мозга, вызывая возбуждение этих нейронов, прекращение вдоха и стимуляцию выдоха.

Однако наличие дыхательных центров продолговатого мозга является абсолютным, т.к. при их разрушении дыхание прекращается. При перерезке вышележащих отделов ЦНС дыхание сохраняется. Большим полушариям головного мозга принадлежит особая роль в связи с тем, что они обеспечивают всю гамму тончайших приспособлений дыхания к потребностям организма в связи с непрерывными изменениями условий внешней среды и жизнедеятельности организма. Характерной особенностью влияния коры на интенсивность дыхания является условно-рефлекторная деятельность. Так, при различных эмоциональных состояниях ритмика дыхания изменяется.

**Сосудодвигательный центр** – нервный центр, обеспечивающий определенную степень сужения артериального русла и расположенный в продолговатом мозге. Устранение его влияния вызывает расширение сосудов и падение артериального давления. Более детальный анализ показал, что сосудодвигательный центр продолговатого мозга расположен на дне IV желудочка и состоит из 2 отделов: прессорного и депрессорного. Раздражение первого вызывает сужение артерий и подъем кровяного давления, а раздражение второго – расширение артерий и падение давления. Импульсы от сосудосуживающего центра продолговатого мозга поступают к нервным центрам симпатической нервной системы, расположенным в боковых рогах спинного мозга.

**Центр сосания** – сосательные движения возникают при прикосновении к губам новорожденного. Рефлекс осуществляется при раздражении чувствительных окончаний тройничного нерва, возбуждение с которого переключается в продолговатом мозге на моторные ядра лицевого и подъязычного нервов.

**Центр глотания** – является сложно координированным рефлекторным актом. В его реализации участвуют мышцы полости рта, глотки и начала пищевода. Акт глотания состоит из двух фаз: 1) формирование пищевого комка и подведение его к полости глотки; 2) проглатывание, при котором мышцы глотки сокращаются и одновременно поднимается небная занавеска, а надгортанник опускается. Первая часть этого механизма регулируется произвольно, а вторая – непроизвольно, безусловно-рефлекторно. В акте глотания участвуют афферентные системы тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов. Центр глотания представляет функциональное объединение многих ядер, обеспечивающих осуществление этого рефлекторного акта.

**Жевательный центр** – регулирует двигательный акт, который может осуществляться рефлекторно в ответ на раздражение рецепторов ротовой полости и состоит в перемещении нижней челюсти по отношению к верхней. Более тонкая регуляция акта жевания достигается лишь при целостности таламуса и моторных зон коры.

**Рвотный центр** – рефлекторный акт, возникающий при раздражении рецепторов глотки и желудка, а также при раздражении вестибуло-рецепторов и некоторых других.

**Слюноотделения центр** – секреция слюнных желез возбуждается рефлекторно. Раздражителем безусловных слюноотделительных рефлексов являются пищевые или отвергаемые вещества, действующие на рецепторы полости рта. Слюноотделение продолжается в течение всего времени, пока действует раздражитель, и прекращается вскоре по окончании его действия. Импульсы, возникающие при раздражении рецепторов слизистой оболочки полости рта, достигают по ветвям тройничного и языкоглоточного нервов продолговатого мозга, где в области ядер лицевого и языкоглоточного нервов находится центр слюноотделения. Центр слюноотделения продолговатого мозга состоит из двух частей – симпатической и парасимпатической, которые иннервируют разные клетки слюнных желез.

**Центр чихания** – представляет сложный рефлекторный акт, который возникает при раздражении рецепторов тройничного нерва в носовой полости. В начале чихания мягкое небо поднимается и закрывает внутренне носовое отверстие; затем за счет сокращения мышц выдоха создается повышенное давление в грудной полости, после этого носовое отверстие резко открывается и весь воздух с силой выходит через нос, удаляя вещество, раздражающее слизистую оболочку носа. В акте чихания принимают участие эфферентные волокна языкоглоточного, блуждающего, подъязычного и некоторых спинальных нервов.

**Кашля центр** – кашель, как и чихание, является защитным дыхательным рефлексом, возникающим при раздражении слизистой оболочки гортани, трахеи и бронхов. При кашле, в отличие от чихания, замыкается не носовое отверстие, а голосовая щель, которая после создания необходимого давления в легких резко открывается и сильная струя воздуха удаляет раздражающий фактор. В акте кашля участвуют те же эфферентные волокна, что и в акте чихания, а эфферентные сигналы передаются по волокнам блуждающего нерва.

**Центр мигания** – защитный рефлекс; происходит при раздражении роговой и конъюнктивальной оболочек глаза, иннервируемых афферентными волокнами тройничного нерва. Поступающие от них импульсы в продолговатом мозге переключаются на двигательное ядро лицевого нерва, волокна которого иннервируют круговую мышцу глаза; в результате происходит закрытие век.

#### 4.2.2. Мост (Варолиев мост)

Тяж белого вещества располагается выше продолговатого мозга и выполняет сенсорные, проводниковые, двигательные, интегративные, рефлекторные функции. Имеет вид поперечного волокна, который

вверху (спереди) граничит со средним мозгом, а внизу (сзади) – с продолговатым мозгом. Длина моста 20–30 мм, ширина 20–30 мм. Сужаясь, он переходит в средние ножки мозжечка. Передней (вентральной) частью, которая прилежит к скату черепа, и задней (дорсальной) частью покрывки он обращен к мозжечку. В вентральной поверхности моста заложена базилярная (основная) борозда, где лежит одноименная артерия.

Серое вещество располагается внутри моста, а белое – снаружи. Передняя его часть в основном состоит из белого вещества, это продольные и поперечные волокна. В дорсальных отделах моста проходят восходящие чувствительные проводящие пути, а в вентральной – нисходящие пирамидные и экстрапирамидные пути. Здесь же имеются системы волокон, обеспечивающие двустороннюю связь мозжечка с корой большого мозга.

Непосредственно над трапециевидным телом залегают волокна медиальной и спинномозговой петли. Над трапециевидным телом ближе к срединной плоскости находится ретикулярная формация, а еще выше – задний продольный пучок. Сбоку и выше медиальной петли залегают волокна латеральной петли.

В задней части моста (покрывка) располагаются ядра тройничного нерва (V пара), отводящего (VI пара), лицевого (VII пара), преддверно-улиткового (VIII пара), а также волокна медиальной петли, идущие от продолговатого мозга, в составе которых расположена ретикулярная формация моста.

В передней части проходят проводящие пути: 1) пирамидный путь (корково-спинальный); 2) пути от коры к мозжечку; 3) общий чувствительный путь, который идет от спинного мозга к зрительному бугру; 4) пути от ядер слухового нерва.

### **4.2.3. Мозжечок**

Мозжечок помещается под затылочными долями полушарий большого мозга и лежит в затылочной ямке. Максимальная ширина его 11,5 см, длина – 3–4 см. На долю мозжечка приходится около 11% от веса головного мозга. В мозжечке различают полушария, а между ними – червь мозжечка. Поверхность мозжечка покрыта серым веществом или корой, которая образует извилины, отделенные друг от друга бороздами. В толще мозжечка располагается белое вещество, состоящие из волокон, обеспечивающих внутримозговые связи.

Кора мозжечка трехслойная, состоит из внешнего молекулярного слоя, ганглионарного (или слоя клеток Пуркинье) и зернистого слоя. В коре содержатся пять типов нейронов: зернистые, звездчатые, корзинчатые, клетки Гольджи и Пуркинье, которые имеют достаточно сложную систему связей. Между мозжечком и мостом с продолговатым

мозгом расположен IV желудочек, заполненный спинальной жидкостью.

Ядра мозжечка расположены в глубине мозжечка над IV мозговым желудочком – это ядро шатра, пробковидное ядро, шаровидные ядра и зубчатые ядра. Самым крупным ядром мозжечка является зубчатое ядро. Во всех 4-х ядрах нейроны имеют сходное строение. От нейронов ядер мозжечка начинаются его проводящие пути.

Проводящие пути. Связь мозжечка с другими отделами осуществляется тремя парами ножек.

Нижние ножки мозжечка связывают его с продолговатым и спинным мозгом, средние соединяют мозжечок с мостом, а верхние состоят из нервных волокон, проходящих в обоих направлениях.

Особенности связей мозжечка (это, с одной стороны, богатый спектр афферентной импульсации, а с другой – наличие опосредованных таламусом связей с моторными системами) позволяют ему выполнять функции коррекции движения. Таким образом, не имея прямого выхода на мотонейроны, мозжечок обеспечивает тонкую координацию деятельности моторных систем.

IV желудочек представляет собой остатки полости ромбовидного мозгового пузыря. Внизу желудочек сообщается с центральным каналом спинного мозга, вверху переходит в водопровод среднего мозга, а в области крыши он связан тремя отверстиями с субарахноидальным пространством головного мозга. Передняя, вентральная стенка желудочка (дно IV желудочка) называется ромбовидной ямкой. Нижняя часть образована продолговатым мозгом, а верхняя – мостом и перешейком. Задняя (крыша IV желудочка) образована верхним и нижним мозговыми парусами и дополняется сзади пластинкой мягкой оболочки мозга, высланной эпендимой. В этом участке находится большое количество кровеносных сосудов, которые образуют сосудистые сплетения IV желудочка. В ромбовидной ямке заложены черепные нервы (V–XII пары ЧМН).

#### **4.2.4. Средний мозг**

В отличие от других отделов головного мозга средний мозг практически не изменяется в филогенезе. В нем выделяют крышу и ножки. Полостью среднего мозга является водопровод мозга (Сильвиев водопровод). Верхней (передней) границей среднего мозга на его вентральной поверхности служат зрительные тракты и сосцевидные тела, а на задней – передний край моста. На дорсальной поверхности верхняя (передняя) граница среднего мозга соответствует задним краям (поверхностям) таламусов, задняя (нижняя) – уровню выхода корешков блокового нерва (IV пара).

**Крыша среднего мозга** представляет собой пластинку четверохолмия, которая расположена над водопроводом мозга. На препарате головного мозга крышу среднего мозга можно увидеть лишь после удаления полушария большого мозга. Она состоит из четырех возвышений – 4-х холмиков (четверохолмия), имеющих вид полусфер, которые отделены друг от друга двумя пересекающимися под прямым углом бороздками. Продольная бороздка расположена в срединной плоскости и в своих верхних (передних) отделах образует ложе для шишковидного тела, а в нижних служит местом, откуда начинается уздечка верхнего мозгового паруса. Поперечная бороздка отделяет верхние холмики от нижних. От каждого из холмиков в латеральном направлении отходят утолщения в виде валика – ручки холмика. Ручка верхнего холмика располагается кзади от таламуса и направляется к латеральному коленчатому телу, а частью продолжается в зрительный тракт. Ручка нижнего холмика направляется к медиальному коленчатому телу.

У низших позвоночных верхнее двуххолмие крыши среднего мозга служит главным местом окончания зрительного нерва и представляет собой зрительный центр. У человека в связи с переносом зрительных центров в передний мозг остающаяся связь зрительного нерва с верхним холмиком имеет значение только для двигательных и других рефлексов. Аналогичное утверждение справедливо и для нижнего двуххолмия крыши, где оканчиваются волокна слуховой петли.

Таким образом, пластинку крыши среднего мозга можно рассматривать как рефлекторный центр для различного рода движений, возникающих под влиянием зрительных и слуховых раздражений.

**Ножки мозга** хорошо видны на основании мозга в виде двух толстых белых, продольно исчерченных валиков, которые выходят из моста, направляются вперед и латерально (расходятся под острым углом) к правому и левому полушариям большого мозга. Углубление между правой и левой ножками мозга получило название межножковой ямки. Дно ямки служит местом, где в ткань мозга проникают кровеносные сосуды. После удаления сосудистой оболочки на препаратах мозга в пластинке, образующей дно межножковой ямки, остается большое количество мелких отверстий, отсюда название этой серого цвета пластинки с отверстиями – заднее продырявленное вещество. На медиальной поверхности каждой из ножек мозга располагается продольная глазодвигательная бороздка (медиальная бороздка ножки мозга), из которой выходят корешки глазодвигательного нерва (III пара).

Ножки мозга находятся спереди, вентральнее от водопровода мозга. На поперечном разрезе среднего мозга, в ножке мозга отчетливо выделяется своим темным цветом (за счет содержащегося в нервных клетках пигмента меланина) **черное вещество**. Оно простирается в ножке мозга от моста до промежуточного мозга. Черное вещество делит ножку



мозга на два отдела: задний (дорсальный) – покрывку среднего мозга и передний (вентральный) – основание ножки мозга.

В покрывке среднего мозга залегают ядра среднего мозга и проходят восходящие проводящие пути. Основание ножки мозга целиком состоит из белого вещества, здесь проходят нисходящие проводящие пути.

**Водопровод среднего мозга** (Сильвиев водопровод) – узкий канал длиной около 1,5 см соединяет полости III и IV желудочков. Он содержит спинномозговую жидкость. По своему происхождению водопровод мозга является производным полости среднего мозгового пузыря.

На фронтальном разрезе среднего мозга видно, что крыша среднего мозга (холмики) состоит из серого вещества (серый и белый слои верхнего холмика и ядро нижнего холмика), которое снаружи покрыто тонким слоем белого вещества.

Вокруг водопровода расположено центральное серое вещество, в котором в области дна водопровода находятся ядра двух пар черепных нервов. На уровне верхних холмиков, под вентральной стенкой водопровода среднего мозга, вблизи средней линии, находится парное ядро глазодвигательного нерва, из которого осуществляется иннервация мышц глаза. Вентральнее его локализуется парасимпатическое ядро автономной нервной системы – добавочное ядро глазодвигательного нерва (ядро Якубовича). Волокна, отходящие от добавочного ядра, иннервируют гладкие мышцы глазного яблока (мышцу, суживающую зрачок, и ресничную мышцу). Кпереди и несколько выше ядра III пары находится одно из ядер ретикулярной формации – промежуточное ядро, отростки клеток которого участвуют в образовании ретикулоспинномозгового пути и заднего продольного пучка.

На уровне нижних холмиков в вентральных отделах центрального серого вещества залегают парное ядро IV пары – ядро блокового нерва. Из мозга блоковый нерв выходит позади нижних холмиков, по сторонам от уздечки верхнего мозгового паруса. В латеральных отделах центрального серого вещества на протяжении всего среднего мозга располагается ядро среднемозгового пути тройничного нерва (V пара).

В покрывке самым крупным и заметным образованием на поперечном срезе среднего мозга является красное ядро, оно располагается несколько дорсальнее черного вещества, имеет удлиненную форму и простирается от уровня нижних холмиков до таламуса. Латеральнее и выше красного ядра в покрывке ножки мозга на фронтальном срезе виден пучок волокон, входящих в состав медиальной петли. Между последней и центральным серым веществом располагается ретикулярная формация.

Основание ножки мозга образовано нисходящими проводящими путями. Внутренние и наружные отделы основания ножек мозга обра-

зуют волокна корково-мостового пути. Медиальную (1/5) часть основания занимает лобно-мостовой путь, латеральную (1/5) часть — височно-теменно-затылочно-мостовой путь, а среднюю (2/3) часть основания ножки мозга – пирамидные пути.

Медиально проходят корково-ядерные волокна, латерально-корково-спинномозговые пути.

К экстрапирамидной системе среднего мозга относятся чёрное вещество, красное ядро, промежуточное ядро, обеспечивающие тонус мышц и управляющие автоматическими, неосознанными движениями тела. Через средний мозг проходят восходящие (чувствительные) и нисходящие (двигательные) проводящие пути.

Нервные волокна, входящие в состав медиальной петли, являются отростками вторых нейронов путей проприоцептивной чувствительности.

**Перешеек ромбовидного мозга** представляет собой образование, сформировавшееся на границе среднего и ромбовидного мозга.

К нему относятся верхние мозжечковые ножки, верхний мозговой парус и треугольник петли. Верхний мозговой парус – это тонкая пластинка белого вещества, натянутая между верхними мозжечковыми ножками по бокам и мозжечком сверху. Впереди верхний мозговой парус прикрепляется к крыше среднего мозга, где в бороздке между двумя нижними холмиками заканчивается уздечка верхнего мозгового паруса. По бокам от уздечки из ткани мозга выходят корешки блокового нерва. Вместе с верхними мозжечковыми ножками верхний мозговой парус образует передне-верхнюю стенку крыши IV желудочка мозга. В боковых отделах перешейка ромбовидного мозга находится треугольник петли. Это серого цвета треугольник, границами которого являются: спереди – ручка нижнего холмика; сзади и сверху – верхняя мозжечковая ножка; сбоку – ножка мозга, которая отделена от перешейка латеральной бороздкой, имеющейся на наружной поверхности ножки мозга. В области треугольника, в глубине его, залегают волокна латеральной (слуховой) петли.

#### 4.2.5. Промежуточный мозг

В процессе эмбриогенеза промежуточный мозг развивается из переднего мозгового пузыря. Он образует стенки третьего мозгового желудочка. Промежуточный мозг расположен под мозолистым телом и состоит из таламусов, эпителиамуса, метаталамуса и гипоталамуса.

**Таламусы (зрительные бугры)** представляют собой скопление серого вещества, имеющего яйцевидную форму. Таламус является крупным подкорковым образованием, через которое в кору больших полушарий проходят разнообразные афферентные пути. Нервные клетки его группируются в большое количество ядер (до 40). Топографически

последние разделяют на переднюю, заднюю, срединную, медиальную и латеральную группы. По функции таламические ядра можно дифференцировать на специфические, неспецифические, ассоциативные и моторные.

От специфических ядер информация о характере сенсорных стимулов поступает в строго определенные участки 3–4 слоев коры. Функциональной основной единицей специфических таламических ядер являются «релейные» нейроны, которые имеют мало дендритов, длинный аксон и выполняют переключательную функцию. Здесь происходит переключение путей, идущих в кору от кожной, мышечной и других видов чувствительности. Нарушение функции специфических ядер приводит к выпадению конкретных видов чувствительности.

Неспецифические ядра таламуса связаны со многими участками коры и принимают участие в активизации ее деятельности, их относят к ретикулярной формации.

Ассоциативные ядра образованы мультиполярными, биполярными нейронами, аксоны которых идут в 1-й и 2-й слои ассоциативных и частично проекционных областей, образуя ассоциативные контакты с пирамидными нейронами. Ассоциативные ядра связаны с ядрами полушарий головного мозга, гипоталамусом, средним и продолговатым мозгом. Ассоциативные ядра участвуют в высших интегративных процессах, однако их функции изучены еще недостаточно.

К моторным ядрам таламуса относится вентральное ядро, которое имеет вход от мозжечка и базальных ганглиев и одновременно дает проекции в моторную зону коры больших полушарий. Это ядро включено в систему регуляции движений.

Таламус – структура, в которой происходит обработка и интеграция практически всех сигналов, идущих в кору головного мозга от нейронов спинного мозга, среднего мозга, мозжечка. Возможность получить информацию о состоянии множества систем организма позволяет ему участвовать в регуляции и определять функциональное состояние организма в целом. Это подтверждается уже тем, что в таламусе около 120 разнофункциональных ядер.

Функциональная значимость ядер таламуса определяется не только их проекцией на другие структуры мозга, но и тем, какие структуры посылают к нему свою информацию.

В таламус приходят сигналы от зрительной, слуховой, вкусовой, кожной, мышечной систем, от ядер черепно-мозговых нервов, ствола, мозжечка, продолговатого и спинного мозга. В связи с этим таламус фактически является подкорковым чувствительным центром. Отростки нейронов таламуса направляются отчасти к ядрам полосатого тела конечного мозга (в связи с этим таламус рассматривается как чувстви-

тельный центр экстрапирамидной системы), отчасти к коре большого мозга, образуя таламокортикальные пути.

**Гипоталамус** – филогенетический старый отдел промежуточного мозга, который играет важную роль в поддержании постоянства внутренней среды и обеспечении интеграции функций вегетативной, эндокринной и соматической систем. Гипоталамус участвует в образовании дна III желудочка.

К гипоталамусу относятся зрительный перекрест, зрительный тракт, серый бугор с воронкой и сосцевидное тело. Структуры гипоталамуса имеют различное происхождение. Из конечного мозга образуется зрительная часть (зрительный перекрест, зрительный тракт, серый бугор с воронкой, нейрогипофиз), а из промежуточного – обонятельная (сосцевидное тело и подбугорье).

Зрительный перекрест имеет вид поперечно лежащего валика, образованного волокнами зрительных нервов (II пара), частично переходящими на противоположную сторону. Этот валик с каждой стороны латерально и сзади продолжается в зрительный тракт, который проходит сзади от переднего продырявленного вещества, огибает ножку мозга с латеральной стороны и заканчивается двумя корешками в подкорковых центрах зрения. Более крупный латеральный корешок подходит к латеральному коленчатому телу, а более тонкий медиальный корешок направляется к верхнему холмику крыши среднего мозга.

К передней поверхности зрительного перекреста прилежит и срастается с ним относящаяся к конечному мозгу терминальная (пограничная, или конечная) пластинка. Она замыкает передний отдел продольной щели большого мозга и состоит из тонкого слоя серого вещества, которое в латеральных отделах пластинки продолжается в вещество лобных долей полушарий.

**Зрительный перекрест (хиазма)** – место в мозге, где встречаются и частично перекрещиваются зрительные нервы, идущие от правого и левого глаза.

Сзади от зрительного перекреста находится серый бугор, позади которого лежат сосцевидные тела, а по бокам – зрительные тракты. Книзу серый бугор переходит в воронку, которая соединяется с гипофизом. Стенки серого бугра образованы тонкой пластинкой серого вещества, содержащего серо-бугорные ядра. Со стороны полости III желудочка в область серого бугра и далее в воронку вдается суживающееся книзу, слепо заканчивающееся углубление воронки.

Сосцевидные тела расположены между серым бугром спереди и задним продырявленным веществом сзади. Они имеют вид двух небольших сферических образований белого цвета диаметром около 0,5 см каждый. Белое вещество расположено только снаружи сосцевидного тела. Внутри находится серое вещество, в котором выделяют ме-

диальные и латеральные ядра сосцевидного тела. В сосцевидных телах заканчиваются столбы свода. По своей функции сосцевидные тела относятся к подкорковым обонятельным центрам.

В гипоталамусе выделяются три области скопления ядер: передняя, средняя (медиальная) и задняя.

**В передней** области гипоталамуса находится супраоптическое ядро и паравентрикулярные ядра. Отростки клеток этих ядер образуют гипоталамо-гипофизарный пучок, заканчивающийся в задней доле гипофиза. В нейросекреторных клетках этих ядер вырабатываются вазопрессин и окситоцин, которые поступают в заднюю долю гипофиза.

**В средней** области расположены дугообразные, серо-бугорные и другие поля, где вырабатываются рилизинг-факторы, либерины и статины, регулирующие деятельность аденогипофиза.

К ядрам **задней** области относятся рассеянные крупные клетки, среди которых имеются скопления мелких клеток, а также ядра сосцевидного тела. Последние являются подкорковыми центрами обонятельных анализаторов.

В гипофизе залегают 32 пары ядер, которые являются звеньями экстрапирамидной системы, а также ядра, относящиеся к подкорковым структурам лимбической системы.

Под III желудочком расположены сосцевидные тела, которые относятся к подкорковым обонятельным центрам, серый бугор и зрительный перекрест, образованный перекрестом зрительных нервов. В конце воронки расположен гипофиз. В сером бугре залегают ядра вегетативной нервной системы.

Гипофиз имеет обширные связи как со всеми отделами ЦНС, так и с периферическими эндокринными железами. Благодаря этим обширным многофункциональным связям гипоталамус выступает в качестве высшего подкоркового регулятора обмена веществ, температуры тела, мочеобразования, функции эндокринных желез.

**Гипоталамус и поведение.** Гипоталамус выполняет следующие функции:

- участвует в регуляции пищеварения, поведения, которое тесно связано с уменьшением содержания глюкозы в крови;
- обеспечивает терморегуляцию организма;
- участвует в регуляции осмотического давления;
- участвует в регуляции деятельности половых желез;
- участвует в формировании оборонительных реакций – оборонительного поведения и бегства.

В гипоталамусе имеются области, отвечающие за те или иные поведенческие реакции, которые перекрываются между собой. Морфологически выделяют области, которые четко отвечают строго определенным поведенческим реакциям. При нарушении боковых (латеральных)

областей гипоталамуса, где расположены ядра голода и насыщения, возникает афагия (отказ от приема пищи) и гиперфагия (чрезмерное потребление пищи).

В гипоталамусе вырабатывается большое количество медиаторов: адреналин, норадреналин – возбуждающие медиаторы, глицин, g-аминомасляная кислота – тормозящие медиаторы.

Таким образом, гипоталамус занимает ведущее место в регуляции многих функций организма и прежде всего гомеостаза. Под его контролем находятся функции автономной нервной системы и эндокринных желез.

**Эпиталамус.** Эпиталамическая область расположена дорсально по отношению к таламусу и занимает относительно небольшой объем – коническое образование длиной около 6 мм. Синонимы – шишковидное тело или эпифиз.

Эпифиз является железой внутренней секреции. К числу биологически активных веществ, вырабатываемых эпифизом, относятся мелатонин и вещества, играющие важную роль в регуляции процессов развития, в частности полового созревания и деятельности надпочечников.

В шишковидном теле у взрослых людей, особенно в старческом возрасте, нередко встречаются причудливой формы отложения, которые придают эпифизу определенное сходство с еловой шишкой, чем и объясняется его название.

**Метаталамус** представлен латеральным и медиальным колленчатых телами – парными образованиями. Они имеют продолговато-овальную форму и соединяются с холмиками крыши среднего мозга при помощи ручек верхнего и нижнего холмиков. Латеральное колленчатое тело является подкорковым центром зрения, медиальное – подкорковым центром слуха.

Метаталамус состоит из серого вещества.

**III желудочек** – полость промежуточного мозга, представляет собой узкую вертикальную щель, которая служит продолжением водопровода вперед в область промежуточного мозга. По бокам своей передней части III желудочек сообщается правым и левым межжелудочковыми отверстиями с боковыми желудочками, лежащими внутри полушарий.

### 4.3. Строение конечного мозга

Головной мозг находится в полости мозгового черепа. Имеет выпуклую верхнелатеральную, нижнюю поверхности и уплощенную – основание головного мозга.

Масса мозга взрослого человека составляет от 1100 до 2000 г; от 20 до 60 лет масса и объем остаются максимальными и постоянными, после 60 лет несколько уменьшается. Ни абсолютная, ни относительная

масса мозга не является показателем степени умственного развития. Масса мозга Тургенева была 2012 г, Байрона – 2238 г, Кювье – 1830 г, Шиллера – 1871 г, Менделеева – 1579 г, Павлова – 1653 г.

Головной мозг состоит из тел нейронов, нервных трактов и кровеносных сосудов.

В конечном мозге выделяют следующие части: полушария ГМ, мозолистое тело, обонятельный мозг, включающий периферический и центральный отделы, боковые желудочки, базальные ядра и кору ГМ.

Полушария большого мозга достигают максимального развития у человека позднее других отделов.

Большой мозг состоит из двух полушарий – правого и левого, которые связаны одно с другим толстой спайкой (комиссурой) – мозолистым телом. Правое и левое полушария делятся с помощью продольной щели. Под комиссурой находится свод, представляющий собой два изогнутых волокнистых тяжа, которые в средней части соединены между собой, а спереди и сзади расходятся, образуя столбы и ножки свода. Спереди от столбов свода находится передняя спайка. Между мозолистым телом и сводом натянута тонкая вертикальная пластинка мозговой ткани – прозрачная перегородка.

Полушария имеют верхнелатеральную, медиальную и нижнюю поверхности. Верхнелатеральная – выпуклая, медиальная – плоская, обращенная к такой же поверхности другого полушария, и нижняя – неправильной формы.

На трех поверхностях располагаются глубокие и мелкие борозды, а между ними извилины. Борозды – углубления между извилинами. Извилины – возвышения мозгового вещества.

Поверхности полушарий большого мозга отделены друг от друга краями – верхним, нижнелатеральным и нижневертикальным. В пространство между двумя полушариями входит серп большого мозга – большой серповидный отросток, представляющий собой тонкую пластинку твердой оболочки, которая проникает в продольную щель большого мозга, не достигая мозолистого тела, и отделяет друг от друга правое и левое полушария.

Наиболее выступающие участки полушарий получили название полюсов: лобного, затылочного и височного.

Рельеф поверхностей полушарий большого мозга очень сложен в связи с наличием более или менее глубоких борозд и расположенных между ними валикообразных возвышений – извилин. Глубина, протяженность некоторых борозд и извилин, их форма и направление очень изменчивы.

Каждое полушарие делится на доли – лобную, теменную, затылочную, височную, островковую. Центральная борозда (Роландова борозда) отделяет лобную долю от теменной, латеральная борозда (Сильвиева

борозда) – височную от лобной и теменной, теменно-затылочная разделяет теменную и затылочную доли.

Латеральная борозда закладывается к 4-му месяцу внутриутробного развития, теменно-затылочная и центральная – к 6-му месяцу. Во внутриутробном периоде происходит гирификация – формирование извилин. Эти три борозды возникают первыми и отличаются большой глубиной.

Вскоре к центральной борозде прибавляется еще пара ей параллельных: одна проходит впереди центральной и соответственно называется предцентральной, которая распадается на две – верхнюю и нижнюю. Другая борозда располагается позади центральной и называется постцентральной.

Постцентральная борозда лежит позади центральной и почти параллельно ей. Между центральной и постцентральной бороздами располагается постцентральная извилина. Вверху она переходит на медиальную поверхность полушария большого мозга, где соединяется с предцентральной извилиной лобной доли, образуя вместе с нею парацентральную дольку.

На верхнелатеральной поверхности полушария постцентральная извилина переходит в предцентральной, охватывая снизу центральную борозду. Она параллельна верхнему краю полушария. Кверху от внутритеменной борозды находится группа мелких извилин, получивших название верхней теменной дольки. Ниже этой борозды лежит нижняя теменная долька, в пределах которой выделяют две извилины: надкраевую и угловую.

Надкраевая извилина охватывает конец латеральной борозды, а угловая – конец верхней височной борозды.

Нижняя часть нижней теменной дольки и прилежащие к ней нижние отделы постцентральной извилины вместе с нижней частью предцентральной извилины, нависающие над островковой долей, образуют лобно-теменную покрывку островка.

**Доли мозга** – дорсальную и латеральную поверхность коры головного мозга принято делить на четыре доли, которые получили наименование от соответствующих костей черепа: лобная, теменная, затылочная, височная и островковая.

Затылочная доля располагается позади теменно-затылочной борозды. В ее коре располагаются корковые центры зрения.

Височная доля занимает нижнебоковые отделы полушария и отделяется от лобной и теменной долей глубокой латеральной бороздой. Край височной доли, прикрывающий островковую долю, получил название височной покрывки островка. В верхней височной извилине располагается корковый центр слуха, отвечающий за восприятие звуков, – центр Гешля. Между верхней и нижней височными бороздами



находится средняя височная извилина с расположенным в ней центром Вернике, отвечающим за восприятие речи.

Островковая доля (островок) находится в глубине латеральной борозды. Эту долю можно увидеть, если раздвинуть или удалить прикрывающие островок участки лобной, теменной и височной долей, которые получили наименование покрывки. Глубокая круговая борозда островка отделяет островок от окружающих его отделов мозга. Поверхность островка представлена длинной и короткими извилинами – его структуры входят в состав лимбической системы, с которой мы еще будем знакомиться.

**Медиальная поверхность полушария.** Все доли полушария, за исключением островковой, принимают участие в образовании его медиальной поверхности.

#### 4.3.1. Строение коры головного мозга

Кора представляет собой филогенетически наиболее молодой и вместе с тем сложный отдел мозга, предназначенный для обработки сенсорной информации, формирования поведенческих реакций организма.

Кора больших полушарий делится на древнюю (обонятельная луковица, обонятельный тракт, обонятельный бугорок), старую (часть лимбической системы) и новую кору. Новая кора занимает 95–96% общей площади и 4–5% приходится на долю древней и старой коры. Толщина коры колеблется от 1,3 до 4,5 мм. Площадь коры увеличивается за счет борозд и извилин. У взрослого человека она составляет 2200 см<sup>2</sup>.

Кора состоит из серого и белого вещества, а также нейроглии. Количество нейронов 16–18 млрд. Глиальные клетки выполняют трофическую функцию.

По функциональному признаку нейроны коры делятся на 3 вида: **афферентные** (сенсорные) – к ним подходят нервные волокна афферентных путей, **ассоциативные** (вставочные) – в пределах головного и спинного мозга, **эфферентные** (двигательные) – образуют нисходящие (эфферентные) проводящие пути, идущие от коры к разным ядрам головного и спинного мозга. К сенсорным клеткам относятся звездчатые клетки, входящие в 3 и 4 слои сенсорных областей коры; к эфферентным нейронам – нейроны 5 слоя моторной зоны, которые представлены гигантскими пирамидными клетками Беца; к ассоциативным клеткам – веретенообразные и пирамидные клетки 3 слоя.

В связи с тем, что тела и отростки описанных выше нейронов имеют упорядоченное расположение, кора построена по экранному принципу, т.е. сигнал фокусируется не точка в точку, а на множество нейронов, что обеспечивает полный анализ раздражителя, а также возможность передачи сигнала в другие зоны коры, которые заинтересованы в нем.

Кора состоит из 7 слоев:

**молекулярный слой** – мелкие нейроны и волокна. Сюда приходят афферентные таламокортикальные волокна от неспецифических ядер таламуса, регулирующие уровень возбудимости корковых нейронов;

**наружный зернистый слой** образован мелкими нейронами в форме зерен и мелкими пирамидными клетками;

**наружный пирамидный слой** состоит из пирамидных клеток разной величины. Функционально II и III слои коры объединяют нейроны, отростки которых обеспечивают кортико-кортикальные ассоциативные связи;

**внутренний зернистый слой** образован звездчатыми клетками. Здесь оканчиваются афферентные таламокортикальные волокна, идущие от проекционных ядер таламуса;

**внутренний пирамидный слой** включает крупные пирамидальные клетки – клетки Беца, аксоны которых идут в головной и спинной мозг;

**полиморфный слой (мультиформный)** – многоформные нейроны, имеющие треугольную и веретенообразную форму;

**веретенообразные нейроны** связывают все слои коры, их волокна поднимаются до I слоя. Имеются только в некоторых областях коры.

Функциональной единицей коры является вертикальная колонка, состоящая из 7 клеток, они вместе реагируют на один и тот же раздражитель.

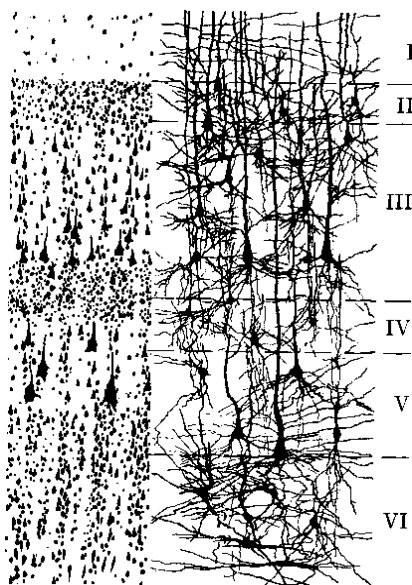


Рис. 12. Слои неокортекса:

I – молекулярный; II – наружный зернистый; III – пирамидный; IV – внутренний зернистый; V – ганглионарный; VI – слой полиморфных клеток

Исходя из расположения нейронов в коре выделяют сенсорные, ассоциативные и двигательные зоны:

Сенсорные зоны – это входные участки коры, которые через восходящие нервные пути получают сенсорную информацию от большинства рецепторов тела.

Ассоциативные зоны – 1) связывают вновь поступающую сенсорную информацию с полученной ранее и хранящейся в блоках памяти, благодаря чему новые стимулы «узнаются»; 2) информация от одних рецепторов сопоставляется с сенсорной информацией от других рецепторов; 3) участвуют в процессах запоминания, научения и мышления.

Двигательные зоны – выходные области коры. В них возникают двигательные импульсы, идущие к произвольным мышцам по нисходящим путям, которые находятся в белом веществе больших полушарий.

**Цитоархитектоника** – это расположение нейронов в коре.

**Миелоархитектоника** – распределение волокон в коре головного мозга.

Начало разнокачественного строения коры больших полушарий было положено в 1674 г. киевским анатомом А.А. Бецом. Позже К. Бродман в 1903–1909 гг. выделил 52 цитоархитектонических поля; О. Фогт и Ц. Фогт выделили в коре 150 миелоархитектонических полей.

#### 4.3.2. Локализация функций в коре больших полушарий

И.П. Павлов рассматривал кору больших полушарий как сплошную воспринимающую поверхность, совокупность корковых концов анализаторов.

Анализатор – сложная система, которая состоит из рецептора – воспринимающего аппарата, проводников нервных импульсов и мозгового конца, где происходит высший анализ раздражений. И.П. Павлов показал, что в коре различают ядра и рассеянные элементы.

Ядро – это место концентрации нейронов, где проецируются все структуры периферического рецептора и происходят важный анализ, синтез и интеграция функций.

Рассеянные элементы могут располагаться по периферии ядра и на различном расстоянии от него. В них происходит более простой анализ и синтез.

Корковые концы анализатора осуществляют анализ и синтез сигналов.

Рассмотрим некоторую локализацию ядер моторных анализаторов:

1. В коре постцентральной извилины (поля 1, 2, 3) и верхней теменной дольки (поля 5 и 7) залегают нервные клетки, образующие ядро коркового анализатора общей **чувствительности** (температурной, болевой, осязательной и проприоцептивной). Проводящие чувствительные пути, следующие в кору большого мозга, перекрещиваются либо на уровне различных сегментов спинного мозга (пути болевой, темпера-

турной чувствительности, осязания и давления), либо на уровне продолговатого мозга (пути проприоцептивной чувствительности коркового направления). Вследствие этого постцентральные извилины каждого из полушарий связаны с противоположной половиной тела. В постцентральной извилине рецепторные поля различных участков тела человека спроецированы таким образом, что наиболее высоко расположены корковые концы анализатора чувствительности нижних отделов туловища и нижних конечностей, а наиболее низко (ближе к латеральной борозде) проецируются рецепторные поля верхних участков тела, головы и верхних конечностей.

2. Ядро **двигательного** анализатора находится в основном в так называемой двигательной области коры, к которой относятся центральная извилина (поля 4 и 6) и парацентральная доля на медиальной поверхности полушария. В 5 слое коры предцентральной извилины залегают пирамидные нейроны (клетки Беца), которые И.П. Павлов относил к вставочным, и отмечал, что эти клетки своими отростками связаны с подкорковыми ядрами, двигательными клетками ядер черепных и спинномозговых нервов. Причем в верхних участках предцентральной извилины и в парацентральной доле расположены клетки, импульсы от которых направляются к мышцам самых нижних отделов туловища и нижних конечностей. В нижней части предцентральной извилины находятся также двигательные центры, регулирующие деятельность мышц лица.

Таким образом, все участки тела человека спроецированы в предцентральной извилине «вверх ногами». В связи с тем, что пирамидные пути, берущие начало от гигантопирамидных клеток, перекрещиваются либо на уровне мозгового ствола (корково-ядерные волокна) на границе со спинным мозгом, либо в сегментах спинного мозга (корково-спинномозговой путь), двигательные области каждого из полушарий связаны со скелетными мышцами противоположной стороны тела. Если мышцы конечностей изолированно связаны с одним из полушарий, мышцы туловища, гортани и глотки имеют связь с двигательными областями обоих полушарий.

3. Ядро **зрительного** анализатора располагается в затылочной доле полушария большого мозга (поля 17, 18, 19). Ядро зрительного анализатора правого полушария связано проводящими путями с латеральной половиной сетчатки правого глаза и медиальной половиной сетчатки левого глаза. В коре затылочной доли левого полушария проецируются соответственно рецепторы латеральной половины сетчатки левого глаза и медиальной половины сетчатки правого глаза. Только двустороннее поражение ядер зрительного анализатора приводит к полной корковой слепоте. Поражение поля 18, находящегося несколько выше поля 17, сопровождается потерей зрительной памяти, однако утраты зрения не отмечается. Наиболее высоко по отношению к двум предыдущим в коре затылочной доли находится поле 19, поражение которого сопровожда-

ется утратой способности ориентироваться в незнакомой окружающей обстановке.

4. В глубине латеральной борозды на обращенной к островку поверхности средней части верхней височной извилины находится ядро **слухового** анализатора (поля 41, 42, 52). К нервным клеткам, составляющим ядро слухового анализатора каждого из полушарий, проходят проводящие пути от рецепторов как левой, так и правой стороны. В связи с этим одностороннее поражение этого ядра не вызывает полной утраты способности воспринимать звуки. Двустороннее поражение сопровождается корковой глухотой, как и в случае полной корковой слепоты.

5. Ядро двигательного анализатора **артикуляции речи** (речедвигательный анализатор) располагается в задних отделах нижней лобной извилины (поле 44). Оно граничит с теми отделами предцентральной извилины, которые являются анализаторами движений, производимых при сокращении мышц головы и шеи. Это и понятно, так как в речедвигательном анализаторе осуществляется анализ движений всех мышц (губ, шеи, языка, гортани), принимающих участие в акте формирования устной речи. Повреждение участка коры этой области (поле 44) приводит к двигательной афазии, т.е. утрате способности к сокращению мышц, участвующих в речеобразовании. Более того, при повреждении поля 44 не утрачивается способность к произношению звуков или пению.

В центральных отделах нижней лобной извилины (поле 45) находится ядро речевого анализатора, связанного с пением. Поражение поля 45 сопровождается вокальной амузией – неспособностью к составлению и воспроизведению музыкальных фраз и аграмматизмом, когда утрачивается способность к составлению осмысленных предложений из отдельных слов. Речь таких людей состоит из не связанного по смысловому значению набора слов.

6. Ядро **слухового анализатора устной речи** тесно взаимосвязано с корковым центром слухового анализатора и располагается, как и последний, в области верхней височной извилины. Это ядро находится в задних отделах верхней височной извилины, на ее поверхности, обращенной в сторону латеральной борозды полушария большого мозга (поле 42).

Поражение ядра не нарушает слухового восприятия звуков, однако утрачивается способность понимать слова, речь. Функция этого ядра состоит в том, что человек не слышит и не понимает речь другого человека, но контролирует свою собственную.

В средней трети верхней височной извилины (поле 22) находится ядро коркового анализатора, поражение которого сопровождается наступлением музыкальной глухоты, когда музыкальные фразы воспринимаются как бессмысленный набор различных шумов.

Этот корковый конец слухового анализатора относится к центрам второй сигнальной системы, воспринимающим словесное обозначение предметов, действий, явлений, т.е. воспринимающим сигналы сигналов.

7. В непосредственной связи с ядром зрительного анализатора находится ядро **зрительного анализатора письменной речи** (поле 39), расположенное в угловой извилине нижней теменной доли. Поражение этого ядра приводит к утрате способности воспринимать написанный текст, читать.

**Различают в коре 3 группы полей: первичные, вторичные и третичные.**

Первичное поле связано с органами чувств и органами движения, оно раньше формируется в онтогенезе и имеет наиболее крупные клетки. Это так называемые ядерные зоны анализаторов, которые осуществляют анализ раздражений, поступающих в кору от соответствующих рецепторов. Если разрушить ядерную зону, наступят корковая слепота, глухота, двигательный паралич.

Вторичные поля (периферические зоны анализаторов) связаны с отдельными органами только через первичные поля. Они служат для обобщения и дальнейшей обработки поступающей информации. Если разрушить это поле, человек видит, слышит, но не понимает смысла.

Третичные поля (зоны перекрытия анализаторов) занимают почти половину территории коры и имеют обширные связи с другими отделами и неспецифическими системами мозга. Здесь в основном располагаются мелкие и разнообразные (звездчатые) клетки и происходит высший анализ и синтез информации, в результате чего вырабатываются цели и задачи поведения. Согласно им происходит программирование двигательной деятельности. При врожденном недоразвитии третичных полей человек не в состоянии овладеть речью и даже простыми двигательными навыками.

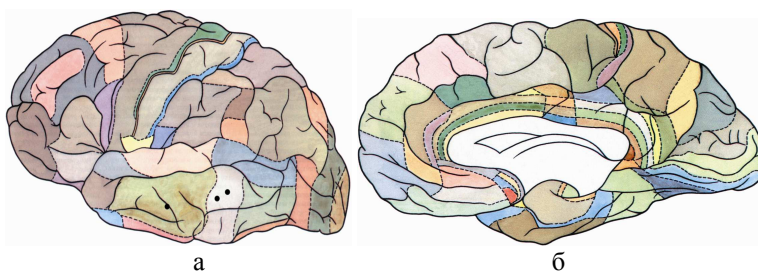


Рис. 14. Цитоархитектоника – распределение функций в коре головного мозга: а – на дорсально-латеральной поверхности; б – на сагиттальной поверхности

Первичные и вторичные поля есть у человека и животных, а третичное поле только у человека. Третичные поля созревают у человека позже других корковых полей. Для развития полей необходимо, чтобы больше информации поступало от зрительных, слуховых, мышечных рецепторов.



#### 4.3.4. Асимметрия полушарий конечного мозга

Передний мозг, представляющий самый массивный отдел головного мозга, разделен по средней линии глубокой вертикальной щелью на правое и левое полушария. Оба они соединены между собой с помощью мозолистого тела.

В каждом полушарии выделяют доли: лобную, теменную, височную, затылочную и островок. Каждая доля мозга имеет функциональное значение. Левое и правое полушария выполняют разную функцию, но совместно обеспечивают целенаправленное поведение.

Учение о межполушарной асимметрии возникло более 100 лет назад. В 1860-х годах французский исследователь П. Брока установил, что повреждение определенного участка коры вызывает афазию или расстройство речи. Этот участок находится у края лобной доли левого полушария, назван зоной Брока (зона 1). Она контролирует осуществление речевых реакций.

В 1874 г. немецкий исследователь К. Вернике обнаружил в левом полушарии сенсорный (зона 2) центр речи, поражение которого ведет к расстройству понимания речи. Центр Вернике расположен в височной доле. У человека с пораженным центром речь беглая, бессмысленная, а сам больной не замечает этого дефекта.

После рассечения комиссурных связей двух полушарий каждое из них функционирует самостоятельно, получая информацию только справа или слева. Если больному с расщепленным мозгом предъявить в правую половину зрительного поля какой-либо предмет, то он может его назвать и взять правой рукой; то же самое со словом, т.е. используется левое полушарие. В данном случае он не отличается от нормального человека. Дефект проявляется, когда стимулы возникают на левой стороне тела или в левой половине зрительного поля. Предмет, изображение которого проецируется в правое полушарие, больной назвать не может, хотя правильно выбирает его среди других. Правое полушарие не может обеспечить функцию называния предмета, но оно узнает предмет.

Третья зона – моторная, расположена в передней центральной извилине правого и левого полушария. Эта зона управляет мышцами лица, конечностей и туловища.

Правое полушарие контролирует и регулирует сенсомоторные и двигательные функции левой половины тела, а левое полушарие – правой половины тела. С правым полушарием связаны музыкальные способности.

Левое полушарие – речевое, обрабатывает информацию аналитически и последовательно, правое – одновременно и целостно. Человек с превалированием левополушарной функции тяготеет к теории, имеет



большой словарный запас, ему присущи двигательная активность, целенаправленность.

Правополушарный человек тяготеет к конкретным видам деятельности, медлителен, неразговорчив, но тонко чувствует и переживает.

Асимметрия функций больших полушарий является генетически предопределенной. Она выражается в преимущественном участии левой и правой половины мозга в качественно различном анализе внешних раздражителей.

Функциональная асимметрия может усиливаться при направленном вмешательстве за счет формирования устойчивой доминантной установки.

Исследование функциональной асимметрии мозга у детей показало, что первоначально обработка речевых сигналов осуществляется обоими полушариями, и доминантность левого полушария формируется позже. Если у ребенка, научившегося говорить, возникает поражение речевой области левого полушария, то у него развивается афазия, и через год речь восстанавливается. Центр речи перемещается в зону правого полушария. Такая передача речевой функции от левого полушария правому возможна лишь до 10 лет.

Специализация правого полушария в функции ориентации в пространстве возникает также не сразу: у мальчиков в возрасте от 6 лет, а у девочек – после 13 лет.

Левое полушарие превосходит правое также и в способности понимать речь, хотя эти различия менее выражены. Согласно моторной теории восприятия главным компонентом распознавания речевых звуков являются сигналы, возникающие от мышц речевого аппарата при восприятии речевых сигналов. В этом особая роль принадлежит моторным системам левого полушария.

Речевые функции у правшей преимущественно локализованы в левом полушарии. Лишь у 5% лиц речевые центры в правом полушарии. У 70% леворуких центр речи, как и у праворуких, в левом полушарии, у 15% леворуких – в правом.

Функциональная асимметрия обнаружена не у всех людей, примерно у одной трети она не выражена, т.е. полушарии не имеют четкой функциональной специализации.

Выделяют несколько видов функциональных асимметрий:

моторная асимметрия – неодинаковость двигательной активности рук, ног, лица, половин тела, управляемая каждым полушарием мозга.

сенсорная асимметрия – неравнозначность восприятия каждым из полушарий объектов, расположенных слева и справа от средней плоскости тела.

психическая асимметрия – специализация полушарий мозга в отношении различных форм психической деятельности.

Соотношение активности двух полушарий может быть различным. На этом основании И.П. Павловым были выделены специфические человеческие типы внешней нервной деятельности (ВНД): художественный, мыслительный и средний.

Художественный тип людей характеризуется преобладанием активности первой сигнальной системы над второй. У них преобладает «правополушарное» образное мышление. У человека мыслительного типа преобладает вторая сигнальная система над первой, т.е. доминирует «левополушарное» абстрактное мышление.

При рассечении мозолистого тела происходит раздвоение личности. Выстраиваются две модели поведения на одну и ту же ситуацию. В процессе эволюции у человека происходит разделение функций правого и левого полушарий.

Морфологически полушария принципиально не отличаются. Правое лишь на 5 г больше левого, но в левом полушарии больше серого вещества. Левое полушарие отвечает за речь, письмо, чтение, счет, сознательное абстрактное мышление. Правое – узнавание предметов, цвет, форму, различение голосов.

Сознание человека базируется на совместной деятельности двух полушарий, хотя одно из них является доминантным. Левое полушарие принимает переработанную информацию, аналитическую и последовательную с привлечением фактов, логики. Правое полушарие перерабатывает информацию одновременно и целостно, не рассматривая при этом отдельные части, элементы, входящие в состав предмета или явления. Правое полушарие следит за всеми изменениями окружающей среды, за изменением настроения, а левое анализирует эти изменения, оно ответственно за выбор цели, которую мы ставим перед собой на будущее.

В правом полушарии объединяется вся информация, приходящая из соматосенсорной зоны, сообщающая относительное положение тела в пространстве. Она соединяется с информацией, поступающей из зрительных и слуховых зон коры, благодаря чему мы имеем точное представление о собственном теле во время его передвижения в пространстве.

В левом полушарии данная информация соединяется с памятью, что позволяет осмысленно интерпретировать зрительные, слуховые и тактильные ощущения (сообщение от рецепторов кожи, мышц, суставов) и вырабатывать определенную линию поведения.

В левом полушарии находятся два центра: центр Брока и центр Вернике. Центр Брока располагается в лобной доле левого полушария. Он прилегает к двигательной зоне коры. Это – моторный центр речи, управляющий мышцами языка, челюстей и глотки, благодаря чему произносятся звуки. Если этот центр поврежден, возникает афазия, затрудняются и двигательные акты. После инсультов этот центр парализуется, при этом понимание речи, чтение и письмо не нарушаются, и больной

осознает свой дефект. Центр Вернике расположен в верхнезаднем участке левой височной доли. Это – сенсорный центр речи, который отвечает за понимание речи, ее осмысливание. Именно в этой зоне расположен основной нервный субстрат, который определяет построение устной речи, ее форму, смысл и содержание. При ее повреждении возникает афазия Вернике, когда понимание речи сильно затруднено, речь беглая, бессмысленная, чтение, письмо нарушены, и больной не осознает бессмысленность своей речи.

Центр Брока и центр Вернике соединены между собой нервными волокнами, образуя дугообразный пучок. Вначале в зоне Брока под влиянием приходящих импульсов строится детальная и координированная программа локализации – как и в какой последовательности должны действовать мышцы губ, язычка и глотки. Отсюда импульсы поступают в моторную зону коры, которая управляет деятельностью всех мышц. Из моторной зоны импульсы поступают к соответствующим мышцам.

Звучание слова улавливается слуховой зоной коры, но чтобы понять смысл, необходимо, чтобы сигналы обязательно прошли через зону Вернике, которая прилегает к слуховой зоне височной области. Здесь звуки интерпретируются как речь. Если же слово воспринимается не через звук, а глазами (при чтении), то в этом случае информация из первичной зрительной коры также должна поступать в центр Вернике. Поскольку устная речь возникает в процессе эволюции раньше, чем письменная, дети начинают говорить и понимать речь раньше, чем научатся читать и писать.

Дислексия – нарушение у детей способности к чтению. Это может быть результатом перенесенных травм, особенно до 1-го года жизни, и, как результат, нарушения зрительно-пространственного восприятия. Они не могут воспринимать слова как целое. Они не могут отличать схожие слова, теряются, если их просят произнести незнакомое слово. Чаще всего у таких детей нестабильность глазодоминанты. У большинства людей один глаз так же, как и рука, является господствующим. Незабывчивость глазодоминантности может привести к нарушению движения глаз и тогда человеку очень трудно следить за порядком расположения букв и слов на странице.

Глазодоминантная нестабильность может быть следствием нестабильности контроля со стороны полушарий головного мозга, когда ни одно из них не берет на себя доминантную роль контроля за движением глаз.

Девочки начинают говорить и читать раньше мальчиков. У мужчин поражение левого полушария вызывает афазию в 3 раза чаще, чем у женщин, и приводит к существенному ухудшению вербальной способности. У женщин специализация полушарий выражена в меньшей степени. Это закладывается в пренатальном (дородовом) периоде. Уже на 3-м месяце внутриутробного развития у плода мужского пола значительно возрастает концентрация мужского полового гормона тестостерона. У женского

плода он образуется в меньших концентрациях, поскольку поступает из организма матери. Тестостерон влияет на скорость развития полушарий, как бы замедляя рост левого полушария и способствуя быстрому развитию правого, ответственного за пространственную способность.

#### **4.3.5. Патологические изменения I и II сигнальной системы**

У человека в отличие от животных могут быть специфические формы проявления неврозов. Это зависит от того, какая сигнальная система вовлечена в патологический процесс.

Истерия – преобладает I сигнальная система. Вокруг всё раздражает, наблюдается повышенная чувствительность к внешней обстановке, к раздражителям, которые являются для всех окружающих подпороговыми, а для больного – пороговым или же сверхпороговым, когда формируется сильный процесс возбуждения, доходящий до истерики. В результате может произойти перенапряжение силы возбуждения. Все это отрицательно влияет на умственную и физическую работоспособность, на все виды внутреннего торможения.

Психостения – преобладает II сигнальная система. Люди разочарованы в жизни, бедны в эмоциях, склоны к пустому мудрствованию. Их замыслы бесплодны, нереальны, оторваны от жизни.

Невростения – в нервный процесс в равной степени вовлечены I и II сигнальные системы. В этом случае для человека характерны вялость, слабость, депрессия, от которых он не может избавиться.

#### **Условия устранения неврозов и восстановление работоспособности корковых клеток**

устранение факторов, вызывающих невроз;  
тренировка процессов возбуждения и торможения;  
прием лекарственных препаратов;  
сон и отдых.

Соматические клетки восстанавливаются через 6 часов, нервные – через 11 часов. Учитель должен учитывать типологические особенности ВНД, на основе которых и должен определяться индивидуальный подход к процессу воспитания и обучения. Все это позволит устранить перенапряжение нервных процессов и правильно определить объем и характер работы, особенно для холериков и меланхоликов.

#### **4.4. Обонятельный мозг**

Обонятельный мозг – филогенетически самая древняя часть переднего мозга, возникающая в связи с рецептором обоняния, когда передний мозг не стал еще органом поведения животного. Поэтому все компоненты его являются различными частями обонятельного анализатора.

Обонятельный мозг располагается на нижней и медиальной поверхностях полушарий мозга и условно разделяется на периферический и центральный отделы.

**К периферическому отделу обонятельного мозга** относятся обонятельная луковица и обонятельный тракт, находящиеся на нижней поверхности лобной доли в обонятельной борозде. Обонятельный тракт заканчивается обонятельным треугольником, который впереди переднего продырявленного вещества расходится двумя обонятельными полосками.

**К центральному отделу обонятельного мозга относятся:** сводчатая извилина, гиппокамп, зубчатая извилина, крючок, внутрикравая извилина, пучковая извилина и серое наложение над мозолистым телом.

**Сводчатая извилина** имеет кольцевидную форму, огибает мозолистое тело и располагается на медиальной поверхности полушарий. Сводчатая извилина состоит из трех частей: поясничной – и парагиппокампальной извилин, соединенных между собой перешейком.

**Гиппокамп** представляет впячивание серого вещества со стороны медиальной стенки нижнего рога бокового желудочка. Гиппокамп загибается в виде **крючка**, являясь центром обоняния.

Гиппокамп, аммонов рог – парное образование в головном мозге позвоночных, впервые появляется у двоякодышащих рыб и безногих земноводных (примордиальный гиппокамп с выраженными соматическими и зрительными проекциями).

Гиппокамп играет существенную роль в поддержании постоянства внутренней среды организма, участвует в высшей координации функций размножения и эмоционального поведения, а также в процессах обучения и сохранения памяти.

**Свод** образован нервными волокнами, соединяющими гиппокамп с сосцевидными телами. Он состоит из 2 дугообразных тяжей, имеет столбы, тело, две ножки свода и спайку, соединяющую ножки свода.

Столбы свода, начавшись от сосцевидных тел, идут вверх позади передней мозговой спайки, участвуя в образовании III желудочка мозга. Располагаясь впереди таламуса, столбы ограничивают спереди межжелудочковые отверстия. Достигнув мозолистого тела, ножки свода поворачиваются назад, соединяясь в тело свода. Тело свода покрывает III желудочек, соединяется с нижней поверхностью мозолистого тела, затем вновь расходится на левую и правую ножки, которые огибают таламус. Ножки свода и таламус отделены друг от друга сосудистым сплетением. Ножки свода соединены спайкой. Каждая ножка, спустившись в нижний рог бокового желудочка, переходит в **бахромки гиппокампа**.

**Прозрачная перегородка** – парная пластинка, натянутая спереди между телом и клювом мозолистого тела, а сзади между столбами и

телом свода. Между правой и левой пластинками имеется изолированная полость шириной 1 мм.

**Зубчатая извилина** представляет скрученную часть коры медиального края гиппокампа борозды. Серое вещество зубчатой извилины распространяется и на внутренний край гиппокампа, а также на дорсальную поверхность мозолистого тела.

**Крючок** представляет передний конец борозды гиппокампа, который разделяется тяжем на две части: переднюю и заднюю. Передняя часть относится к крючку, а задняя образует внутри **краевую извилину**, которая проходит между **зубчатой извилиной** и **белой бахромкой**, заканчиваясь в **связочной извилине**.

#### 4.5. Базальные ядра

Подкорковые ядра располагаются в глубине белого вещества полушарий. К ним относятся **хвостатое, чечевицеобразное, миндалевидное ядра и ограда**. Эти ядра разобщены друг от друга прослойками белого вещества, образующими внутреннюю, наружную и крайнюю капсулы. На горизонтальном срезе головного мозга видно чередование белого и серого вещества подкорковых ядер.

Топографически и функционально хвостатое и чечевицеобразное ядра объединяются в полосатое тело. **Полосатое тело** – структурное образование конечного мозга. У млекопитающих разделяется пучком нервных волокон, идущих от коры и называемых внутренней капсулой, на две части – хвостатое ядро и скорлупу.

**Чечевицеобразное ядро** находится латерально и впереди от таламуса. Оно имеет клиновидную форму с вершиной, обращенной к средней линии. Между задней гранью чечевицеобразного ядра и таламусом располагается **задняя ножка внутренней капсулы**. Передняя грань чечевицеобразного ядра внизу и спереди сращена с головкой хвостатого ядра. Две полоски белого вещества разделяют чечевицеобразное ядро на три элемента: латеральный – **скорлупа**, имеющая темную окраску, располагается с наружной стороны, а две древние части **бледного шара** конической формы обращены к середине.

**Хвостатое ядро** имеет булавовидную форму и изогнуто назад. Передняя его часть расширена, называется головкой и располагается выше чечевицеобразного ядра, а его задняя часть – хвост – проходит сверху и латеральнее таламуса, отделяясь от него мозговыми полосками. Головка хвостатого ядра участвует в образовании латеральной стенки переднего рога бокового желудочка. Хвостатое ядро состоит из малых и больших пирамидных клеток.

**Внутренняя капсула** располагается между таламусом, чечевицеобразным и хвостатым ядрами и является прослойкой белого вещества,

образованной проекционными волокнами на пути к коре и от коры к нижележащим отделам ЦНС. На горизонтальном разрезе полушария головного мозга на уровне середины таламуса внутренняя капсула имеет белую окраску и напоминает форму угла, открытого наружу. Внутренняя капсула разделяется на три отдела: **переднюю ножку, колена и заднюю ножку**.

Выше внутренней капсулы волокна образуют **лучистый венец**. На всем протяжении внутренней капсулы проходят поперечные волокна, которые соединяют чечевицеобразное тело с хвостатым ядром и таламусом. Веерообразно расходящиеся волокна всех проводящих путей, образующих внутреннюю капсулу, в пространстве между ней и корой полушария мозга формируют лучистый венец. Незначительные повреждения небольших участков внутренней капсулы вследствие компактности расположения волокон обуславливают тяжелые расстройства двигательных функций и потерю общей чувствительности, слуха и зрения на противоположной травме стороне.

**Полосатое тело** получает афферентные импульсы главным образом от таламуса, отчасти от коры; посылает эфферентные импульсы к бледному шару. Полосатое тело рассматривают как эфферентное ядро, не имеющее самостоятельных двигательных функций, но контролирующее функции филогенетически более старого двигательного центра – **паллидума** (бледного шара).

Полосатое тело регулирует и частично затормаживает безусловно рефлекторную деятельность бледного шара, т.е. действует на него так же, как бледный шар действует на красное ядро. Полосатое тело считают высшим подкорковым регуляторно-координационным центром двигательного аппарата. В полосатом теле, согласно экспериментальным данным, находятся также высшие вегетативные координационные центры, регулирующие обмен веществ, теплообразование и тепловыведение, сосудистые реакции. По-видимому, в полосатом теле находятся центры, которые интегрируют, объединяют безусловно-рефлекторные двигательные и вегетативные реакции в единый целостный акт поведения.

Полосатое тело оказывает влияние на органы, иннервируемые вегетативной нервной системой, посредством связей с гипоталамусом.

При поражениях полосатого тела у человека наблюдается атетоз – стереотипические движения конечностей, а также хореза – сильные неправильные движения, совершающиеся без всякого порядка и последовательности и захватывающие почти всю мускулатуру («пляска святого Витта»). И атетоз, и хореза рассматриваются как результат выпадения тормозящего влияния, которое оказывает полосатое тело на бледное ядро.

**Бледный шар (паллидум)**, бледное ядро – парное образование, входящее в состав чечевицеобразного ядра, которое находится в больших полушариях и отделяется внутренней капсулой.

Паллидум является двигательным ядром. При его раздражении можно получить сокращение шейных мышц, конечностей и всего туловища, преимущественно на противоположной стороне. Бледное ядро получает импульсы по афферентным волокнам, идущим от таламуса и замыкающим таламо-паллидарную рефлекторную дугу. Бледное ядро, будучи связано с центрами среднего и заднего мозга, регулирует и координирует их работу.

Одной из функций бледного ядра считают торможение нижележащих ядер, главным образом красного ядра среднего мозга. При повреждении бледного шара наблюдается сильное увеличение тонуса скелетной мускулатуры – гипертонус, т.к. красное ядро освобождается от тормозящего влияния бледного шара.

Таламо-гипоталамо-паллидарная система принимает участие у высших животных и человека в осуществлении сложных безусловных рефлексов – оборонительных, ориентировочных, пищевых, половых.

У человека при стимуляции бледного шара получен феномен увеличения объема кратковременной памяти почти в два раза. Исследуя пространственно-временные соотношения между элементами речи (гласные фонемы) и регистрируемой импульсной активностью, выявили корреляцию, свидетельствующую о вовлечении той или иной структуры в процесс слуховой памяти. К такому заключению удалось прийти при исследовании бледного шара, дорсомедиального таламического ядра.

**Миндалевидное ядро** представляет группу ядер и локализуется внутри переднего полюса височной доли, представляет собой структуру, входящую в лимбическую систему мозга, которая характеризуется очень низким порогом возбуждения, что может способствовать развитию эпилептиформной активности.

Связь с половой функцией подтверждается тем, что стимуляция этих ядер облегчает секрецию люлиберина и фоллиберина, а также секрецию гормона роста. При стимуляции данного комплекса возникают судороги, эмоционально окрашенные реакции, страх, агрессия и т.д.

**Ограда** – тонкая прослойка серого вещества, отделенная наружной капсулой белого вещества от чечевицеобразного ядра. Предполагают участие в осуществлении глазодвигательных реакций слежения за объектом.

#### 4.6. Боковые желудочки – полости головного мозга

В полушариях ниже уровня мозолистого тела симметрично по сторонам средней линии как остаток первоначальных полостей обоих пузырей конечного мозга залегают два боковых желудочка, отделенные от верхнелатеральной поверхности полушарий всей толщиной мозгового вещества.

Полость каждого бокового желудочка соответствует форме полушария: начинается в лобной доле в виде загнутого вниз и в латеральную сто-



рону переднего рога, отсюда через область теменной доли тянется под названием **центральной части**, а затем на уровне заднего края мозолистого тела поворачивает вниз и идет вперед в толще височной доли в виде **нижнего рога**, где и оканчивается. В том месте, где полость желудочка спускается вниз, она дает выступ кзади в затылочную долю – **задний рог**.

По медиальной стенке нижнего рога на всем его протяжении тянется белого цвета возвышение – **аммонов рог**, или **морской конь**, который образуется вследствие вдавления от глубоко врезающейся снаружи гиппокампа борозды.

Передний конец гиппокампа разделяется бороздками на несколько небольших бугорков. По медиальному краю аммонова рога идет так называемая **бахромка**, представляющая продолжение ножки свода. На дне нижнего рога находится **валик**, происходящий от вдавления снаружи одноименной борозды. С медиальной стороны бокового желудочка в его центральную часть и нижний рог вдаются мягкая мозговая оболочка, образующая в этом месте сосудистое сплетение.

Боковые желудочки соединяются с третьим желудочком при помощи монроевых отверстий.

#### 4.7. Белое вещество полушарий

Все пространство между серым веществом мозговой коры и подкорковыми ядрами занято белым веществом. Оно состоит из большого количества нервных волокон, идущих в различных направлениях и образующих проводящие пути конечного мозга. Нервные волокна могут быть разделены на три вида: ассоциативные, комиссуральные, проекционные.

**Ассоциативные волокна** связывают между собой различные участки коры одного и того же полушария. Они разделяются на короткие и длинные. Короткие волокна связывают между собой соседние извилины в форме дугообразных пучков. Длинные ассоциативные волокна соединяют более отдаленные друг от друга участки коры.

**Комиссуральные волокна**, входящие в состав так называемых мозговых комиссур, или спаек, соединяют симметричные части обоих полушарий. Самая большая мозговая спайка – **мозолистое тело**, которое связывает между собой части обоих полушарий.

**Мозолистое тело** – толстый пучок поперечно проходящих из одного полушария в другое волокон, находящийся в глубине продольной щели мозга. На продольном медиальном разрезе видно, что мозолистое тело проходит в форме крыши над стволовой частью мозга. В передней части оно резко изгибается, образуя колено и утончается в виде клюва мозолистого тела. Часть его, заключенная между выпуклостью и коленом, называется стволом или телом.

**Проекционные волокна** связывают мозговую кору частью с таламусом, частью с нижележащими отделами ЦНС до спинного мозга

включительно. Проекционные волокна на пути к коре и от коры к нижележащим отделам ЦНС образуют капсулы, ножки, своды и т.д.

Незначительные повреждения небольших участков внутренней капсулы вследствие компактности расположения волокон обуславливают тяжелые расстройства двигательных функций и потерю общей чувствительности, слуха и зрения на стороне, противоположной травме.

#### **4.8. Оболочки головного мозга и их особенности**

Головной мозг окружен тремя такими же оболочками, как спинной мозг: наружной – твердой; средней – паутинной; внутренней – мягкой (сосудистой).

**Твердая** оболочка мозга представляет собой плотную соединительно-волокнистую ткань, богатую коллагеновыми и эластическими волокнами. Твердая оболочка дает в полость черепа выросты, расположенные между отдельными частями головного мозга, обеспечивающие защиту от сотрясений. К этим выростам относят серп и намет мозжечка. Твердая оболочка образует мозговые синусы, осуществляющие отток венозной крови от мозга.

**Паутинная** оболочка мозга – тонкая, прозрачная, не проникает в щели и борозды. Она ложится над бороздами, образуя цистерны. От сосудистой паутинная оболочка отделена подпаутинным (субарахноидальным) пространством, где содержится спинномозговая жидкость (внутри цистерн).

**Мягкая оболочка** прилежит к веществу мозга, выстилая все углубления на его поверхности. В некоторых местах она проникает в желудочки мозга, где образует сосудистые сплетения. Сосуды этой оболочки участвуют в кровоснабжении мозга, а сосудистые сплетения – желудочков.

Мягкая оболочка состоит из соединительной ткани, образующей два слоя (внутренний и наружный), между ними – кровеносные сосуды.

#### **Особенности оболочек головного мозга**

Выросты твердой мозговой оболочки: большой серп, малый серп, намет мозжечка, диафрагма турецкого седла.

Цистерны подпаутинного пространства: латеральная – в Сильвиевой борозде, цистерна зрительного перекреста, межножковая – между ножками мозжечка, мозжечково-мозговая – выше продолговатого мозга.

Синусы твердой мозговой оболочки: верхний и нижний сагитальные, поперечный, верхний и нижний каменистые, пещеристые, сигмовидные.

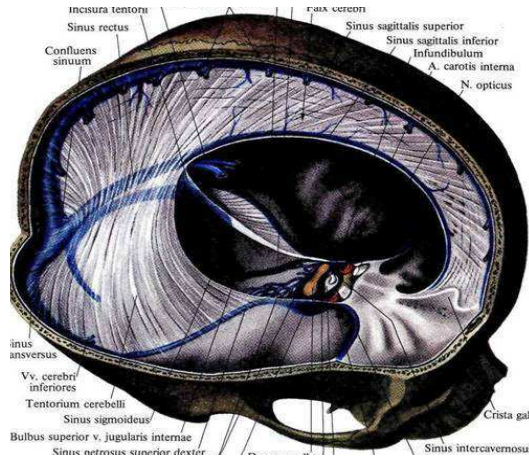


Рис. 15. Выросты твердой мозговой оболочки головного мозга

**Спинномозговая жидкость** находится в желудочках мозга, центральном канале спинного мозга и в подпаутинном пространстве головного мозга. Общий объем ее составляет 150–200 мл. Постоянно продуцируется в сосудистых сплетениях желудочков мозга и циркулирует из боковых желудочков через межжелудочковые отверстия в III желудочек, из него по водопроводу среднего мозга в IV желудочек. Из него поступает в центральный канал спинного мозга и в подпаутинное пространство. Спинномозговая жидкость прозрачна, бесцветна, слабощелочной реакции  $\text{pH} = 7,4$ ; состоит из воды и сухого остатка – белков, углеводов, минеральных веществ, лимфоцитов.

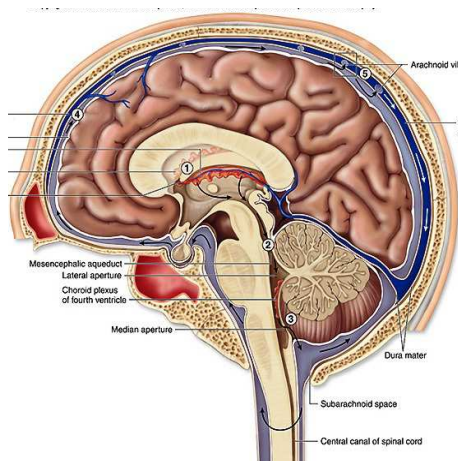


Рис. 16. Циркуляция спинномозговой жидкости

## Контрольные вопросы

1. Отделы головного мозга.
2. Строение ствола мозга.
3. Строение и функция продолговатого мозга.
4. Ядра продолговатого мозга, их функция.
5. Какие структуры относят к перешейку ромбовидного мозга?
6. Строение и функция Варолиева моста: ядра, проводящие пути, борозды.
7. Строение и функция мозжечка. Кора, серое и белое вещество.
8. Ядра мозжечка, значение и функции.
9. Строение и функция среднего мозга.
10. Какие скопления серого вещества (ядра) расположены в среднем мозге?
11. Водопровод (Сильвиев водопровод). Центральное серое вещество.
12. Строение и функция промежуточного мозга.
13. Строение и функция таламуса (зрительного бугра), эпиталамуса.
14. Строение и функция метаталамуса и гипоталамуса.
15. Чем образован III желудочек, его значение?
16. Конечный мозг – его части и строение.
17. Базальные ядра.
18. Строение и значение обонятельного мозга.
19. Оболочки и межоболочечные пространства головного мозга и их особенности.
20. Большие полушария, строение и функция.
21. Проводящие пути, их строение.
22. Нервные волокна: ассоциативные, комиссуральные и проекционные.
23. Микроскопическое строение коры головного мозга.
24. Что такое цитоархитектоника?
25. Локализация функций в коре полушарий большого мозга.

## Глава 5. ИНТЕГРАТИВНЫЕ СИСТЕМЫ МОЗГА

---

*5.1. Ретикулярная формация.*

*5.2. Лимбическая система.*

### 5.1. Ретикулярная формация

Ретикулярная формация описана В.М. Бехтеревым в 1898 г. и Рамон-Кахалем в 1909 г. как диффузное скопление разрозненных нервных элементов, пронизанное большим числом проходящих волокон. В стволе мозга между его специальными ядрами находятся скопления нейронов с отростками, образующие густую сеть, то есть ретикулярную формацию.

В продолговатом мозге и других стволовых отделах мозга (Варолиевом мосту и среднем мозге) расположена особая клеточная структура – ретикулярная формация. В функциональном отношении ретикулярная формация ствола представляет собой единую структуру.

Название этой структуры отражает ранние представления о том, что отдельные нейроны ретикулярной формации имеют обширные связи друг с другом и образуют нечто подобное нейросети, в которой возбуждение распространяется диффузно, подобно тому, как это происходит в нервной системе кишечнорастворимых. Однако в дальнейшем эти представления не подтвердились.

Четких границ между отдельными ретикулярными и неретикулярными группами клеток не установлено, однако выделено до 98 ядерных групп, относящихся к ретикулярной формации. Основными ядрами являются: ядра шва и гигантоклеточное ядро продолговатого мозга, центральное и ретикулярное ядра моста.

Клетки ретикулярной формации очень разнообразны по форме и величине. Для них характерно наличие значительно разветвленного дендритного дерева и длинных аксонов.

Афферентные входы ретикулярная формация получает как по коллатералям восходящих (сенсорных) путей, так и от вышележащих структур, в том числе от коры больших полушарий и мозжечка.

Таким образом, ретикулярная формация интегрирует влияние большого числа мозговых структур. В свою очередь сама она оказывает влияние как на вышележащие, так и на нижележащие структуры.

Нисходящие и восходящие волокна ретикулярной формации покидают ядра на всем ее протяжении, не имея четких пространственных разграничений. Кроме того, существуют аксоны, которые Т-образно ветвятся. Одна из ветвей идет вниз, а другая – в верхние отделы головного мозга.

Нисходящие волокна образуют ретикулоспинальный тракт. Через ретикулоспинальный тракт ретикулярная формация оказывает влияние как на двигательную деятельность спинного мозга (осуществление спинальных рефлексов), так и на вегетативную регуляцию (сосудодвигательная, дыхательная, пищеварительная функции).

Ретикулярная формация оказывает влияние на соматические и вегетативные центры в двух противоположных направлениях: торможения и возбуждения.

Восходящие влияния ретикулярной формации направлены на регуляцию деятельности коры больших полушарий. Большинство ретикулярных волокон достигают коры через переключение в неспецифических ядрах таламуса. Действие восходящих ретикулярных влияний заключается в широкой активации корковых структур.

Торможение активности ретикулярной формации ведет к наступлению сна, активация ее приводит к реакции пробуждения.

Характерной особенностью нейронов ретикулярной формации является их высокая чувствительность к химическим факторам. Такие факторы, как уровень углекислого газа и кислорода, содержание адреналина, ацетилхолина и серотонина, относительно небольшие концентрации фармакологических веществ, изменяют активность нейронов ретикулярной формации, а вместе с этим и ее влияние на кору больших полушарий, соматические и вегетативные рефлексы.

По структурно-функциональным критериям ретикулярная формация делится на 3 зоны:

- 1) медианную, расположенную по средней линии;
- 2) медиальную, занимающую медиальные отделы ствола;
- 3) латеральную, нейроны которой лежат вблизи сенсорных образований.

**Медианная зона** представлена элементами шва, состоящими из ядер, нейроны которых синтезируют медиатор – серотонин. Система ядер шва принимает участие в организации агрессивного и полового поведения, в регуляции сна.

**Медиальная (осевая) зона** состоит из мелких нейронов, которые не ветвятся. В зоне располагается большое количество ядер. Встречаются также крупные мультиполярные с большим числом густо ветвящихся дендритов. Они образуют восходящие нервные волокна в кору больших

полушарий и нисходящие нервные волокна в спинной мозг. Восходящие пути связи медиальной зоны оказывают активирующее влияние (прямо или опосредованно через таламус) на новую кору, нисходящие – тормозящее.

**Латеральная зона** – к ней относятся ретикулярные образования, расположенные в стволе мозга вблизи сенсорных систем, а также ретикулярные нейроны, лежащие внутри сенсорных образований. Основным компонентом этой зоны являются группы ядер, которые примыкают к ядру тройничного нерва. Все ядра латеральной зоны (за исключением ретикулярного латерального ядра продолговатого мозга) состоят из нейронов малой и средней величины и лишены крупных элементов. В этой зоне располагаются восходящие и нисходящие пути, обеспечивающие связь сенсорных образований с медиальной зоной ретикулярной формации и моторными ядрами ствола.

Эта часть ретикулярной формации является более молодой, с ее развитием связан факт уменьшения объема осевой ретикулярной формации в ходе эволюционного развития.

Таким образом, латеральная зона – это совокупность элементарных интегративных единиц, сформированных вблизи и внутри специфических сенсорных систем. Благодаря нисходящим влияниям ретикулярная формация оказывает тоническое влияние и на мотонейроны спинного мозга, что в свою очередь повышает тонус скелетной мускулатуры, совершенствует систему обратной афферентной связи. Поэтому любой двигательный акт совершается значительно эффективнее, осуществляет более точный контроль за движением, но чрезмерное возбуждение клеток ретикулярной формации может привести к дрожанию мышц.

В ядрах ретикулярной формации находятся центры сна и бодрствования, и стимуляция тех или иных центров приводит или к наступлению сна, или к пробуждению. На этом основано применение снотворных. В ретикулярной формации расположены нейроны, реагирующие на болевые раздражения, идущие от мышц или внутренних органов.

В ней также расположены специальные нейроны, которые обеспечивают быструю реакцию на внезапные, неопределенные сигналы.

Ретикулярная формация тесно связана с корой больших полушарий, благодаря этому формируется функциональная связь между внешними отделами ЦНС и стволом головного мозга. Ретикулярная формация играет важную роль как в интеграции сенсорной информации, так и в контроле над деятельностью всех эффекторных нейронов (моторных и вегетативных). Она имеет также первостепенное значение для активации коры больших полушарий, для поддержания сознания.

Таким образом, ретикулярная формация может оказывать на кору больших полушарий не только возбуждающее, но и тормозящее влияние и, наоборот, кора больших полушарий также может оказывать влияние на клетки ретикулярной формации.

## 5.2. Лимбическая система

Лимбическая система это совокупность нейронов, функционально связанных между собой, образований древней коры (гиппокамп, грушевидная доля), старой коры (поясная извилина) и подкорковых структур (миндалевидное ядро, область перегородки, ряд ядер таламуса и гипоталамуса).

Лимбическую систему называют висцеральным мозгом, потому что туда поступает информация из рецепторов внутренних органов (интерорецепторы).

Особенностью лимбической системы является то, что между ее структурами имеются простые двусторонние связи и сложные пути, образующие множество замкнутых кругов.

Такая организация создает условия для длительного циркулирования одного и того же возбуждения в системе, сохранения единого состояния и навязывание этого состояния другим системам мозга. Благодаря этому поток сенсорных возбуждений получает эмоциональную окраску и сохраняется в памяти.

Гиппокамп расположен в глубине височных долей мозга. Он является основной структурой лимбической системы, где происходит консолидация памяти – переход из краткосрочной в долговременную память.

Миндалины находятся в глубине височной доли мозга. Они обеспечивают оборонительное поведение, а также двигательные, вегетативные, эмоциональные реакции. При нарушении деятельности миндалины поведение резко меняется, утрачивается способность к поведению в социуме.

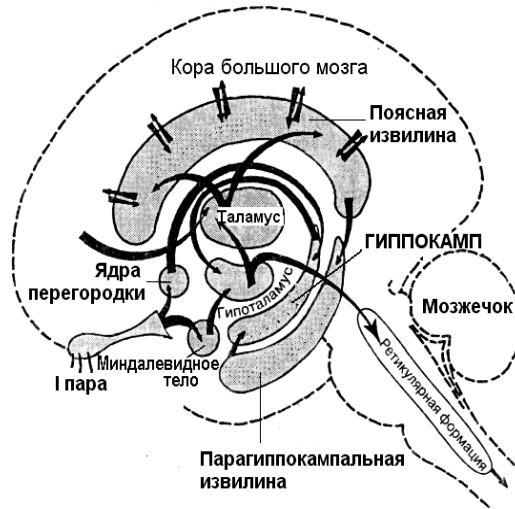


Рис. 17. Основные образования лимбической системы мозга и их связи



Лимбическая система участвует в регуляции вегетативных функций и оказывает влияние на смену сна и бодрствования. Совместно с гиппокампом она обеспечивает процессы запоминания и долговременную память. Лимбическая система является высшим подкорковым регулятором поведенческих реакций, связанных с удовлетворением первичных потребностей (еда, питье, половая потребность).

К лимбической системе относятся несколько анатомических образований, которые входят в состав ее корковых и ядерных центров.

### **Контрольные вопросы**

1. Ретикулярная формация – строение и значение.
2. Лимбическая система, ее строение.
3. Локализация психических функций в лимбической системе.

## Глава 6. ЧЕРЕПНО-МОЗГОВЫЕ НЕРВЫ

6.1. Особенности строения черепно-мозговых нервов.

6.2. Функции черепно-мозговых нервов.

### 6.1. Особенности строения черепно-мозговых нервов

Черепно-мозговые нервы не образуются при слиянии передних и задних корешков, а представляют какой-либо один корешок – чувствительный, двигательный или вегетативный.

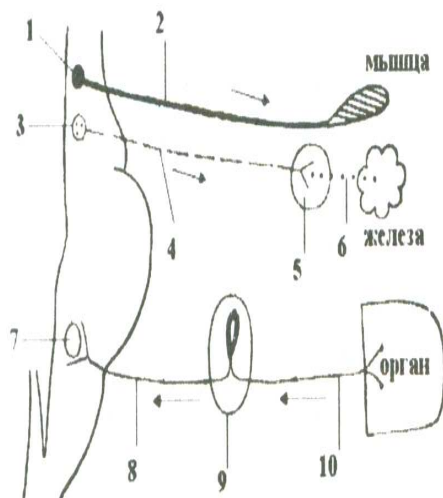


Рис. 18. Строение нервного волокна черепно-мозгового нерва: 1 – двигательные волокна; 2 – вегетативные волокна; 3 – чувствительные волокна

Черепные нервы (ЧМН) делятся:

**чувствительные:** I, II, VIII пары ЧМН;

**двигательные:** IV, VI, XI, XII пары ЧМН;

**смешанные:** III, V, VII, IX, X пары ЧМН (из них вегетативные ядра имеют: III, VII, IX, X пары ЧМН).

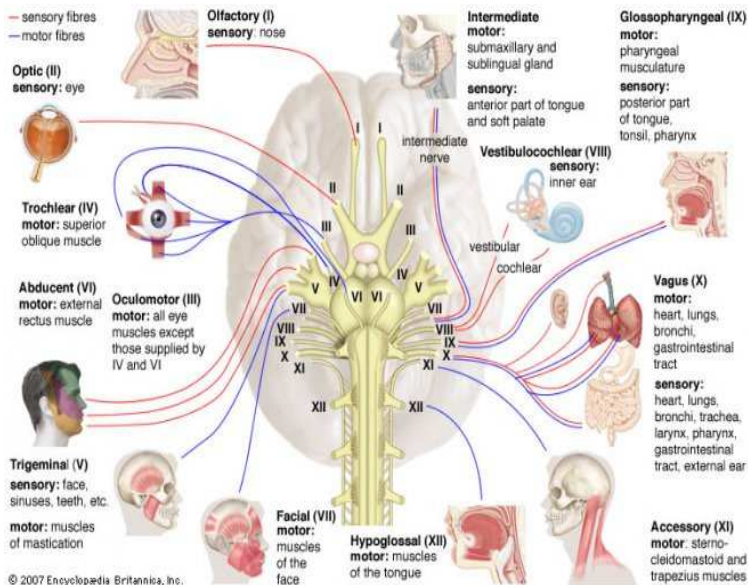


Рис. 19. Места выхода из мозга и функции черепных нервов

## 6.2. Функции черепно-мозговых нервов

**Черепные нервы представлены 12 парами:**

- 1-я пара ЧМН – обонятельный;
- 2-я пара ЧМН – зрительный;
- 3-я пара ЧМН – глазо-двигательный;
- 4-я пара ЧМН – блоковый;
- 5-я пара ЧМН – тройничный;
- 6-я пара ЧМН – отводящий;
- 7-я пара ЧМН – лицевой;
- 8-я пара ЧМН – преддверно-улитковый;
- 9-я пара ЧМН – языкоглоточный;
- 10-я пара ЧМН – блуждающий;
- 11-я пара ЧМН – добавочный;
- 12-я пара ЧМН – подъязычный.

**Первая пара – обонятельный нерв**

Особенности: не имеет ядер, чувствительный, несмешанный нерв.

Первый нейрон – биполярная клетка. Тела нейронов располагаются в верхнем носовом ходу, в обонятельной луковице, а центральные аксоны проходят через решетчатую пластинку в область черепа.

Корковым отделом является гиппокампальная извилина.

### **Вторая пара – зрительный нерв**

Особенности: не имеет ядер, чувствительный, несмешанный. Образован аксонами третьих нейронов расположенных в сетчатке глаза. Внутри черепа волокна образуют перекрест (хиазму) и переходят в зрительный тракт.

Корковым отделом является шпорная извилина.

### **Третья пара – глазодвигательный нерв**

Особенности: имеет два ядра – двигательное располагается в среднем мозге ниже водопровода, на уровне верхнего двуххолмия и второе парасимпатическое (вегетативное) – добавочное, или ядро Якубовича.

Двигательные и вегетативные волокна выходят из мозга медиальнее ножек среднего мозга, через верхнюю глазничную щель волокна попадают в глазницу и делятся на:

верхнюю веточку (только двигательные волокна) – иннервирует верхнюю, нижнюю, медиальную прямые мышцы глаза и нижнюю косую мышцу глаза;

нижнюю веточку – вегетативную (парасимпатические волокна), имеет свой ганглий – реснитчатый, который залегает на верхней стенке глазницы, постганглионарные волокна иннервируют гладкие мышцы глаза.

### **Четвертая пара – блоковый нерв**

Особенности: несмешанный, имеет одно двигательное ядро, которое залегает в среднем мозге, чуть ниже глазодвигательного нерва, покидает мозг латеральнее ножек среднего мозга, выходит из черепа через верхнюю глазничную щель, иннервирует верхнюю косую мышцу глаза.

### **Пятая пара – тройничный нерв**

Особенности: смешанный, имеет четыре ядра – одно двигательное (жевательное); и три чувствительных – среднемозговое (гассеровое), мостовое и спинномозговое.

Нерв выходит из мозга спереди от средних ножек мозжечка и идет к верхушке каменистой части височной кости, здесь находится чувствительный узел (тройничный) – общий для всех трех ядер.

Чувствительные ветви: 1) глазничный нерв – иннервирует кожу, слизистую выше угла глаза и оболочки мозга в передней черепной ямке; 2) верхнечелюстной нерв – от угла глаза до угла рта; 3) нижнечелюстной нерв – от угла рта до подбородка, а также оболочки мозга в задней черепной ямке.

Двигательная ветвь: идет вместе с нижнечелюстным нервом, иннервирует все жевательные мышцы.

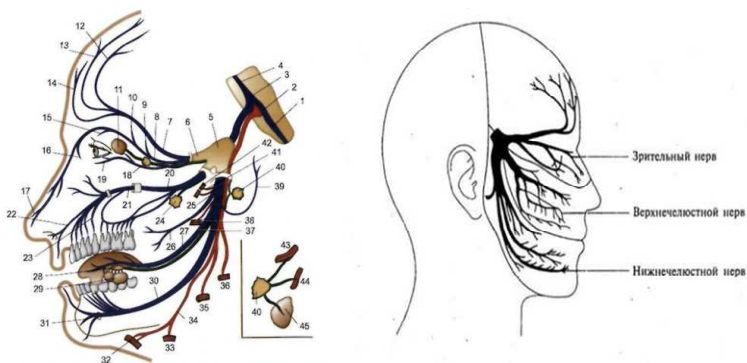


Рис. 20. Ветви тройничного нерва

### Ветви тройничного нерва

**Глазничный нерв** – выходит из черепа через верхнюю глазничную щель. Ветви глазничного нерва: ресничные ветви – короткие и длинные; передний решетчатый; задний решетчатый; ветви верхнего века; лобный нерв; слезный нерв. Область иннервации: оболочки головного мозга в передней черепной ямке; кожа лба, теменной области, верхнего века, спинки носа; слизистые оболочки передних отделов носовой полости; лобную, клиновидную и решетчатую пазухи; слезный аппарат и конъюнктиву верхнего века.

**Верхнечелюстной нерв** – выходит из черепа через круглое отверстие. Ветви верхнечелюстного нерва: крыло-небный; скуловой; нижнеглазничный; наружные носовые; нерв нижнего века, верхней губы, средняя ветвь мозговой оболочки. Область иннервации: оболочки головного мозга в средней черепной ямке; кожа щек, нижнего века, верхней губы, боковых поверхностей и крыльев носа; верхнечелюстная пазуха; верхние зубы.

**Нижнечелюстной нерв** (смешанный) – выходит из черепа через овальное отверстие. Ветви нижнечелюстного – чувствительного нерва: мозговая; глубокие височные; щечные; язычная; подбородочная; височно-ушная; ветви, идущие к слюнным железам. Область иннервации: оболочки головного мозга в задней черепной ямке; кожа подбородка, щек, височной области; нижняя губа; нижние зубы; десна; слюнные железы; наружный слуховой проход; барабанная перепонка; общая чувствительность передних 2/3 языка.

### Шестая пара – отводящий нерв

Особенности: несмешанный, содержит одно двигательное ядро в дорсальной части Варолиева моста, в череп проходит через верхнюю глазничную щель.

Иннервирует латеральную прямую мышцу глаза.

### **Седьмая пара – лицевой нерв**

Особенности: смешанный, три ядра: двигательное (лицевое), чувствительное (одиночное) – общее для 7, 9, 10 пар и вегетативное (верхнее слюноотделительное).

Нервные волокна выходят на границе между мостом и продолговатым мозгом, идут через внутренний слуховой проход в пирамиду височной кости, попадут в канал лицевого нерва, повторяют все его изгибы и выходят через шилососцевидное отверстие.

Двигательные волокна – проходят в лицевом канале (от внутреннего слухового прохода до шилососцевидного отверстия), повторяя все его изгибы. Иннервируют все мимические мышцы, включая надчерепную и надподъязычные.

Вегетативные волокна отходят от верхнего слюноотделительного ядра в виде двух ветвей:

**большой каменистый нерв** – содержит вегетативный ганглий – крылонебный. Иннервирует: слезную железу, мелкие железы слизистых оболочек носа, придаточные пазухи носа;

**барабанная струна** – содержит вегетативный ганглий – поднижнечелюстной. Иннервирует: подъязычную слюнную железу, подчелюстную слюнную железу, мелкие слюнные железы ротовой полости.

Чувствительные волокна (одиночное ядро) идут в составе барабанной струны. Имеют чувствительный узел – коленный, который возле околоушной слюнной железы делится на: височный, скуловой, щечный нерв и краевой ниже-челюстной нерв.

Иннервация: вкусовая чувствительность передних 2/3 языка и мягкого неба.

### **Восьмая пара – преддверно-улитковый нерв**

Особенности: несмешанный, содержит 6 чувствительных ядер, которые располагаются в латеральном углу ромбовидной ямки: 2 ядра слуховые и 4 – вестибулярные. Выходят из черепа дорсальнее оливы, через внутренний слуховой проход.

Иннервируют: органы слуха и равновесия. Выделяют две части: улитковую, отвечающую за слух, и преддверную, отвечающую за равновесие.

### **Девятая пара – языкоглоточный нерв**

Особенности: смешанный, имеет три ядра – чувствительное (одиночное), двигательное (двойное) и вегетативное (нижнее слюноотделительное). Все волокна из черепа выходят через яремное отверстие.

Чувствительные волокна (одиночное ядро) – тела нейронов залегают в верхних и нижних яремных узлах. Иннервация: слизистые оболочки

ки глотки, среднего уха, общая чувствительность задней 1/3 языка. Двигательные волокна (двойное ядро) – из черепа выходят через яремное отверстие и иннервируют шилоглоточную мышцу.

Вегетативные волокна (нижнее слюноотделительное ядро) – идут в составе барабанного нерва, затем выделяются в малый каменистый нерв. Переключаются в ушном ганглии и иннервируют околоушную слюнную железу.

#### **Десятая пара – блуждающий нерв**

Особенности: смешанный, имеет три ядра – чувствительное (одиночное), двигательное (двойное) и вегетативное (дорсальное). Все волокна из черепа выходят через яремное отверстие. Имеет многочисленные периферические парасимпатические узлы. Самый длинный ЧМН, в котором имеются части – головная, шейная, грудная и брюшная.

**Чувствительные волокна (одиночное ядро)** делятся на *головной отдел* – ветви: язычная и ушная; *шейный отдел* – ветви: глоточная, верхний гортанный нерв, верхние шейные и сердечные нервы, возвратный гортанный нерв; *грудной отдел* – ветви: сердечная ветвь, грудная ветвь, бронхиальная ветвь; *брюшной отдел* – ветви: передний блуждающий ствол, передняя желудочная, задняя желудочная, печеночные, чревные, почечная.

**Двигательные волокна (двойное ядро).** Иннервирует мышцы глотки, гортани, мягкого неба, верхней трети пищевода.

**Вегетативные волокна (дорсальное ядро)** – ганглии не имеют постоянного места расположения, называются: интрамуральные – расположенные внутри органов и экстрамуральные – снаружи от органов. Иннервируют внутренние органы шейного, грудного и брюшного отделов (сердце, печень, кишечник и т.д.).

#### **Одиннадцатая пара – добавочный нерв**

Особенности: несмешанный, имеет два двигательных ядра – двойное – общее с 9 и 10 парами и добавочное, которое является собственным. Иннервируют грудино-ключично-сосцевидную и трапециевидную мышцы, а также мышцы пищевода, гортани и кишечника.

Выходит из мозга между оливами и нижними ножками мозжечка, из черепа – через яремное отверстие.

#### **Двенадцатая пара – подъязычный нерв**

Особенности: несмешанный, одно двигательное ядро. Выходит из мозга рядом с 11 парой ЧМН; из черепа – через подъязычный канал. Иннервирует все мышцы языка.

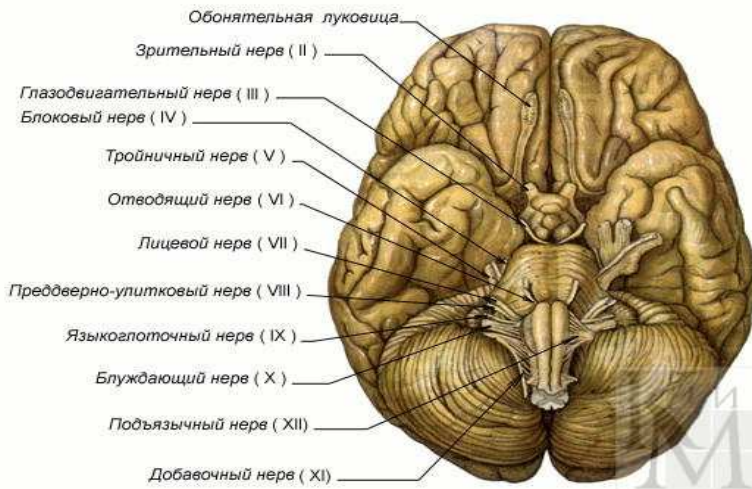


Рис. 21. Вентральная поверхность головного мозга

### Контрольные вопросы

1. Особенности строения черепно-мозговых нервов.
2. Строение периферической нервной системы.
3. Где расположены тела чувствительных, двигательных и вегетативных нейронов черепных нервов?
4. Что иннервирует обонятельный нерв?
5. Строение и функции обонятельных нервов (I пара).
6. Особенности строения и функции нервов, обеспечивающих движение глазного яблока.
7. Строение и функции тройничного нерва. Ветви тройничного нерва, их формирование.
8. Назовите ветви лицевого нерва. Какие из этих ветвей отходят от основного ствола нерва в толще пирамиды височной кости? Какие двигательные ветви отходят от лицевого нерва. Как называется каждая из них и что они иннервируют?
9. Строение и функции отводящего и преддверноулиткового нервов.
10. Перечислите ветви языкоглоточного нерва. Какая из ветвей этого нерва содержит преганглионарные парасимпатические волокна, иннервирующие околоушную и слюнную железы?
11. Строение блуждающего нерва. Перечислите ветви, отходящие от него в головном, шейном и грудном отделах.
12. Из каких корешков формируется добавочный нерв? Какие ветви отходят от него? Строение подъязычного нерва, иннервация.



## **Глава 7. ПРОВОДЯЩИЕ ПУТИ ГОЛОВНОГО И СПИННОГО МОЗГА**

---

---

В нервной системе импульсы, возникающие при воздействии на рецепторы, передаются по отросткам с нейрона на нейрон. Это осуществляется благодаря синапсам. Импульсы передаются только в одном направлении – от рецептора через вставочный нейрон к эфференту, что обусловлено морфофункциональными особенностями синапсов, которые проводят возбуждение только от пресинаптической мембраны к постсинаптической.

**Проводящие пути** – это совокупность нервных волокон, проходящих в определенных зонах белого вещества головного и спинного мозга, объединенных общностью морфологического строения и функции.

В спинном и головном мозге выделяют по строению и функции три группы проводящих путей.

Ассоциативные пути соединяют участки серого вещества, различные функциональные центры (кора мозга, ядра) в пределах одной половины мозга.

Коммисуральные – образуют мозолистое тело (коммисуру), проекционные волокна соединяют нижележащие отделы с базальными ядрами и корой и, наоборот, кору головного мозга, базальные ядра – с ядрами мозгового ствола и со спинным мозгом.

При помощи проекционных нервных волокон, достигающих коры большого мозга, картины внешнего мира как бы проецируются на кору, как на экран, где происходит высший анализ поступивших импульсов и сознательная их оценка.

**Выделяют проекционные восходящие и нисходящие пути.** Восходящие (афферентные, чувствительные) несут импульсы, идущие от органов чувств, опорно-двигательного аппарата, внутренних органов и сосудов в головной мозг, к его подкорковым и высшим центрам.

**По характеру проводимых импульсов восходящие проекционные пути делят на 3 группы:**

1) экстерорецептивные пути – импульсы поступают от органов чувств (зрения, слуха, вкуса, обоняния), кожных покровов (болевые, температурные, осязания, давления);

2) проприорецептивные пути – импульсы поступают от органов движения, несут информацию о положении частей тела, о размахе движений;

3) интерорецептивные пути – импульсы поступают от внутренних органов, сосудов (хемо-, баро-, механорецепторы).

### **Экстерорецептивные проводящие пути**

Проводящие пути болевой и температурной чувствительности образуют латеральный (боковой) спинно-таламический путь.

Большинство восходящих путей состоят из 3 нейронов:

I нейроны располагаются в органах чувств и заканчиваются в спинном мозге или в стволовой части мозга.

II нейроны располагаются в ядрах спинного или головного мозга и заканчиваются в ядрах таламуса, гипоталамуса. Эти нейроны образуют центrostремительные восходящие пути.

III нейроны лежат в ядрах промежуточного мозга, для кожной и мышечно-суставной чувствительности – в ядрах таламуса, для зрительных импульсов – в коленчатом теле, для обонятельных импульсов – в сосцевидных телах. Отростки нейронов заканчиваются на клетках соответствующих корковых центров (зрительной, слуховой, обонятельной и общей чувствительности).

Рецепторы первого (чувствительного) нейрона, воспринимающего раздражения, располагаются в коже и на слизистой оболочке, а его тело лежит в спинномозговых узлах; центральный же отросток идет в составе заднего корешка в задний рог спинного мозга. Аксон второго нейрона, тело которого лежит в заднем роге, направляется на противоположную сторону спинного мозга. Через его переднюю серую спайку аксон входит в боковой канатик, где включается в состав латерального спинно-таламического пути, который поднимается до продолговатого мозга. Пучок располагается позади оливы, проходит в покрывку моста и покрывку среднего мозга. Аксоны заканчиваются, образуя синапсы на клетках, расположенных в таламусе (III нейрон). Аксоны III нейрона достигают коры полушария, его постцентральной извилины (IV слой коры), где находится корковый конец общей чувствительности. Импульсы от кожных рецепторов (рецепторы, воспринимающие чувство давления и осязания) поступают к клеткам коры в постцентральную извилину – место общей чувствительности.

### **Проприорецептивные проводящие пути**

Рецепторы I нейрона располагаются в мышцах, сухожилиях, связках, суставных капсулах. Тело I нейрона – в спинномозговом узле, их аксоны в составе заднего корешка, не входя в задний рог, направляются в задний канатик, а затем уходят в продолговатый мозг к тонкому и

клиновидному ядрам, где заканчиваются синапсами на телах II нейронов. Аксоны II нейронов, выходящие из этих ядер, переходят на противоположную сторону, образуя медиальную петлю, проходят через покрывку моста и покрывку среднего мозга и заканчиваются в таламусе на телах третьих нейронов. Аксоны III нейронов направляются в кору постцентральной извилины, где заканчиваются в IV слое коры.

Другая часть волокон III нейронов на выходе из тонкого и клиновидного ядер направляется в нижнюю мозжечковую ножку и заканчивается в коре червя. Третья часть волокон переходит на противоположную сторону, направляется через нижнюю мозжечковую ножку к коре червя противоположной стороны.

### **Интерорецептивные проводящие пути**

В кору большого мозга поступают импульсы по прямым восходящим путям и из подкорковых центров. Кора (при участии сознания) управляет двигательными функциями организма непосредственно через пирамидные пути (произвольные движения). Пирамидный путь называется потому, что свое начало он берет от больших пирамидных клеток коры. Нисходящий пирамидный путь является эфферентным.

### **Пирамидные пути**

Все пирамидные пути имеют двухнейронное строение. Первые нейроны – это большие пирамидные клетки, расположенные в двигательной зоне коры. Вторые нейроны входят в состав двигательных ядер черепных нервов в стволе головного мозга и двигательных ядер передних рогов спинного мозга. Они называются периферическими мотонейронами.

К пирамидным путям относятся главный двигательный (пирамидный), корково-ядерный, латеральный и передний корково-спинно-мозговой экстрапирамидные пути.

Главный двигательный путь начинается от клеток V слоя коры предцентральной извилины, где расположено тело первого нейрона. Центральные отростки этих нейронов идут к двигательным ядрам черепных нервов и передним рогам спинного мозга, а от них к скелетным мышцам. В зависимости от направления и расположения волокон пирамидный путь делится на 3 части: корково-ядерный путь, идущий к ядрам черепных нервов, латеральный и передний корково-спинно-мозговой, идущие к ядрам передних рогов спинного мозга.

Корково-ядерный путь начинается от клеток, залегающих в нижней трети предцентральной извилины. Волокна этого пути переходят на противоположную сторону, к двигательным ядрам черепно-мозговых нервов: III и IV пар – в среднем мозге, V, VI, VII – в мосту, IX, X, XI, XII – в продолговатом мозге, где заканчиваются синапсами на их ней-

ронах. Аксоны двигательных нейронов указанных ядер выходят из мозга в составе соответствующих черепных нервов и направляются к скелетным мышцам человека.

**Экстрапирамидные проводящие пути** осуществляют связь со стволом мозга и с корой больших полушарий. Кора контролирует и управляет экстрапирамидной системой и является началом экстрапирамидных путей, а заканчиваются они в двигательных ядрах мозгового ствола и передних рогах спинного мозга. Кора оказывает свое влияние через мозжечок, красные ядра, ретикулярную формацию, вестибулярные ядра.

В состав кортико-мосто-мозжечкового пути входят 2 нейрона. Тело клетки первого нейрона лежит в коре лобной, височной, теменной и затылочной долей. Их отростки образуют корково-мостовые волокна, которые направляются к внутренней капсуле и проходят через нее. Аксоны вторых нейронов заканчиваются синапсами на клетках соответствующих ядер моста своей стороны. Эти же волокна образуют пучки поперечных волокон моста, переходящие на противоположную сторону, и через среднюю мозжечковую ножку направляются в полушарие мозжечка противоположной стороны. Мозжечок связан с красным ядром и вестибулярным аппаратом.

Таким образом, проводящие пути головного и спинного мозга объединяют организм в одно целое, обеспечивают согласованность его действий.

### **Контрольные вопросы**

1. Экстерорецептивные проводящие пути.
2. Проприорецептивные проводящие пути.
3. Интерорецептивные проводящие пути.
4. Пирамидные пути.

## Глава 8. ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

---

*8.1. Соматическая нервная система.*

*8.2. Вегетативная нервная система.*

Периферический отдел нервной системы включает в себя две составляющие: соматическую, или сознательную, деятельность органов и частей тела человека и вегетативную, или бессознательную, деятельность человека. Соматическая нервная система включает в себя корешки спинномозгового нерва, спинномозговые узлы, ветви спинномозгового нерва, нервные сплетения, нервы и нервные окончания.

Соответственно сегментарному строению спинного мозга у человека имеется 31 пара спинномозговых нервов (8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых, 1 копчиковая). Каждый спинномозговой нерв анатомически и функционально связан со своим сегментом спинного мозга двумя корешками – задним (чувствительным) и передним (содержит двигательные и симпатические волокна). В результате их соединения формируется спинномозговой нерв, который, выйдя из межпозвоночного отверстия, делится на ветви (менингеальную (оболочечную), переднюю, заднюю и белую соединительную к симпатическому стволу).

Передние ветви шейных, поясничных, крестцовых и копчиковых нервов утратили в своем ходе первоначально свойственную им метамерность, образовав ряд сплетений. Образование нервных сплетений – результат смещения миотомов и дерматомов при развитии конечностей. На туловище, где такого смещения миотомов и дерматомов не произошло, передние ветви спинномозговых нервов сохранили метамерный характер (межреберные нервы).

### 8.1. Соматические сплетения

Выделяют 4 соматических сплетения: шейное, плечевое, поясничное и крестцово-копчиковое.

**Шейное сплетение** образуется передними ветвями 4-х верхних шейных спинномозговых нервов. Содержит чувствительные ветви – большой ушной, малый затылочный, поперечный нерв шеи, надключ-

чичные нервы, иннервирующие кожу шеи, надключичной области, ушной раковины. Двигательные ветви шейного сплетения иннервируют глубокие мышцы шеи, а также трапециевидную грудино-ключично-сосцевидную.

Диафрагмальный нерв имеет смешанные волокна: двигательные волокна диафрагмального нерва иннервируют диафрагму, а чувствительные – плевру, перикард, брюшину, покрывающую диафрагму, а правый еще и связки печени.

**Плечевое сплетение** образуется передними ветвями 4-х нижних шейных и 1-го грудного спинномозговых нервов. Ветви, отходящие от плечевого сплетения, делятся на короткие и длинные, которые вокруг подмышечной артерии образуют три пучка.

Короткие ветви плечевого сплетения: дорсальный нерв лопатки, длинный грудной нерв, подключичный и надлопаточный нервы, подлопаточный нерв, грудоспинной нерв, латеральный и медиальный грудные нервы, подмышечный нерв.

Длинные ветви плечевого сплетения отходят от его медиального, латерального и заднего пучков. Ветвь латерального пучка: мышечно-кожный нерв. Нервы, образующиеся из медиального пучка: локтевой нерв, медиальный кожный нерв плеча, медиальный кожный нерв предплечья. В образовании срединного нерва принимают участие ветви от медиального и латерального пучков. Из заднего пучка выходит лучевой нерв.

Все ветви плечевого сплетения иннервируют кожу, мышцы и суставы верхней конечности.

**Поясничное сплетение** образуется передними ветвями 12-го грудного спинномозгового нерва и с 1 по 4 поясничными нервами. Все ветви являются смешанными, содержат чувствительные и двигательные волокна и иннервируют кожу, мышцы таза, промежности и половых органов.

**Крестцово-копчиковое сплетение** образуется передними ветвями 4-го и 5-го поясничных спинномозговых нервов, всеми крестцовыми нервами и 1 копчиковым. Иннервируют кожу, мышцы и суставы нижних конечностей.

## 8.2. Вегетативная нервная система

Автономная, или вегетативная, нервная система является той частью единой нервной системы, которая регулирует внутренние системы гомеостаза.

Вегетативная нервная система состоит из трех отделов: **симпатического, парасимпатического и диффузной нервной системы кишечника.**

Все три отдела имеют сенсорные и двигательные компоненты. В то время как первые регистрируют показатели внутренней среды, вторые усиливают или тормозят деятельность тех структур, которые осуществляют сам процесс регуляции.

Рецепторы, участвующие в гомеостазе, воспринимают изменения в химическом составе крови или колебания давления в сосудистой системе и в полых внутренних органах, таких как пищеварительный тракт и мочевого пузыря. Эти сенсорные системы, собирающие информацию о внутренней среде, очень сходны с системами, воспринимающими сигналы с поверхности тела. Их рецепторные нейроны образуют нервные синаптические переключения внутри головного мозга.

Автономная нервная система отличается меньшей специализированностью и большей примитивностью организации. Нейроны анимальной нервной системы располагаются более кучно и компактно. Характерная особенность автономной нервной системы – наличие периферических ганглиев. Особенности вегетативной нервной системы являются: произвольность; импульс передается через два следующих друг за другом нейрона: а) 1-й нейрон лежит в ЦНС; б) 2-й нейрон лежит в ганглии; скорость проведения нервного импульса меньше, чем в соматической нервной системе; ВНС обладает способностью к регенерации.

Вегетативная нервная система делится на парасимпатическую и симпатическую.

### **Парасимпатическая нервная система**

Парасимпатическая нервная система представлена двумя отделами: центральным и периферическим.

Центральный отдел образован парасимпатическими ядрами глазодвигательного (средний мозг), лицевого (мост), языкоглоточного и блуждающего (продолговатый мост) черепных нервов, а также крестцовыми парасимпатическими ядрами, расположенными в II, III и IV крестцовых сегментах спинного мозга.

Периферический отдел представлен ядрами и волокнами, входящими в состав III, VII, IX и X пар черепных и тазовых нервов.

Парасимпатическая нервная система содержит 2 нейрона:

первый лежит в продолговатом мозге или в крестцовой части спинного мозга;

второй, мотонейрон – в черепных и крестцовых частях.

Парасимпатические нервные окончания выделяют ацетилхолин. Самое большое количество парасимпатических волокон проходит в составе блуждающего нерва.

## **Симпатическая нервная система**

Симпатическая нервная система состоит из центрального и периферического отделов.

Центральный отдел представлен вегетативным ядром, лежащим в боковых промежуточных столбах от VIII шейного до II поясничного сегментов, а периферический – симпатическим столбом, расположенным по бокам на протяжении от I шейного позвонка до копчика.

Симпатические волокна прерываются в окологривочных узлах симпатического ствола и в предгивочных узлах. Их нейроны находятся на некотором расстоянии от гивочника, например в узлах солечного сплетения.

### **Отличия симпатической и парасимпатической систем**

Отношения симпатического и парасимпатического отделов автономной нервной системы не рассматриваются как конкурентные, антагонистические, а работают как синергисты. Это связано с рядом отличительных черт морфологического и функционального плана:

Центры симпатической нервной системы более компактны. Они располагаются в боковых рогах спинного мозга в грудно-поясничном отделе. Центры парасимпатической нервной системы более разбросаны. Они локализируются в среднем мозге (ядро Якубовича), мосту (верхнее слюноотделительное ядро), продолговатом мозге (нижнее слюноотделительное и дорсальное ядра блуждающего нерва), а также в крестцовом отделе спинного мозга.

Симпатические узлы располагаются ближе к центральной нервной системе (экстрамурально), чем парасимпатические, находящиеся в стенке органов (интрамурально). В связи с этим преганглионарный нейрон симпатической системы имеет более короткий, а парасимпатический – более длинный аксон, чем постганглионарный. Однако на периферии симпатические и парасимпатические нейроны нередко соседствуют друг с другом в интрамуральных ганглиях и симпатических узлах.

Гистологически и гистохимически симпатические и парасимпатические нейроны лишены четких отличий. При их дифференцировании следует учитывать комплекс признаков: длину и форму дендритов, распределение органоидов и пигментов, ферментный состав. Так, в симпатических нейронах при старении откладывается много пигмента, в парасимпатических превалирует снижение активности ферментов. Парасимпатический отдел имеет меньшую зону иннервации, чем симпатический.

Феномен мультипликации делает возможным при определенных условиях генерализованное воздействие симпатического отдела на систему органов в целом. Нервы парасимпатического отдела оказывают строго локализованное воздействие на структуру конкретного органа.



Специфический физиологический признак симпатической части автономной нервной системы – адреналинотропность, так как она возбуждается при воздействии адреналином. Парасимпатическая часть возбуждается от воздействия ацетилхолином.

Специфическим блокатором проведения возбуждения в симпатических синапсах является эрготоксин, в парасимпатических – атропин.

Симпатическая нервная система работает с затратой АТФ и выполняет активную работу организма, парасимпатическая – запасает АТФ.

### **Контрольные вопросы**

1. Что относится к периферической нервной системе?
2. Формирование спинномозгового нерва и название его ветвей.
3. Передние ветви спинномозгового нерва; принцип образования нервных сплетений.
4. Область иннервации задних ветвей спинномозговых нервов.
5. Соматические сплетения.
6. Формирование шейного и плечевого сплетений. Их строение, топография ветвей и области иннервации.
7. Поясничное сплетение, его расположение, ветви и область иннервации.
8. Крестцовое сплетение, его расположение, ветви крестцового сплетения и область иннервации.
9. Структурные элементы чувствительных узлов.
10. Структурные элементы вегетативных узлов.
11. Признаки вегетативной нервной системы.
12. Основная функция вегетативной нервной системы.
13. Парасимпатическая нервная система – центральная и периферические части.
14. Симпатическая нервная система – центральная и периферические части.
15. Отличия симпатической и парасимпатической систем.

## Глава 9. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ РАЗВИТИЯ И СТРОЕНИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

---

*9.1. Общие закономерности функций анализаторов.*

*9.2. Основные общие принципы построения сенсорных систем.*

### 9.1. Общие закономерности функций анализаторов

Представления об анализаторных системах развиты и экспериментально обоснованы И.П. Павловым. Каждый анализатор есть определенная анатомическая локализованная структура – от периферических рецепторных образований до проекционных зон коры головного мозга. Анализаторы выполняют функцию приема и переработки сигналов внешней и внутренней среды организма.

**Сенсорной системой** (анализатором по И.П. Павлову) называют часть нервной системы, состоящую из воспринимающих элементов – рецепторов, получающих стимулы из внешней или внутренней среды, нервных путей, передающих информацию.

**Рецептор** – периферическая специализированная часть анализатора, посредством которой воздействие раздражителей внешнего мира и внутренней среды организма трансформируется в процесс нервного возбуждения.

Сенсорная система вводит информацию в мозг и анализирует ее. Работа любой сенсорной системы начинается с восприятия рецепторами внешней для мозга физической или химической энергии, трансформации ее в нервные сигналы, которые передает в мозг через цепи нейронов.

Процесс передачи сенсорных сигналов сопровождается многократным их преобразованием и перекодированием и завершается высшим анализом и синтезом (опознанием образа), после чего формируется ответная реакция организма.

Информация, поступающая в мозг, необходима для программирования и реализации простых и сложных рефлексорных актов вплоть до психической деятельности человека.

И.М. Сеченов писал, что «психический акт не может явиться в сознании без внешнего чувственного возбуждения». **Возбуждение** – свой-

ство живых организмов, активный ответ возбудимой ткани на раздражение. Для нервной системы возбуждение – одна из основных функций.

Переработка сенсорной информации может сопровождаться, а может не сопровождаться осознанием стимула. Если осознание происходит, говорят об ощущении. **Ощущение** – отражение в сознании свойств предметов объективного мира, возникающее при их непосредственном воздействии на рецепторы.

Различие ощущений приводит к восприятию. **Восприятие** – целостное отражение свойств предметов, ситуаций и событий, возникающее при непосредственном воздействии раздражителей на рецепторные поверхности органов чувств.

Каждый анализатор настроен на определенную модальность сигнала и в то же время обеспечивает описание нескольких признаков воспринимаемых раздражителей. Так, зрительный анализатор, выделяя определенный участок электромагнитных колебаний, позволяет дифференцировать яркость, цвет, форму, удаленность и другие признаки объектов. Вместе с тем анализатор отражает связи между этими элементарными воздействиями в пространстве и времени.

В зависимости от вида чувствительности различают зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой, кожный, двигательный анализаторы. В процессе филогенеза под влиянием окружающей среды анализаторы специализировались и совершенствовались путем непрерывного усложнения центральных и рецепторных систем.

Изучение высшей нервной деятельности привело И.П. Павлова к представлению об анализаторах как системах, состоящих из рецепторов, афферентных проводящих путей и соответствующих участков коры больших полушарий.

Введением термина «анализатор» И.П. Павлов подчеркивает, что анализ раздражений, начинающихся в органах чувств и заканчивающихся в коре больших полушарий, представляет собой единый процесс.

## 9.2. Основные общие принципы построения сенсорных систем

Основными принципами построения сенсорных систем высших позвоночных животных и человека являются следующие:

**1) многослойность**, то есть наличие нескольких слоев нервных клеток, первый из которых связан с рецепторами, а последний – с нейронами моторных областей коры большого мозга. Это свойство дает возможность специализировать нейронные слои на переработке разных видов сенсорной информации, что позволяет организму быстро реагировать на простые сигналы, анализируемые уже на первых уровнях сенсорной системы. Создаются также условия для избирательного регулирования свойств нейронных слоев путем восходящих влияний из других отделов мозга;

2) **многоканальность** сенсорной системы, то есть наличие в каждом слое множества (от десятков тысяч до миллионов) нервных клеток, связанных с множеством клеток следующего слоя;

3) **разное число элементов в соседних слоях**, что формирует «сенсорные воронки»;

4) **дифференциация сенсорной системы по вертикали и по горизонтали**. Дифференциация по вертикали заключается в образовании отделов, каждый из которых состоит из нескольких нейронных слоев. Дифференциация по горизонтали заключается в различных свойствах рецепторов, нейронов и связей между ними в пределах каждого из слоев.

### **Основные функции сенсорной системы**

Сенсорная система выполняет следующие основные функции, или операции, с сигналами: обнаружение; различение; передачу и преобразование; кодирование;

детектирование признаков; опознание образов.

Обнаружение и первичное различение сигналов обеспечивается рецепторами, а детектирование и опознание сигналов – нейронами коры больших полушарий.

Передачу, преобразование и кодирование сигналов осуществляют нейроны всех слоев сенсорных систем.

**Обнаружение сигналов** начинается в рецепторе – специализированной клетке, эволюционно приспособленной к восприятию раздражителя определенной модальности из внешней или внутренней среды и преобразованию его из физической или химической формы в форму нервного возбуждения.

**Различение сигналов.** Важная характеристика сенсорной системы – способность замечать различия в свойствах одновременно или последовательно действующих раздражителей. Различение начинается в рецепторах, но в этом процессе участвуют нейроны всей сенсорной системы. Оно характеризует то минимальное различие между стимулами, которое сенсорная система может заметить (дифференциальный, или разностный, порог).

**Передача и преобразование сигналов.** Процессы преобразования и передачи сигналов в сенсорной системе доносят до высших центров мозга наиболее важную (существенную) информацию о раздражителе в форме, удобной для его надежного и быстрого анализа.

**Кодирование информации.** Кодированием называют совершаемое по определенным правилам преобразование информации в условную форму – код.

**Детектирование сигналов** – это избирательное выделение сенсорным нейроном того или иного признака раздражителя, имеющего пове-

денческое значение. Такой анализ осуществляют нейроны-детекторы, избирательно реагирующие лишь на определенные параметры стимула.

**Опознавание образов** представляет собой конечную и наиболее сложную операцию сенсорной системы. Она заключается в отнесении образа к тому или иному классу объектов, с которыми ранее встречался организм, то есть в классификации образов. Синтезируя сигналы от нейронов-детекторов, высший отдел сенсорной системы формирует «образ» раздражителя и сравнивает его с множеством образов, хранящихся в памяти. Оpozнание завершается принятием решения о том, с каким объектом или ситуацией встретился организм. В результате этого происходит восприятие, то есть мы осознаем, чье лицо видим перед собой, кого слышим, какой запах чувствуем.

### **Контрольные вопросы**

1. Общие закономерности функций анализаторов.
2. Возбуждение как одна из основных функций нервной системы.
3. Основные общие принципы построения сенсорных систем.
4. Каким образом происходит программирование и реализация простых и сложных рефлексов?
5. Основные функции сенсорной системы.
6. Что такое многослойность?
7. Что такое многоканальность?
8. Объясните значение следующих функций: обнаружение, различение, передача и преобразование, кодирование, детектирование признаков, опознание образов.

## Глава 10. АНАЛИЗАТОРЫ

---

- 10.1. Классификация органов чувств.*
- 10.2. Зрительный анализатор.*
- 10.3. Слуховой анализатор.*
- 10.4. Анализатор гравитации и равновесия.*
- 10.5. Обонятельный анализатор.*
- 10.6. Вкусовой анализатор.*
- 10.7. Кожно-кинестетическая сенсорная система.*

Анализаторы чаще всего называют органами чувств, но орган чувств – это периферический отдел анализатора.

Доля информации, получаемая при помощи анализаторов, распределяется приблизительно следующим образом:

- орган зрения – 80%;
- орган слуха – 10%;
- орган обоняния – 6%;
- остальные органы чувств – 4%.

### 10.1. Классификация органов чувств

**Первичночувствующие** – зрение и обоняние, когда раздражение воспринимается непосредственно рецептором нейрона;

**Вторичночувствующие** – слух, вкус, равновесие, когда между раздражителем и рецептором имеются посредники;

**Анализатор** – сенсорная система, воспринимающая внешнее воздействие и передающая ее в интегрирующие и аналитические центры головного мозга.

Анализатор состоит из трех частей: периферического, представленного рецепторами, промежуточного, или подкоркового, и центрального, представленного участком коры головного мозга, проводящим оценку и управление полученной информацией.

#### **Классификации рецепторов:**

- психофизиологические;
- топографические;
- по характеру контакта со средой;
- в зависимости от природы раздражителя.

**Психофизиологические:** По характеру ощущений: зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, осязательные, баро-, термо-, проприо- и вестибулорецепторы, болевые.

**По характеру контакта со средой:** дистантные – получают раздражение на расстоянии от источника – зрение, слух, обоняние; контактные – получают раздражение при контакте с источником – вкусовые, тактильные.

**В зависимости от природы раздражителя:**

механорецепторы – физическое воздействие,  
барорецепторы – кровеное давление,  
фонорецепторы – слух,  
ноцицептивные рецепторы – болевые,  
отолитовые рецепторы – гравитации,  
хемотрецепторы – химические вещества,  
осморецепторы – атмосферное давление,  
терморецепторы – температура,  
фоторецепторы – свет,  
проприорецепторы – мышечно-суставное чувство.

## 10.2. Зрительный анализатор

Зрение – физиологический процесс восприятия величины, формы и цвета предметов, их взаимного расположения и расстояния между ними.

Источником зрительных восприятий является свет, излучаемый предметами или отражаемый ими.

Зрительная система, зрительный анализатор – совокупность светочувствительных органов и отделов мозга, обеспечивающих восприятие и анализ зрительных раздражений и формирование зрительного ощущения и образа.

У млекопитающих зрительные сигналы из сетчатки поступают в кору больших полушарий по двум путям: через латеральное коленчатое тело и через верхнее двуххолмие среднего мозга. Зрительный анализатор осуществляет восприятие, передачу, синтез и анализ световых раздражений, воспринимаемых светочувствительными клетками (палочки и колбочки) со скоростью 720 м/с.

Основные зрительные зоны сосредоточены в затылочной части коры. В состав зрительной системы входят **органы зрения, проводящие пути зрительного анализатора и корковое представительство зрительной информации.**

### Органы зрения

**Глазное яблоко** – шаровидное тело, заложенное в глазницу. В глазном яблоке различают передний полюс, соответствующий наиболее

выпуклой точке роговицы, и задний, находящийся латерально от выхода зрительного нерва. Прямая линия, соединяющая оба полюса, носит название оптической, глазной оси.

**Фиброзная оболочка** – наружная оболочка глазного яблока, выполняет защитную функцию. В заднем, большем отделе она образует белочную оболочку, или склеру, а в переднем – прозрачную роговицу. Оба участка фиброзной оболочки отделяются друг от друга неглубокой циркулярной бороздкой.

**Склера** – задняя часть фиброзной оболочки глазного яблока, плотная пластинка белого цвета, в наружном слое которой отсутствуют пигментные клетки.

**Роговица** – передняя часть фиброзной оболочки глазного яблока, расположенная на переднем конусе глаза, представляет собой выпуклую снаружи прозрачную пластинку, имеющую 5 слоев эпителия и соединительнотканых волокон.

**Сосудистая оболочка глазного яблока** – средняя оболочка глазного яблока, содержит сплетения кровеносных сосудов и пигментных клеток. Эта оболочка разделяется на 3 части: радужную оболочку, ресничное тело, собственно сосудистую оболочку. Срединное расположение сосудистой оболочки между фиброзной и сетчатой способствует задержанию ее пигментным слоем излишних лучей, падающих на сетчатку, и распределению сосудов во всех слоях глазного яблока.

**Радужная оболочка (iris)** – передняя часть сосудистой оболочки глазного яблока, имеет вид круговой, вертикально стоящей пластинки с круглым отверстием – зрачком. Зрачок лежит не точно в ее середине, а немножко смещен в сторону носа. Радужка играет роль диафрагмы, регулирующей количество света, поступающего в глаза, благодаря чему зрачок при сильном свете суживается, а при слабом расширяется.

Наружным своим краем радужка соединена с ресничным телом и склерой, внутренний ее край, окружающий зрачок, свободен. В радужке различают переднюю поверхность, обращенную к роговице, и заднюю, прилегающую к хрусталику. Передняя поверхность, видимая через прозрачную роговицу, имеет различную окраску у разных людей и обуславливает цвет глаз.

Цвет зависит от количества пигмента в поверхностных слоях радужки. Если пигмента много, то глаза имеют коричневый (карий) вплоть до черного цвет, если слой пигмента слабо развит или даже отсутствует, то получаются смешанные зеленовато-серые и голубые тона. Последние главным образом происходят от просвечивания черного ретинального пигмента на задней стороне радужки.

Радужная оболочка, выполняя функцию диафрагмы, обладает удивительной подвижностью, что обеспечивается тонкой приспособленностью и корреляцией составляющих ее компонентов. Движения радужной



оболочки осуществляются мышечной системой, залегающей в толще стромы. Эта система состоит из гладких мышечных волокон, которые частью располагаются кольцеобразно вокруг зрачка, образуя мышцу, суживающую зрачок, а частью расходятся радиально от зрачкового отверстия и образуют мышцу расширяющую. Обе мышцы взаимно связаны: сфинктер растягивает расширитель, а расширитель расправляет сфинктер. Непроницаемость диафрагмы для света достигается наличием на ее задней поверхности двуслойного пигментного эпителия. На передней поверхности, омываемой жидкостью, она покрыта эндотелием передней камеры.

**Ресничное тело** находится с внутренней поверхности на месте перехода склеры в роговицу. От ресничных отростков отходят кольцеобразные связки, которые вплетаются в капсулу хрусталика.

Процесс **аккомодации**, т.е. приспособления глаза к близкому или дальнему видению, возможен благодаря ослаблению или натяжению кольцеобразных связок. Они находятся под контролем мышц ресничного тела, состоящих из меридиональных и круговых волокон. При сокращении круговых мышц ресничные отростки приближаются к центру ресничного кружка и кольцеобразные связки ослабляются. За счет внутренней упругости хрусталик расправляется и увеличивается его кривизна, тем самым уменьшается фокусное расстояние.

Одновременно с сокращением круговых мышечных волокон происходит сокращение и меридиональных мышечных волокон, которые подтягивают заднюю часть сосудистой оболочки и ресничное тело настолько, насколько уменьшается фокусное расстояние светового пучка. При расслаблении вследствие эластичности ресничное тело принимает исходное положение и, натягивая кольцеобразные связки, напрягает капсулу хрусталика, уплощая его. При этом задний полюс глаза также занимает исходное положение.

В старческом возрасте часть мышечных волокон ресничного тела замещается соединительной тканью. Эластичность и упругость хрусталика также уменьшаются, что приводит к нарушению зрения.

**Собственно сосудистая оболочка** – задняя часть сосудистой оболочки, покрывающая 2/3 глазного яблока. Оболочка состоит из эластических волокон, кровеносных и лимфатических сосудов, пигментных клеток, создающих темно-коричневый фон. Она рыхло сращена с внутренней поверхностью белочной оболочки и легко смещается при аккомодации. У животных в этой части сосудистой оболочки скапливаются соли кальция, которые образуют глазное зеркало, отражающее световые лучи, что создает условия для свечения глаз в темноте.

### **Сетчатая оболочка глаза**

Сетчатая оболочка – самая внутренняя оболочка глазного яблока, имеет 11 слоев, которые можно объединить в 2 листа: **пигментный** –

наружный и **мозговой** – внутренний. В мозговом слое располагаются светочувствительные клетки – **палочки и колбочки**; их наружные светочувствительные членики направлены к пигментному слою, т.е. наружу.

Следующий слой – **биполярные клетки**, образующие контакты с палочками, колбочками и ганглиозными клетками, аксоны которых формируют зрительный нерв. Кроме того, имеются **горизонтальные клетки**, расположенные между палочками и биполярными клетками и **амакриновые клетки** для объединения функции ганглиозных клеток.

В сетчатке человека около 125 млн палочек и 6,5 млн колбочек. В желтом пятне имеются только колбочки, а палочки располагаются на периферии сетчатки. Пигментные клетки сетчатки изолируют каждую светочувствительную клетку от другой и от побочных лучей, создавая условия для образного зрения. При ярком освещении палочки и колбочки погружаются в пигментный слой. **Колбочки** представляют собой фоторецепторы сетчатки позвоночных, обеспечивающие дневное (фотопическое) и цветное зрение. Колбочки сетчатки человека содержат пигменты 3 типов, причем в каждой из них – пигмент одного типа, обеспечивающий избирательное восприятие того или иного цвета: синего, зеленого, красного. **Палочки** – фоторецепторы сетчатки, обеспечивающие сумеречное (черно-белое) зрение. На заднем полюсе глаза расположено **овальное пятно** – диск зрительного нерва – рецепторы здесь отсутствуют. Латеральнее на 4 мм на уровне диска зрительного нерва лежит желтое **пятно с центральной ямкой**, окрашенное в красно-желто-коричневый цвет. Здесь же концентрируется фокус световых лучей, оно является местом наилучшего их восприятия. В пятне находятся светочувствительные клетки – колбочки. Палочки и колбочки залегают около пигментного слоя. Световые лучи, таким образом, проникают через все слои прозрачной сетчатки. Под действием света родопсин палочек и колбочек распадается на ретинен и белок (скотопсин). В результате распада образуется энергия, которая улавливается биполярными клетками сетчатки. Родопсин постоянно ресинтезируется из скотопсина и витамина А.

**Зрительный пигмент** – структурно-функциональная единица светочувствительной мембраны фоторецепторов сетчатки глаза – палочек и колбочек. Молекула зрительного пигмента состоит из хромофора, поглощающего свет, и опсина – комплекса белка и фосфолипидов.

**Камеры глаза.** Пространство, находящееся между передней поверхностью радужки глаза и задней стороной роговицы, называется **передней камерой** глазного яблока. Передняя и задняя стенка камеры сходятся вместе по ее окружности в углу, который имеет важное физиологическое значение для циркуляции жидкости в глазу. Позади радужной оболочки находится более узкая **задняя камера глаза**, которая ограничена спереди задней поверхностью радужной оболочки, сзади –

**хрусталиком**, по периферии – ресничным телом. Через зрачковое отверстие задняя камера сообщается с передней. Жидкость служит питательным веществом для хрусталика и роговицы, а также участвует в формировании линз глаза. Хрусталик – светопреломляющая среда глазного яблока. Он совершенно прозрачен и имеет вид двояковыпуклого стекла. Стекловидное тело – прозрачная желеобразная масса, расположенная в полости между сетчаткой и задней поверхностью хрусталика. Образовано оно прозрачным коллоидным веществом и формирует объем глазного яблока.

**Веки** – соединительнотканное образование, покрытые тонким слоем кожи, ограничивающие глазную щель. Внутренняя поверхность века выстлана соединительной оболочкой – **конъюнктивой**. **Ресницы** – короткие жесткие волоски, вырастающие от края века, служащие как бы решеткой для предохранения глаза от попадания в него мелких частиц. Морфологически складка представляет рудимент третьего века (мигательной перепонки).

### Слезный аппарат

Слезный аппарат – система органов, предназначенная для выделения слез и отведения по слезоотводящим путям. К слезному аппарату относятся **слезная железа, слезный каналец, слезный мешок и носослезный проток**.

**Слезная железа** выделяет прозрачную жидкость, содержащую воду, фермент лизоцим и незначительное количество белковых веществ. Остальные компоненты необходимы для выведения слезной жидкости.

### Проводящие пути зрительного анализатора

Аксоны ганглиозных клеток радиально собираются к заднему полюсу глаза, образуя зрительный нерв, который выходит из глазницы через зрительное отверстие и направляется к основанию головного мозга.

После перекреста формируется зрительный тракт, который, обогнув снаружи ножку мозга, заканчивается в латеральном колленчатом теле в верхнем двухолмии, а небольшая часть волокон – в подушке таламуса.

Верхнее двухолмие является рефлекторным центром выполнения автоматических движений, возникающих при включении мотонейронов спинного мозга. Аксоны верхнего двухолмия передают импульсы к парасимпатическим и двигательным ядрам III пары черепных нервов, а также включают центры симпатической иннервации спинного мозга, иннервирующие гладкую мускулатуру глаза.

Ганглиозные клетки сетчатки, аксоны которых оканчиваются на нейронах ядра зрительного тракта, относятся преимущественно к специфично реагирующим на движение (on-off-нейроны). Нейроны ядра

зрительного тракта соединены с вестибулярными ядрами ствола мозга и нижней оливой. По этому пути зрительные сигналы о движении достигают центральной вестибулярной системы по оливарно-мозжечковым волокнам мозжечка.

Обе прекции используются для глазодвигательной регуляции, особенно для управления горизонтальным нистагмом (периодическое чередование медленных следящих движений глаз с последующим быстрым переводом на новую точку фиксации взгляда). Связи между сетчаткой и гипоталамусом служат для сопряжения эндогенного циркадианного ритма сна и бодрствования со сменой дня и ночи, а также для участия в управлении эндокринной системой.

За счет связей гипоталамуса с эпифизом сетчатка влияет также на пигментацию кожи.

### **Корковое зрительной системы представительство**

Проекции изображений видимого мира от каждого из латеральных колленчатых ядер передаются по волокнам к так называемой первичной зрительной коре, расположенной в затылочной доле головного мозга.

Первичную зрительную кору называют также «полем 17» или «стриальной корой». Она состоит из весьма упорядоченных слоев и представляет собой структуру, уникальную по своей сложности во всей нервной системе.

Изучая структуру коры и распределение в ней клеток и волокон, ученые смогли получить важные сведения о том, какие корковые зоны участвуют в дальнейшей переработке информации. Обнаруженные при этом связи указывают на ряд важных принципов организации зрительных функций коры.

Как показали наблюдения над больными с травмами головы, а также экспериментальные исследования на животных, области коры, связанные со зрением, не ограничиваются первичной зрительной корой. С помощью специальных методов удалось проследить связи от клеток поля 17 к специфическим клеткам слоя IV тех областей, которые лежат в непосредственной близости к полю 17. Эти зрительные зоны называют полями 18 и 19, «престриальной» или вторичной зрительной зоной. Зрительные пути на этом не заканчиваются. Клетки полей 18 и 19 передают информацию специфическим клеткам некоторых других областей коры большого мозга; кроме того, от них идут связи к зрительным интегрирующим центрам более низкого уровня, таким, как подушка таламуса.

Участки коры, в которых происходит переработка зрительной информации, взаимосвязаны. Было доказано, что у обезьян вся затылочная доля и больше половины височной доли коры содержат зрительные нейронные сети.

Изучая характер связей между зрительными полями, исследователи выявили по меньшей мере еще пять уровней интеграции зрительной информации в коре. Наивысшим из них оказался уровень, связанный со зрительными полями лобной коры. Они примыкают к так называемой ассоциативной коре, где происходит объединение различных видов сенсорной информации.

Возможно, что эта корковая зона имеет прямые связи и с лимбической системой.

### **Бинокулярное зрение**

Общеизвестно, что у человека два глаза, но он почти всегда видит один внешний мир. Эта способность объединять информацию, идущую от обоих глаз, основана на двух важнейших свойствах зрительной системы.

Во-первых, движения наших глаз, когда мы осматриваем окружающее, сложным образом скоординированы. Если вы, глядя на острый край какого-либо предмета, легонько надавите сбоку на глазное яблоко, то в этот момент увидите два изображения, из которых складывается одно. Для слияния изображений особенно важны нейроны верхних бугорков четверохолмия. Эти клетки лучше реагируют на движущиеся раздражители. Они тоже организованы в вертикальные колонки, клетки которых отвечают на сигналы, идущие из одних и тех же участков поля зрения.

Так, поворачивая вместе оба глаза, мы «обращаем свое внимание» туда, где блеснула вспышка света или что-то передвинулось, чтобы лучше рассмотреть это «что-то». Клетки, расположенные в глубоких слоях верхних бугорков, получают также слуховую информацию и реагируют на звук. Слуховая информация, объединяющаяся в этих клетках со зрительной, вызывает посылку сигналов на более низкий уровень – клеткам среднего мозга, управляющим мышцами глазного яблока. С помощью этих мышц человек переводит взгляд туда, где, как сообщает слух, что-то происходит.

Во-вторых, проекции видимого мира на сетчатках обоих глаз отображаются в поле 17 в виде двух почти идентичных проекций, которые затем объединяются межкорковыми связями каким-то еще не вполне понятным образом. Ученым, однако, известно, что на уровне коленчатого тела и поля 17 благодаря довольно сложной системе проводящих путей зрительная информация от каждого глаза остается пространственно обособленной.

При изучении этих колонок были выявлены удивительные факты, касающиеся формирования коры. Если один глаз будет закрыт от рождения, то нейроны коленчатого тела, с которыми связаны ганглиозные клетки сетчатки этого глаза, и соответствующие им колонки доминантности в коре не смогут нормально развиваться. И хотя сетчатка закрытого глаза полностью сохранит свою чувствительность, ее связи не бу-

дуг обеспечивать полноценной ответной реакции в коленчатом теле или коре. Колонки доминантности, связанные с закрытым глазом, окажутся более узкими, чем в норме. В то же время влияние глаза, функционирующего с рождения, распространится на значительно большую, чем обычно, область коры.

Эти эксперименты показывают, что степень связи между сенсорными нейронами и соответствующими клетками коры может регулироваться уровнем активности сенсорной системы.

Два глаза с удвоенными зрительными путями не просто «уравновешивают» лицо или обеспечивают резерв на случай выхода из строя одного глаза. Они работают сообща для достижения суммарного эффекта. Разница в положении глаз обуславливает незначительные различия в идущей параллельными путями зрительной информации, а это, в свою очередь, позволяет нам видеть предметы в трех измерениях. Когда информация объединяется в зрительных интеграционных центрах коры, человек видит один трехмерный мир.

### 10.3. Слуховой анализатор

**Органы слуха и равновесия** имеют общее происхождение, общие принципы строения и располагаются в одном месте – в пирамиде височной кости, поэтому они получили общее название **преддверно-улитковый орган**.

В их состав входят наружное, среднее и внутреннее ухо, которые в совокупности осуществляют восприятие звуковых, гравитационных и вибрационных стимулов, линейных и угловых скоростей.

#### Орган слуха

**Наружное ухо** состоит из ушной раковины и наружного слухового прохода. Ушная раковина, построена из эластического хряща, покрытого снаружи кожей. Наружный слуховой проход, состоит из двух частей – из хрящевой и костной. Просвет хода выстлан кожей, которая содержит железы, выделяющие ушную серу, и тонкие волоски, выполняющие защитную функцию. Ушная раковина и наружный слуховой проход улавливают, собирают и передают звуковые колебания в среднее ухо по воздушной среде. Между наружным ухом и средним расположена барабанная перепонка – плотная фиброзная мембрана, выстланная снаружи кожей, а изнутри слизистой оболочкой.

**Среднее ухо** включает барабанную полость и слуховую (евстахиеву) трубу. Барабанная полость, расположена в основании каменистой части височной кости между наружным слуховым проходом и внутренним ухом. Она сообщается с ячейками сосцевидного отростка височной кости, а с помощью слуховой трубы – с глоткой. Благодаря сообщению

барабанной полости с глоткой давление воздуха в барабанной полости всегда равно атмосферному, что создает необходимые условия для передачи звуковых колебаний. В барабанной полости находятся три слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремя. Слуховая труба соединяет барабанную полость с носоглоткой, покрыта слизистой оболочкой.

**Внутреннее ухо** находится в каменной части височной кости и состоит из костного лабиринта и расположенного в нем перепончатого лабиринта. Все полости внутреннего уха заполнены жидкостью. Костный лабиринт, имеет сложную форму и разделяется на три сообщающихся между собой полости: улитку, преддверие и костные полукружные каналы. **Улитка** – это часть органа слуха, в которой находится спиральный (кортиев) орган с рецепторными клетками, воспринимающими звук.

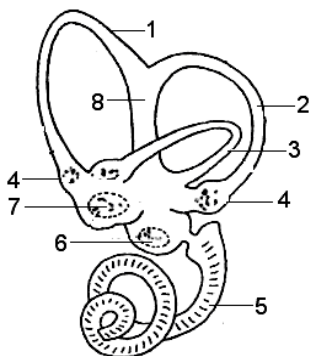


Рис. 22. Схема перепончатых лабиринтов внутреннего уха: 1, 2, 3 – перепончатые полукружные протоки; 4 – ампула полукружного протока; 5 – улитковый проток; 6 – сферический мешочек; 7 – эллиптический мешочек; 8 – общая ножка

### Механизм звукопередачи

Звуковые волны, улавливаемые ушной раковиной, передаются по наружному слуховому проходу к барабанной перепонке и на цепь слуховых косточек. Движение стремени в овальном окне вызывает перемещение жидкости во внутреннем ухе.

Звуковая волна передается через систему слуховых косточек на окно преддверия, вызывая колебания перилимфы в лестнице преддверия. В результате возникают колебательные движения базилярной пластинки, которые передаются на спиральный орган и вызывают трение волосков его рецепторных клеток о расположенную над ними покровную мембрану.

Движения покровной мембраны вводят в действие звуковоспринимающий аппарат – волосковые эпителиальные клетки, раздражение которых трансформирует механические движения в нервный импульс, обеспечивая высокую чувствительность слуха.

Слуховой анализатор включает в себя орган слуха, проводящие пути слуховой информации и центральное представительство в коре больших полушарий.

### **Проводящий путь слухового анализатора**

**Первый нейрон** представлен биполярными чувствительными клетками, образующими *спиральный узел*, который находится в основании улитки. Дендриты этих клеток проводят нервный импульс от основания волосковых клеток спирального органа. Аксоны биполярных клеток в составе слуховой части преддверно-улиткового нерва (VIII пара) выходят через внутренний слуховой проход, достигают вентрального и дорсального ядер моста, где переключаются на **вторые нейроны**. **Третьи нейроны** лежат в ядрах подкорковых центров слуха: медиального коленчатого тела и нижнего двухолмия. Через эти пути осуществляются быстрые произвольные защитные двигательные реакции на внезапные зрительные и слуховые раздражения.

В силу частичного перекреста слуховых путей поражение латеральной петли или коркового ядра слухового анализатора может не сопровождаться резким расстройством слуха. Односторонняя глухота возможна при одностороннем поражении периферического аппарата слуха, слухового нерва, дорсального и вентрального ядер.

При локализации очага в корковом центре слуха часто возникают слуховые галлюцинации.

### **Центральное представительство слухового анализатора**

Главным таламическим ядром для слуховой информации является медиальное коленчатое тело. Как и в соматосенсорной и зрительной системах, область проекции релейных клеток на кору соответствует первичной слуховой коре. У человека корковым слуховым центром является поперечная височная извилина Гешля, включающая в себя в соответствии с цитоархитектоническим делением Бродмана поля 22, 41, 42, 44, 52 коры больших полушарий.

Необходимо отметить наличие как внутрикорковых, так и межполушарных связей слуховой области коры. Так каждая из основных зон слуховой области коры связана с другими зонами.

## **10.4. Анализатор гравитации и равновесия**

Орган гравитации и равновесия находится в преддверии и полукружных каналах внутреннего уха, включающих чувствительные клетки этого органа, которые расположены в эллиптическом, сферическом мешочках и ампулярных гребешках.



Преддверие, как указывалось, представляет собой овальную полость, которая спереди сообщается с улиткой, сзади – с костными полукружными каналами. Кроме того, в преддверии имеются два углубления, в которых помещаются перепончатые тела: сферический и эллиптический мешочки, сообщающиеся между собой при помощи тонкого канальца с отходящим от него эндолимфатическим протоком. Полукружные каналы, представлены тремя дугообразно изогнутыми трубками: передней, задней и боковой, расположенными в трех взаимно-перпендикулярных плоскостях: горизонтальной, сагиттальной и фронтальной.

Каждый полукружный канал имеет по две ножки, одна из которых перед преддверием расширяется, образуя *ампулу*. Костные части ножки переднего и заднего полукружных каналов, не содержащие ампулы, соединены в одну *общую костную ножку*, вследствие чего открываются в преддверие пятью, а не шестью ножками.

*Полукружные протоки* перепончатого лабиринта лежат в соответствующих костных полукружных каналах и заполнены эндолимфой, а снаружи перилимфой. На внутренней поверхности перепончатых ампул имеются узкие выступы – *ампулярные гребешки*.

В ампулярных гребешках полукружных протоков, а также в сферическом и эллиптическом мешочках преддверия находятся *чувствительные клетки*, на апикальной поверхности которых располагаются волоски. В мешочках скопления рецепторных клеток имеют вид беловатых образований – *пятен*. На них помещается студенистая масса – *отолитовая мембрана*, содержащая кристаллы углекислого кальция – *отолиты*.

Рецепторные клетки пятен воспринимают линейные ускорения, вибрацию, сигнализируют об изменении положения тела в пространстве, а гребешков полукружных каналов – о движениях тела в определенной плоскости и угловые ускорения.

При движениях головы и тела появляются линейные и угловые ускорения, вызывающие перемещение эндолимфы в перепончатом лабиринте, которое приводит к смещению отолитов в мембране и раздражению волосков чувствительных клеток. В результате сложных ионных процессов в клетках происходит преобразование механических раздражений в электрический импульс, воспринимаемый дендритами нервных клеток.

Раздражителями вестибулярных рецепторов являются ускорение или замедление вращательного и прямолинейного движения и сила тяжести, влияющие на скорость перемещения эндолимфы перепончатых лабиринтов. Вследствие повсеместно присутствующего гравитационного ускорения всякий раз, когда сенсорный эпителий отолитового аппарата не занимает совершенно горизонтального положения, сила тяжести вызывает скольжение по нему всей отолитовой мембраны. Это перемещение изгибает реснички, т.е. действует адекватный стимул.

Таким образом, при любой ориентации черепа каждая из отолитовых мембран по-своему воздействует на сенсорный эпителий и возникает специфическая картина возбуждения нервных волокон. Такого положения головы, при котором активность всех нервных волокон упала бы до нуля, не существует.

Центральные компоненты вестибулярной системы, оценивая тип возбуждения вестибулярного нерва, информируют организм об ориентации черепа в пространстве. Обеспечение таких сведений – важнейшая функция отолитовых органов. Гравитационное ускорение – лишь одна особая форма линейных ускорений; естественно макулы реагируют и на другие виды ускорений. Однако ускорение силы тяжести настолько велико, что в его присутствии прочие линейные ускорения, встречающиеся в повседневной жизни (например, при разгоне автомобиля), играют для вестибулярной системы подчиненную роль и даже могут неправильно интерпретироваться ЦНС.

### **Проводящий путь вестибулярного аппарата**

Проводящий путь статокINETического аппарата осуществляет передачу импульсов при изменении положения головы и тела, участвуя совместно с другими анализаторами в ориентировочных реакциях организма относительно окружающего пространства.

**Первый нейрон** статокINETического аппарата находится в преддверном ганглии, залегающем на дне внутреннего слухового прохода. Дендриты биполярных клеток преддверного узла формируют **преддверный нерв**. Аксоны, т.е. отростки биполярных клеток преддверного узла, образуют вестибулярную часть VIII пары черепных нервов совместно с улитковым нервом, который покидает пирамиду височной кости через внутреннее слуховое отверстие, в мостомозжечковом углу проникает в вещество дорсальной части моста и продолговатого мозга, достигая верхнего, латерального, медиального и спинального ядер. Незначительное число волокон, минуя ядра, направляется непосредственно в мозжечок к червю и ядру шатра.

Первичные афференты данного нерва оканчиваются, главным образом, в области вестибулярных ядер продолговатого мозга. С каждой стороны их по четыре, отличающихся друг от друга как анатомически, так и функционально: верхнее (Бехтерева), медиальное (Швальбе), латеральное (Дейтерса) и нижнее (Роллера) ядра. Приходящие в них импульсы от вестибулярных рецепторов сами по себе не обеспечивают точной информации о положении тела в пространстве, поскольку угол поворота головы из-за подвижности шейных суставов не зависит от ориентации туловища.

ЦНС должна учитывать и положение головы относительно туловища. Следовательно, вестибулярные ядра получают дополнительную чувствительность от шейных мышц и суставов. В вестибулярные ядра поступают соматосенсорные сигналы и от других суставов (ног, рук).

Между вестибулярными ядрами существуют связи, а также двусторонние связи с ядрами ретикулярной формации. Часть аксонов нейронов латерального ядра объединяют в одно целое функцию III, IV, V, VI пар черепно-мозговых нервов. Множество связей дают возможность вестибулярной системе играть центральную роль в генерировании двигательной эфферентации, обеспечивающей поддержание нужного положения тела и соответствующие глазодвигательные реакции.

При этом вертикальная поза и походка определяются, главным образом, отолитовым аппаратом, а полукружные каналы управляют в основном направлением взгляда. Именно афферентация от полукружных каналов вместе с глазодвигательными механизмами обеспечивает зрительный контакт с окружающей средой при движениях головы. При ее вращении или наклоне глаза движутся в противоположном направлении, поэтому изображение на сетчатке не меняется.

Горизонтальные компенсаторные движения глаз контролируются горизонтальным полукружным каналом, вертикальные – передним вертикальным каналом, вращение – задним вертикальным каналом. Еще одна важная часть ЦНС, участвующая в этих процессах, – мозжечок, в который направляются некоторые первичные вестибулярные ощущения.

## 10.5. Обонятельный анализатор

Обонятельная сенсорная система – морфофункциональная система, осуществляющая восприятие и анализ химических раздражителей, действующих на органы обоняния.

Обоняние – восприятие организмом посредством органов обоняния определенных свойств (запаха) различных веществ, присутствующих в окружающей среде. Животные, населяющие сушу, воспринимают пахучие вещества в виде паров, а обитатели водоемов – в виде водных растворов.

Обоняние – один из видов хеморецепции, характеризующийся низкими порогами чувствительности, индивидуальным узнаванием стимула, имеющего лишь сигнальное значение.

Роль обоняния в поведении и степень развития органов обоняния различны у разных видов животных. По этому признаку выделяют животных с хорошо развитым обонянием – макросматики (большинство хищных млекопитающих), со слабо развитым обонянием – микросматики (птицы, тюлени, усатые киты и приматы), с полным отсутствием органов обоняния – аносматики (зубатые киты).

У человека обонятельные клетки покрывают площадь 240–500 мм<sup>2</sup> верхней, средней носовых раковин и носовой перегородки.

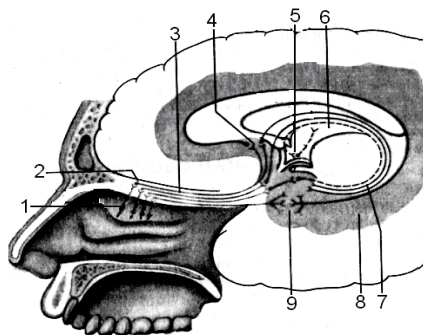


Рис. 23. Обонятельный путь: 1 – обонятельные нейроны; 2 – обонятельные луковичи; 3 – обонятельный тракт (I пара ЧН); 4 – обонятельный треугольник; 5 – мамиллярные тела; 6 – таламус; 7 – нервные волокна к крючку и парагиппокампальной извилине; 8 – парагиппокампальная извилина; 9 – крючок

Обонятельная луковица – парное образование в переднем мозге позвоночных, первичный центр обонятельной системы. В обонятельной луковице оканчиваются волокна обонятельного нерва и происходит обработка сенсорной информации, поступающей от обонятельных рецепторных клеток.

Эволюционно обонятельная луковица – одна из древнейших частей переднего мозга. У некоторых сумчатых обонятельная луковица составляет до половины длины полушария, у птиц и приматов развита слабо, у зубатых китов отсутствует. У животных, имеющих яacobсонов орган, помимо основных имеются добавочные обонятельные луковицы. Состоит из 6 слоев нескольких типов клеточных элементов.

### Проводящий путь обонятельного анализатора

**Первые нейроны** обонятельного пути представлены биполярными клетками, которые находятся в слизистой оболочке обонятельной области носовой полости. Аксоны этих клеток объединяются в обонятельные нити, которые достигают *митральных клеток* – нейронов обонятельной луковицы своей стороны (правой или левой), расположенной на нижней поверхности полушарий большого мозга.

**Вторые нейроны**, лежащие в *обонятельной луковице*, отдают аксоны, которые образуют *обонятельный тракт (I пара черепно-мозговых нервов)*. Небольшая часть волокон, находящихся в составе правого и левого обонятельных трактов, через переднюю мозговую спайку переходят на противоположную сторону.

Тела **третьих нейронов** лежат в *обонятельном треугольнике* и *переднем продырявленном веществе*.

Их аксоны разделяются на пучки, один из которых направляется к образованиям лимбической системы (гиппокамп, сводчатая извилина, миндалевидное тело). В них формируется эмоциональная память на события, связанные с определенными запахами.

Другой пучок идет к *сосцевидным телам*, определяющим вегетативные реакции на запахи, третий – к *крючку парагиппокампальной извилины, зубчатой извилине*, которые являются высшими обонятельными центрами. Обонятельная система не претерпела резкой перестройки в ходе эволюции и не имеет представительства в неокортексе.

## 10.6. Вкусовой анализатор

Вкусовая сенсорная система – сложная морфофункциональная система, обеспечивающая тонкий анализ химических раздражителей, действующих на органы вкуса животных и человека.

Вкус – ощущение, возникающее при действии растворов химических веществ на рецепторы органов вкуса.

Основные вкусовые ощущения – кислое, соленое, сладкое, горькое – определяются как конфигурацией молекул веществ, адсорбирующихся на специфических рецепторах органов вкуса, так и деятельностью вкусовой системы. Сложное ощущение вкуса – результат одновременного поступления в нервные центры информации от разных вкусовых, обонятельных, а также болевых, тактильных, температурных рецепторов ротовой полости. Так, жгучий и острый вкус зависят от раздражения болевых рецепторов ротовой полости.

Минимальные (пороговые) концентрации растворов, вызывающие ощущение вкуса, неодинаковы для различных веществ (например, 0,01–0,05% для поваренной соли; 0,4% для сахара; 0,00005% для хинина).

При продолжительном действии вещества на рецептор вследствие адаптации понижается вкусовая чувствительность к этому веществу. Адаптация к сладким и соленым веществам происходит быстрее, чем к горьким и кислым.

В ходе эволюции вкус формировался как механизм, определяющий поведенческие реакции, направленные на качественный выбор пищи. У животных (насекомые, некоторые рыбы, птицы, многие млекопитающие) и человека, питающихся смешанной и растительной пищей, сладкие вещества вызывают положительные, горькие – отрицательные реакции.

Положительная вкусовая реакция на сладкие вещества не свойственна диким хищникам, отрицательная – насекомоядным. Недостаток тех или иных веществ повышает вкусовую чувствительность к ним и стимулирует повышенное потребление.

Вкусовая система состоит из периферического отдела, проводникового и центрального (в структурах продолговатого мозга, зрительных бугров и коры больших полушарий).

Первичное кодирование вкусовых сигналов происходит на уровне хеморецепторов, но основную роль в появлении вкусовых ощущений играют центральные структуры вкусовой системы.

Основным органом вкуса у человека является язык, но в действительности в нем имеются только нервные окончания периферических отростков чувствительных клеток, находящихся в физиологической связи с эпителиальными клетками вкусовых почек, или лукович.

**Вкусовые луковички** большей частью располагаются в эпителиальном слое **грибовидных, желобоватых и листовидных** сосочков языка; редкие вкусовые луковички выявлены в слизистой оболочке губ, мягкого неба и надгортанника. Общее число лукович – 2000.

Вкусовая луковичка имеет форму эллипса. На верхушке луковички есть вкусовой ход, или вкусовая пора, которая открыта в полость вкусовой ямки, сообщаемой с поверхностью сосочка. Во вкусовую ямку затекает жидкость, содержащая растворенные вещества, которые раздражают вкусовые клетки. Эти клетки преобразуют вкусовое раздражение в нервный импульс, передаваемый в ЦНС.

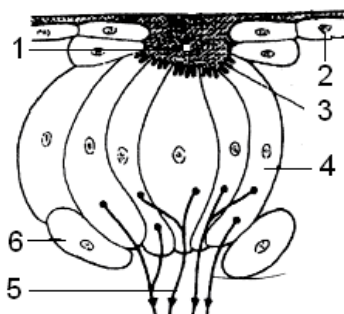


Рис. 24. Вкусовая луковичка: 1 – вкусовое отверстие; 2 – эпителий сосочка; 3 – микроворсинки; 4 – вкусовые клетки; 5 – нервные вкусовые волокна; 6 – поддерживающие клетки

**Проводящий путь вкусового анализатора** проводит информацию о химическом составе пищи, употребляемой человеком. Рецепторы вкусового анализатора находятся в физиологической связи с эпителиальными клетками вкусовых лукович, расположенных в слизистой оболочке языка, губ, мягкого неба и надгортанника. Нервные окончания барабанной струны начинаются от вкусовых лукович слизистой оболочки ротовой полости, расположенных преимущественно в передних 2/3 языка. Волокна идут в составе язычного нерва, затем покидают его и образуют барабанную стру-

ну, которая достигает нейронов, расположенных в узле коленца, находящемся в коленце канала лицевого нерва. Аксоны клеток узла коленца переключаются в ядрах моста – VII пары черепно-мозговых нервов.

Во вкусовых луковицах задней 1/3 языка располагаются вкусовые рецепторы языкоглоточного нерва. Дендриты достигают клеток, лежащих в его нижнем узле. Аксоны переключаются в ядрах продолговатого мозга – IX пары черепно-мозговых нервов. В слизистой оболочке губ, щек и языка имеются также редко расположенные вкусовые луковицы волокон тройничного нерва. Волокна от рецепторов языка вступают в язычный нерв, от щек и губ – в щечные и достигают клеток тройничного нерва. Аксоны узла переключаются в VII пару черепно-мозговых нервов.

Волокна II нейрона от VII и IX нервов переходят на противоположную сторону, подсоединяются к волокнам медиальной петли и вместе с ней направляются к вентральному и медиальному ядрам таламуса. Имеются и неперекрещенные волокна II нейрона, которые следуют к таламусу своей же стороны, оканчиваясь в вентральном и медиальном ядрах.

В таламусе располагаются третьи нейроны – промежуточный отдел анализатора, аксоны которых проходят через заднюю ножку внутренней капсулы и оканчиваются в коре поля 43, в гиппокампе и крючке – центральном отделе вкусового анализатора.

## **10.7. Кожно-кинестетическая сенсорная система**

Рецепторы, расположенные в коже, обеспечивают три типа чувствительности: тактильная, температурная и болевая.

### **Тактильные ощущения**

Тактильные ощущения (осязание) сигнализируют об особенностях нашего непосредственного окружения и обеспечиваются наличием в коже различных типов механорецепторов. Они имеют различное морфологическое строение и улавливают различные характеристики механических воздействий.

Механорецепторы – сенсорные структуры животных и человека, воспринимающие различные механические раздражения из внешней среды или от внутренних органов. У позвоночных к механорецепторам относятся волосковые рецепторы органов слуха, боковой линии, вестибулярного аппарата, механочувствительные нервные окончания сердечно-сосудистой системы, внутренних органов, кожи, опорно-двигательного аппарата и др.

Важную роль в развитии, организации и деятельности механорецепторов играют условия обитания организмов. Так, у всех первичноводных животных развита система органов боковой линии, у организмов, пользующихся эхолокацией (летучие мыши, дельфины), механоре-

цепторы органов слуха адаптированы к восприятию ультразвуков. В волосяном покрове млекопитающих наряду с механорецепторами простых волос появляются механорецепторы сторожевых волос и вибрисс.

Развитие опорно-двигательного аппарата обусловило появление проприорецепторов, наиболее совершенных у млекопитающих, а развитие сердечно-сосудистой системы – возникновение и специализацию механорецепторов сердца и барорецепторов сосудов.

К механорецепторам относятся: барорецепторы, свободные нервные окончания, нервные окончания вокруг волос, диски Меркеля, тельца Мейсснера, сухожильные органы Гольджи, мышечные веретена.

**Барорецепторы** (baros – тяжесть + ġesirio – принимаю) – чувствительные нервные окончания в кровеносных сосудах, воспринимающие изменения кровяного давления и рефлекторно регулирующие его уровень; приходят в состояние возбуждения при растяжении стенок сосудов. При повышении кровяного давления барорецепторы посылают в ЦНС импульсы, подавляющие тонус сосудистого центра и возбуждающие центральные образования парасимпатического отдела вегетативной нервной системы, что ведет к понижению давления.

**Свободные нервные окончания** – наиболее распространенный вид кожных рецепторов связан, главным образом, с немиелинизированными волокнами, составляющими примерно 80% кожных афферентов. Со свободными окончаниями связаны также и средние мягкотные волокна, диаметр которых обычно менее 6 мкм. Хотя исследователи и по сей день употребляют термин «свободные нервные окончания», строго говоря, окончания не являются таковыми, т.к. они в той или иной степени окружены оболочкой из шванновских клеток и обязательно основной мембраной. Вместе с тем, несомненно, что из всех видов афферентных нервных окончаний они более всего свободны от вспомогательных структур. Свободные нервные окончания часто сильно ветвятся, в результате чего одно нервное волокно может иннервировать большую площадь: например, в роговице эта область может достигать 0,5 см<sup>2</sup>. Области иннервации отдельных нервных волокон обычно значительно перекрывают друг друга.

**Нервные окончания вокруг волос** – в волосяном покрове содержатся волоски нескольких видов: обычные, сторожевые и чувствительные волоски – **вибриссы** (синусные волосы), которые отсутствуют у человека, но встречаются у многих приматов и других млекопитающих.

**Диски Меркеля** – наиболее часто встречаются в области пальцев рук, в настоящее время являются единственной структурой среди тканевых механорецепторов, у которых на основании морфологических данных можно было бы предполагать наличие специализированных рецептирующих клеток.

**Тельца Мейсснера** – обнаружены в коже, лишенной волосяного покрова.



**Сухожильные органы Гольджи** – механорецепторы опорно-двигательного аппарата, располагаются в сухожилиях обычно на границе мышечной и сухожильной тканей, в опорных участках капсул суставов, в наружных и внутренних суставных связках. Сухожильные органы представляют собой основные нервные окончания сухожилий, имеющие очень большое значение при осуществлении двигательных актов. Сложность их строения возрастает в ходе эволюции.

**Мышечные веретена** – распределяются в теле животных и человека неравномерно. В отдельных мышцах они вообще отсутствуют, в крупных мышцах человека их может быть до нескольких сот. Наибольшая плотность обнаружена в небольших мышцах рук, совершающих тонкие высоко координированные движения.

### **Терморцепция**

Терморцепция (therme – тепло + recipio – принимаю) – восприятие изменений температуры нервной ткани, сопровождающееся возникновением нервных импульсов с последующей передачей сигналов в ЦНС.

Терморцепторы обнаружены в разных отделах мозга (в гипоталамусе, ретикулярной формации, спинном мозге). Изменение температуры окружающей среды воспринимается как изменение активности терморцепторов разных типов: механохолодовых, холодовых, тепловых.

Температурные ощущения возникают вследствие интеграции в ЦНС импульсов от терморцепторов разных типов.

### **Ноцицепция**

Ноцицептивная (болевая) чувствительность (posseо – повреждаю + gersertivus – восприимчивый) – чувствительность к действию раздражителя, вызывающего в организме ощущение боли.

Полагают, что возникающая в ответ на раздражение боль как комплексная функция в наиболее полной мере свойственна только организму человека. У животных также возникают подобные процессы, но они не идентичны тем, которые наблюдаются у человека.

Раздражение воспринимается как экстеро-, так и интерорецепторами (ноцицепторами). Считают, что ноцицептивным может быть любое возбуждение по достижении раздражителем определенного порога. Предполагают, что по характеру возникновения возбуждения ноцицепторы относятся к хеморецепторам. Химическими раздражителями при этом служат вещества, которые до раздражения находятся в клетке (брадикинины, ионы калия).

Ноцицептивное возбуждение передается в ЦНС по тонким безмякотным волокнам типа С, но не исключена возможность участия в этом процессе волокон типа А и В. Существуют вариации ноцицептивной чувствительности до полного ее отсутствия, наблюдаемого при аналгии.

Боль – психофизиологическая реакция животных и человека на повреждающий раздражитель, вызывающий в организме органические или функциональные нарушения.

Важнейший компонент боли – субъективные ощущения, носящие характер страдания. Боль – врожденная сигнальная реакция, но в течение жизни условнорефлекторные компоненты могут облегчать или усиливать ее.

Принято рассматривать боль как нейрофизиологический феномен, имеющий периферический и центральный механизмы, причем последние играют ведущую роль в формировании боли.

С развитием электрофизиологических методов было установлено, что кроме проведения возбуждения спинной мозг выполняет функции модулятора афферентных возбуждений, в частности болевых. Особую роль при этом играют клетки так называемой желатинозной субстанции, находящейся в боковых рогах спинного мозга.

При повреждающем (ноцицептивном) раздражении кожи и внутренних органов в головном мозге возникает восходящий поток активации, обуславливающий генерализованное возбуждение коры больших полушарий. В обеспечении этого процесса особую роль играет ретикулярная формация. Важное значение придают и другим подкорковым структурам: таламусу, гипоталамусу, лимбической системе. Коре больших полушарий отводится решающая роль в осознании боли и в проекции болевого ощущения на определенную область тела.

Эмоциональные компоненты – функции преимущественно подкорковых образований. В механизмах обработки поступающей с периферии информации важную роль играют ацетилхолин-, норадреналин-, серотонинергические системы.

Биологическое значение боли определяется тем, что она вызывает оборонительную реакцию, направленную на сохранение целостности живого организма. Сигнальное, охранительное значение боль имеет до определенного предела, за которым она превращается в фактор, способствующий развитию болезненных изменений в организме.

Эндорфины, эндогенные морфины – пептиды с морфиноподобным действием, вырабатывающиеся в ЦНС позвоночных (преимущественно в лимбической системе, гипофизе, гипоталамусе); участвуют в нейрохимических механизмах болеутоления, уменьшают двигательную активность желудочно-кишечного тракта.

Обезболивающее действие эндорфинов наблюдается лишь при их введении непосредственно в мозг. Предполагают, что эндорфины могут быть медиаторами или модуляторами торможения боли. Действуя на ЦНС, эндорфины вызывают седативный (успокаивающий) и каталептический (оцепеняющий) эффекты. Эндорфины могут стимулировать или подавлять секрецию гормонов гипофиза. Энкефалины – пептиды с морфиноподобным действием, вырабатывающиеся в ЦНС позвоночных

(преимущественно в лимбической системе, гипофизе и гипоталамусе). Участвуют в нейрохимических процессах обезболивания, уменьшают двигательную активность желудочно-кишечного тракта.

### **Центральная часть кожно-кинестетической сенсорной системы**

Все кожные рецепторы являются окончаниями псевдоуниполярных чувствительных нейронов, расположенных в спинномозговых ганглиях.

По афферентным волокнам (дендритам) этих нейронов информация поступает сначала к телу нейрона, а затем по его аксону в задние рога соответствующего сегмента спинного мозга. В каждый задний корешок спинного мозга входят афференты, собирающие информацию с определенного участка кожи.

Первичная обработка сигнала производится нейронами задних рогов сегмента спинного мозга (или соответствующими ядрами черепно-мозговых нервов). От этих нейронов информация может поступать к мотонейронам и вегетативным (симпатическим) нейронам своего сегмента, короткими путями к соседним сегментам и, наконец, в протяженные восходящие пути спинного мозга (Голля и Бурдаха для тактильных и температурных воздействий и спинно-таламические для болевых воздействий).

По трактам Голля и Бурдаха сигналы достигают одноименных ядер продолговатого мозга, затем переключаются в таламусе (вентробазальное ядро) и соматотопически проецируются в контрлатеральную постцентральный извилину.

### **Контрольные вопросы**

1. Классификация органов чувств.
2. Зрительный анализатор – части, значение.
3. Органы зрения – глазное яблоко и вспомогательный аппарат глаза.
4. Строение сетчатки глаза.
5. Проводящие пути зрительного анализатора.
6. Коровое представительство зрительной системы.
7. Слуховой анализатор – части, значение.
8. Строение и функции наружного, среднего и внутреннего уха.
9. Механизм звукопередачи.
10. Коровое представительство слухового анализатора.
11. Анализатор гравитации и равновесия – части, значение.
12. Проводящий путь вестибулярного аппарата.
13. Обонятельный анализатор – части, значение.
14. Проводящий путь обонятельного анализатора.
15. Вкусовой анализатор, его проводящий путь.
16. Кожно-кинестетическая сенсорная система – функции и значение.
17. Особенности строения, функции и значение болевых ощущений.

## **Глава 11. РЕФЛЕТОРНАЯ ПРИРОДА ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

---

*11.1. Классификация условных и безусловных рефлексов.*

*11.2. Безусловные рефлексы.*

*11.3. Условные рефлексы.*

*11.4. Виды торможения.*

*11.5. Возрастные особенности условных рефлексов.*

*11.6. Понятие о первой и второй сигнальных системах.*

*11.7. Типы высшей нервной деятельности.*

В течение многих веков люди задумывались над удивительной приспособленностью поведения животных к условиям обитания. Еще более загадочным казалось целесообразное, разумное поведение человека. Объяснение этому впервые было высказано в 1863 году великим русским физиологом И.М. Сеченовым, который объяснил поведение и «душевную» – психическую деятельность человека принципом работы нервной системы.

И.П. Павлов экспериментально подтвердил, творчески расширил и развил положение И.М. Сеченова о рефлекторном принципе деятельности головного мозга и создал новый раздел в науке – физиологию высшей нервной деятельности животных и человека. Под низшей нервной деятельностью И.П. Павлов подразумевал рефлекторную регуляцию физиологических функций организма, высшую нервную деятельность определил как психическую деятельность, обуславливающую рефлекторную регуляцию взаимоотношений человека с окружающей средой.

Высшая нервная деятельность обеспечивает индивидуальное поведенческое приспособление человека и высших животных к изменяющимся условиям окружающей и внутренней среды, носит рефлекторный характер, осуществляется безусловными и условными рефлексами.

### **11.1. Классификация условных и безусловных рефлексов**

Всю совокупность безусловных и образованных на их основе условных рефлексов принято по их функциональному значению делить на ряд групп.

**По рецепторному признаку:** экстерорецептивные рефлексы – зрительные, обонятельные, вкусовые и т.п.; интерорецептивные – рефлексы, в которых условным раздражителем является раздражение рецепторов внутренних органов изменением химического состава, температуры внутренних органов, давления в полых органах и сосудах.

**По биологическому значению:** пищевые – глотания, жевания, сосания, слюноотделения; оборонительные – реакции устранения от повреждающих и болевых раздражений; половые – рефлексы, связанные с осуществлением полового акта; в эту же группу можно отнести и так называемые родительские рефлексы, связанные с выкармливанием и выхаживанием потомства; статокинетические и локомоторные – рефлекторные реакции поддержания определенного положения и передвижения тела в пространстве; рефлексы сохранения гомеостаза – терморегуляции, дыхания, сердечной деятельности и постоянства артериального давления и др.

**В зависимости от структуры условных раздражителей** и от отношений во времени действия условного и безусловного компонентов, а также от особенностей подкрепления, от времени ответной реакции на сигнал различают условные рефлексы:

- 1) первого порядка, образующиеся на базе безусловных рефлексов;
- 2) высшего порядка (2-го, 3-го и т.д.), возникающие на основе ранее выработанных временных связей;
- 3) подражательные, при которых подкреплением служат поведенческие реакции другого животного;
- 4) ассоциации, когда условные рефлексы появляются при сочетании двух индифферентных раздражителей;
- 5) инструментальные, выполняя которые животное содействует активному получению пищи или избавляет себя от вредных воздействий (например, болевых). При данной форме условный рефлекс «ответ на сигнал» не воспроизводит реакцию, на базе которой он был выработан.

## 11.2. Безусловные рефлексы

Безусловные рефлексы обеспечивают поддержание жизнедеятельности в относительно постоянных условиях среды, они присущи человеку с рождения. Например, отделение слюны под непосредственным действием пищи на слизистую оболочку рта: пища действует на чувствительные нервные окончания ротовой полости и вызывает в них возбуждение, которое по центростремительным нервам устремляется к слюнной железе и приводит ее в действие. Этот рефлекс, как и все безусловные рефлексы, имеет определенную рефлекторную дугу, готовую к моменту рождения.

Безусловные рефлексы являются врожденными, наследственными, видовыми и всегда возникают при постоянных условиях (обязательно,

безусловно) и сохраняются в течение всей жизни организма, осуществляются в ответ на адекватные раздражения, приложенные к одному определенному рецептивному полю, замыкаются на уровне спинного мозга и стволовой части головного мозга, осуществляются через филогенетически закрепленную, анатомически выраженную рефлекторную дугу.

К безусловным рефлексам относятся пищевые, оборонительные, половые и ориентировочные рефлексы, благодаря которым сохраняется целостность организма, поддерживается постоянство внутренней среды, происходит размножение и инстинктивное поведение животных и человека.

Инстинкты представляют собой систему врожденных безусловно рефлекторных поведенческих реакций, связанных с продолжением и сохранением вида.

### 11.3. Условные рефлексы

В бесконечно сложной и изменчивой окружающей среде приспособляемость при помощи безусловных рефлексов недостаточна и организм может погибнуть, если заранее не подготовится к новым изменениям среды. Эти рефлексы, позволяющие приспособиться к будущему, пока еще не наступившему событию, И.П. Павлов назвал условными. Для формирования условных рефлексов, требуется достаточно высокий уровень организации центральной нервной системы.

#### **Правила формирования условного рефлекса по И.П. Павлову**

**Для выработки условного рефлекса необходимо:**

1) наличие двух раздражителей, один из которых безусловный (пища, болевой раздражитель и др.), вызывающий безусловно-рефлекторную реакцию, а другой – условный (сигнальный), сигнализирующий о предстоящем безусловном раздражении (свет, звук, вид пищи и т.д.);

2) многократное сочетание условного и безусловного раздражителей (хотя возможно образование условного рефлекса при их однократном сочетании);

3) условный раздражитель должен предшествовать действию безусловного раздражителя;

4) в качестве условного раздражителя может быть использован любой раздражитель внешней или внутренней среды, который должен быть по возможности индифферентным, не вызывать оборонительной реакции, не обладать чрезмерной силой и способен привлекать внимание;

5) безусловный раздражитель должен быть достаточно сильным, в противном случае временная связь не сформируется;

6) возбуждение от безусловного раздражителя, должно быть более сильным, чем от условного;

7) необходимо устранить посторонние раздражители, так как они могут вызывать торможение условного рефлекса;

8) животное, у которого вырабатывается условный рефлекс, должно быть здоровым;

9) при выработке условного рефлекса должна быть выражена мотивация (например, при выработке пищевого слюноотделительного рефлекса животное должно быть голодным, у сытого этот рефлекс не вырабатывается).

Условные рефлексы легче вырабатывать на экологически близкие данному животному воздействия. В связи с этим условные рефлексы делятся на натуральные и искусственные.

Натуральные условные рефлексы вырабатываются на агенты, которые в естественных условиях действуют вместе с раздражителем, вызывающим безусловный рефлекс (например, вид пищи, ее запах и т.д.).

Все остальные условные рефлексы искусственные, т.е. вырабатываются на агенты, в норме не связанные с действием безусловного раздражителя, например пищевой слюноотделительный рефлекс на звонок.

### **Условия выработки условных рефлексов**

Условные рефлексы хорошо образуются только при определенных условиях. Главнейшими из них являются:

1) повторное сочетание действия ранее индифферентного условного раздражителя с действием подкрепляющего безусловного или ранее хорошо выработанного условного раздражителя;

2) некоторое предшествование во времени действия индифферентного агента действию подкрепляющего раздражителя;

3) бодрое состояние организма;

4) отсутствие других видов активной деятельности;

5) достаточная степень возбудимости безусловного или хорошо закрепленного условного подкрепляющего раздражителя;

6) надпороговая интенсивность условного раздражителя.

### **Стадии образования условных рефлексов**

В формировании, укреплении условного рефлекса различают две стадии: начальную (генерализация условного возбуждения) и конечную – стадию упроченного условного рефлекса (концентрация условного возбуждения).

Начальная стадия генерализованного условного возбуждения, в сущности, является продолжением более общей универсальной реакции организма на любой новый для него раздражитель, представленный безусловным ориентировочным рефлексом.

Ориентировочный рефлекс – это генерализованная многокомпонентная сложная реакция организма на достаточно сильный внешний

раздражитель, охватывающая многие его физиологические системы, включая и вегетативные.

Биологическое значение ориентировочного рефлекса заключается в мобилизации функциональных систем организма для лучшего восприятия раздражителя, т.е. ориентировочный рефлекс носит адаптивный (приспособительный) характер. Внешне ориентировочная реакция, названная И.П. Павловым рефлексом «что такое?», проявляется у животного в настораживании, прислушивании, обнюхивании, повороте глаз и головы в сторону стимула.

Такая реакция – результат широкого распространения возбуждающего процесса из очага начального возбуждения, вызванного действующим агентом, на окружающие центральные нервные структуры. Ориентировочный рефлекс в отличие от других безусловных рефлексов быстро угнетается, подавляется при повторных применениях стимула.

Начальная стадия образования условного рефлекса состоит в формировании временной связи не только на данный конкретный условный раздражитель, но и на все родственные ему по характеру стимулы. Нейрофизиологический механизм заключается в иррадиации возбуждения из центра проекции условного раздражителя на нервные клетки окружающих проекционных зон, близких в функциональном отношении клеткам центрального представительства условного раздражителя, на который образуется условный рефлекс.

**Иррадиация** – способность нервных процессов возбуждения и торможения распространяться в центральной нервной системе от одного ее элемента (участка) к другому. Чем дальше от начального исходного очага, вызванного основным стимулом, подкрепляемым безусловным стимулом, находится зона, охваченная иррадиацией возбуждения, тем меньше вероятность активации этой зоны. Следовательно, на начальной стадии генерализации условного возбуждения, характеризуемой обобщенной генерализованной реакцией, условно-рефлекторный ответ наблюдается на сходные, близкие по смыслу стимулы как результат распространения возбуждения из проекционной зоны основного условного стимула.

По мере укрепления условного рефлекса процессы иррадиации возбуждения сменяются процессами концентрации, ограничивающими очаг возбуждения только зоной представительства основного стимула. В результате наступает уточнение, специализация условного рефлекса. На конечной стадии упроченного условного рефлекса происходит концентрация условного возбуждения: условно-рефлекторная реакция наблюдается лишь на заданный стимул, на побочные близкие по смыслу раздражители – прекращается.

**Концентрация** – это способность процессов возбуждения и торможения возвращаться (после иррадиации) к исходному очагу (участку), где сила возбуждения или торможения была наивысшей, а поэтому



и сохранение их следов наиболее устойчиво. Концентрация лежит в основе механизмов различения условных стимулов, специализации условно-рефлекторных реакций. На стадии концентрации условного возбуждения происходит локализация возбудительного процесса только в зоне центрального представительства условного стимула (реализуется реакция лишь на основной стимул), сопровождаемая торможением реакции на побочные стимулы.

Внешним проявлением этой стадии является дифференцирование параметров действующего условного стимула – **специализация** условного рефлекса.

### **Автоматизация условных рефлексов**

Очень многие условные рефлексы у животных и человека после длительной тренировки автоматизируются, становятся как бы независимыми от остальных проявлений высшей нервной деятельности.

Автоматизация, как правило, развивается постепенно. Вначале она может выражаться в том, что отдельные движения опережают соответствующие сигналы. Затем наступает период, когда цепь движений полностью осуществляется в ответ на первый, «пусковой», компонент цепи раздражителей. При первом взгляде на результат тренировки условного рефлекса может создаться такое впечатление, что сначала рефлекс «привязан» к чему-то, управляющему им, а затем после длительного упражнения он становится до некоторой степени независимым.

Таким образом, условный рефлекс – это реакция организма, приобретенная в течение жизни в результате сочетания безразличного (индифферентного) раздражителя с безусловным. У млекопитающих животных и человека дуги условных рефлексов проходят через кору больших полушарий головного мозга.

Условный рефлекс И.П. Павлов называл также временной связью, потому что этот рефлекс проявляется только пока действуют условия, при которых он образовался; приобретенным, индивидуальным, поскольку формируется в индивидуальной жизни организма. Условные рефлексы могут быть образованы любым раздражителем на основе любого безусловного рефлекса. Условные рефлексы составляют основу навыков, привычек, обучения и воспитания, развития речи и мышления у ребенка, трудовой, общественной и творческой деятельности.

Исследованиями установлено, что основой образования условных рефлексов является установление временных связей в коре головного мозга между нервными центрами безусловного рефлекса и условного раздражителя.

Биологическое значение условных рефлексов состоит в том, что они дают возможность намного лучше и точнее приспособиться к условиям существования и выжить в этих условиях.

## Механизмы замыкания временной (условной) связи

Существует несколько гипотез о механизмах образования устойчивой временной связи. Одна из наиболее широко распространенных – синаптическая, согласно которой основой формирования временной связи условного рефлекса является изменение эффективности работы синапсов, участвующих в передаче возбуждения.

Рассмотрим наиболее важные механизмы, способные улучшить синаптическую проводимость.

1. Возможно увеличение количества синапсов, участвующих в проведении возбуждения, в результате этого суммарная проводимость нейронной цепи существенно возрастает.

2. Между нейронами могут образовываться дополнительные аксоно-шиповые контакты, облегчающие проведение возбуждения.

3. Под влиянием многократной длительной стимуляции в синапсах происходит увеличение количества рецепторов постсинаптической мембраны, взаимодействующих с медиатором. Это приводит к возрастанию количества действующих ионных каналов на постсинаптической мембране и, следовательно, к существенному облегчению, улучшению синаптической передачи.

4. При длительной стимуляции в нейронах синтезируются особые белки, ферменты или молекулы РНК, которые также способны значительно облегчать синаптическую передачу.

5. Определенная роль в консолидации временной связи принадлежит и глиальным клеткам, осуществляющим миелинизацию пресинаптических терминалей аксонов, что также приводит к улучшению проведения нервных импульсов.

### 11.4. Виды торможения

В процессе жизнедеятельности животных и человека происходит постоянная смена набора приобретенных реакций. Одни условные рефлексы закрепляются, другие угасают, одни рефлексы сменяют другие. Поэтому успех индивидуальной адаптации организма к разнообразным условиям его жизни, вся динамика его условно-рефлекторной деятельности зависят от сложных взаимоотношений между возбуждательными и тормозными процессами.

Выделяют два вида торможения в коре больших полушарий: безусловное и условное.

Внешнее (безусловное) торможение имеет место в тех случаях, когда в коре больших полушарий при срабатывании уже выработанного условного рефлекса возникает новый, достаточно сильный очаг возбуждения, не связанный с рефлексом. Пример: Во время завтрака позвонили в дверь. В результате возникающей ориентировочной реакции пищевые

рефлексы затормаживаются. По механизму своего возникновения этот тип торможения относится к врожденным и осуществляется благодаря явлениям отрицательной индукции. Новый сильный очаг возбуждения в коре от постороннего раздражителя вызывает понижение возбудимости в участках коры больших полушарий, связанных с осуществлением условного рефлекса, и как следствие этого явления наступает торможение условного рефлекса (индукционное торможение по Павлову).

А.А. Ухтомский называл его сопряженным торможением и видел в нем физиологическую основу для возникновения доминанты. Безусловное торможение называют внешним потому, что причина его возникновения лежит вне структуры самого условного рефлекса.

**Ориентировочный рефлекс** – наиболее часто встречающийся фактор безусловного торможения. В быту часто можно наблюдать, как человек прекращает текущую деятельность в результате переключения внимания на новый внезапно появившийся раздражитель. Другой вид безусловного торможения отличается постоянством своего эффекта на тот или иной рефлекс и поэтому называется постоянным тормозом.

Стабильность внешнего раздражения определяется, в частности, физиологической силой тормозящего рефлекторного акта.

К жизненно важным для организма рефлексам относят оборонительные безусловные рефлексы на разные повреждающие раздражения, включая болевые. Болевые воздействия от внутренних органов обладают более длительным тормозным влиянием на условно-рефлекторную деятельность. Иногда их сила настолько велика, что они извращают нормальное протекание даже безусловных рефлексов. Отсюда становится понятным, почему существует прямая связь между состоянием здоровья личности и его успешной деятельностью. Если ребенок заболел, вряд ли он будет внимательно слушать педагога и выполнять его инструкции. Как и в случае гаснущего тормоза, длительность постоянного тормоза определяется силой и характером условного рефлекса и, в частности, степенью его прочности.

И.П. Павлов считал, что внутреннее (условное) торможение – это баланс между возбуждением и торможением, который определяет внешнее проявление поведения животных и человека. Он предложил классификацию видов условного торможения.

**Признаки условного торможения:** 1. Развивается при неподкреплении раздражителей, которые постепенно приобретают свойства условного тормозного или отрицательного сигнала. И.П. Павлов назвал подкрепляемый условный сигнал положительным, а соответствующую реакцию – положительным условным рефлексом. Неподкрепленный же условный сигнал снижал интенсивность реакции, а иногда и вообще подавлял ее. Его назвали отрицательным сигналом, а соответствующую реакцию – отрицательным (или тормозным) условным рефлексом.

2. Поддается тренировке. Заторможенный условный рефлекс может самопроизвольно восстанавливаться, и это свойство чрезвычайно важно при воспитании поведенческих навыков в раннем возрасте.

3. Способность к проявлениям условного торможения зависит от индивидуальных свойств нервной системы; у возбудимых индивидуумов оно вырабатывается труднее и медленнее.

4. Выработка условного торможения зависит от физиологической силы безусловного рефлекса, подкрепляющего положительный условный сигнал.

5. Зависит от прочности ранее выработанного условного рефлекса.

6. Может взаимодействовать с безусловным, в этих случаях возникает явление растормаживания, а иногда в результате суммации условного и безусловного торможений их общий эффект может усиливаться.

И.П. Павлов подразделил условное торможение на четыре вида: угасательное, дифференцированное, условное торможение и запаздывание.

**Угасательное торможение** развивается, если условный рефлекс неоднократно не подкрепляется безусловным раздражителем. Через некоторое время после угасания условный рефлекс может восстановиться. Это произойдет, если вновь подкреплять действие условного раздражителя безусловным.

Угасательное торможение представляет собой очень распространенное явление и имеет большое биологическое значение. Благодаря ему организм перестает реагировать на сигналы, утратившие свое значение. Угасанием можно объяснить временную утрату трудового навыка, навыка игры на музыкальных инструментах, непрочность знаний учебного материала, если он не закрепляется повторением. Люди расстаются с устаревшими взглядами, когда оказывается, что сложившееся у них представление не соответствует требованиям времени.

Угасание лежит в основе забывания. Скорость выработки угасательного торможения зависит от прочности условного рефлекса (стабильные рефлексы угасают медленнее), от физиологической силы и вида безусловного рефлекса.

**Дифференцированное торможение** развивается при неподкреплении раздражителей, близких по свойствам подкрепляемому сигналу. Этот вид торможения лежит в основе различения раздражителей. С помощью дифференцированного торможения из массы сходных раздражителей выделяется тот, который будет подкрепляться, т.е. биологически значимый. Например, мама кормит ребенка с серебряной ложечки. Вид этой ложечки вызывает соответствующие пищевые реакции, но какое-то время ребенку давали лекарственные препараты с пластиковой ложечки подобного размера и формы. Вид пластиковой ложечки постепенно перестает вызывать пищевую реакцию, т.к. он не подкреплялся пищей.

Благодаря дифференцированному торможению мы различаем звуки, шумы, цвет, форму, оттенки предметов, похожие дома, людей, из сходных предметов выбираем тот, который нам нужен. Это помогает ориентироваться во внешнем мире, вычленять из него значимые сигнальные раздражители.

Дифференцируя словесные раздражители, выявляются их частные особенности, необходимые для образования новых понятий.

В целом, дифференцированное торможение обладает следующими свойствами:

1) чем ближе дифференцируемые раздражители, тем труднее выработать на один из них дифференцированное торможение, т.к. требуется большая концентрация нервных процессов;

2) степень торможения определяется силой возбуждения, развиваемого положительным условным рефлексом;

3) дифференцированное торможение поддается тренировке, это лежит в основе тонкого распознавания сенсорных стимулов.

В самостоятельный вид условного торможения И.П. Павлов выделил **условное торможение**, которое образуется при неподкреплении комбинации из положительного условного сигнала и индифферентного раздражителя.

Добавочный раздражитель в первый момент своего применения в комбинации с положительным сигналом вызывает ориентировочный рефлекс и торможение условной реакции (индукционное торможение), затем превращается в индифферентный раздражитель (гаснущий тормоз) и, наконец, на месте безусловного торможения развивается условный тормоз. Если добавочный раздражитель приобрел эти свойства, то, будучи присоединенным к любому другому положительному сигналу, он затормозит соответствующий этому сигналу условный рефлекс. Так, увидев аппетитные бутерброды, мы хотим их попробовать, но к большому разочарованию замечаем, что на один из них села муха – переносчик инфекции. Это вызывает реакцию торможения пищевого рефлекса.

Такой вид торможения также обеспечивает более гибкое поведение в зависимости от действия различных факторов среды и потребностей организма, оно лежит в основе способности прекращать или не осуществлять действия в ответ на запреты. Примером раздражителей, вызывающих реакцию условного тормоза, являются слова «нет», «нельзя», «перестань», «не делай чего-либо» и т.д.

Выработка условного тормоза играет важную роль в формировании дисциплины.

**Торможение запаздывания.** При выработке этого вида торможения подкрепление соответствующим безусловным рефлексом не

отменяется, как в предыдущих видах торможения, а значительно отодвигается от начала действия условного раздражителя.

Подкрепляется лишь последний период действия условного сигнала, а предшествующий ему значительный период его действия лишается подкрепления. Именно этот период сопровождается торможением запаздывания и называется недействительной фазой запаздывающего условного рефлекса.

По его истечении торможение прекращается и сменяется возбуждением – так называемая фаза рефлекса. В данном случае действуют два раздражителя в комплексе и второй компонент – время. Так, вид праздничного стола является сильным пищевым стимулом, но если торможение запаздывания выработано, мы не приступим к еде тотчас же.

### 11.5. Возрастные особенности условных рефлексов

В настоящее время данные о наличии условно-рефлекторной деятельности у плода весьма противоречивы. Некоторые физиологи считают, что к образованию условных связей организм готов уже в последние месяцы пренатального развития.

Так, описываются эксперименты, в которых на живот беременной помещается вибратор, вызывающий при работе безусловнорефлекторные двигательные реакции плода (в качестве условного раздражителя использовался камертон). После нескольких сочетаний двух раздражителей возникала условная реакция движения плода на звук камертона. Условно-рефлекторные реакции новорожденного вырабатываются на биологически важные стимулы. Самыми первыми появляются интероцептивные условные рефлексы.

В первые дни постнатальной жизни у ребенка отмечается образование натуральных пищевых рефлексов на время кормления. При строгом режиме кормления на 5–7-й день отмечается повышение количества лейкоцитов и газообмена еще до приема пищи. Дети пробуждаются, у них наблюдается повышенная двигательная активность. Сосательные движения появляются еще до того, как сосок вложен в рот.

Таким образом, первыми начинают образовываться натуральные, пищевые, рефлексы сосания и общие двигательные реакции. В течение первого месяца условные реакции неустойчивы, могут быть выработаны пока лишь на комплекс раздражителей, требуют постоянного подкрепления.

Ряд авторов приводят следующую последовательность образования рефлексов: сначала кожные, позднее звуковые, а затем зрительные сигналы.

Одна из характерных особенностей условно-рефлекторной деятельности грудного возраста заключается в том, что в это время действенными являются комплексные раздражители. Часто один из компонентов такого комплекса – слово. К 10–11 месяцам у ребенка вырабатывается уже много адекватных реакций на словесные сигналы. Но в большей степени реакции идут на комплекс: слова, интонация, обстановка, положение тела и т.п. Ответные же реакции ребенка представляют собой одиночные рефлекторные акты.

Выделяют 3 стадии развития условно-рефлекторной деятельности: 1 – стадия неспецифических реакций характеризуется возникновением ориентировочной реакции в ответ на раздражитель; 2 – стадия неустойчивого условного рефлекса – условный раздражитель не всегда вызывает ответную реакцию; 3 – стадия устойчивого условного рефлекса – большинство действий индифферентного раздражителя вызывают условную реакцию.

Первые две стадии предшествуют образованию условного рефлекса. Образование условных рефлексов на первом месяце жизни идет довольно медленно. Так, если у новорожденных детей формирование условной мигательной реакции на звуковой раздражитель требует около 400 сочетаний с безусловным стимулом (в данном случае это струя воздуха, направленная в глаз), то в дошкольном возрасте условный рефлекс появляется уже после 2–5 сочетаний. После 10–20 сочетаний образуется прочный условный рефлекс.

Скорость образования условных реакций у детей старше 10 лет и взрослых практически не различается. В период выработки условных рефлексов могут появиться межсигнальные реакции. Эта возрастная особенность связана с ограничением иррадиации процессов возбуждения в результате нарастания тормозного с процесса. В первые 5–6 лет жизни активно формируются все основные проявления высшей нервной деятельности, значительно возрастает подвижность и уравновешенность нервных процессов, при выработке рефлексов на комплексный раздражитель реакции возникают как на комплекс раздражителей, так и на его отдельные компоненты (хотя подкрепляется лишь комплекс).

К 6–7 годам развитие коркового торможения создает условия для быстрого и дифференцированного формирования условных связей. Период второго детства наиболее спокойный в развитии ВНД. И только к 11–12 годам в 66% случаев отмечаются реакции только на комплекс раздражителей. В подростковом же периоде отмечается ряд изменений условно-рефлекторной деятельности, связанных с половым созреванием. В это время отмечается преобладание возбуждения, что часто проявляется в неадекватных реакциях на внешний стимул. По сравнению с предыдущим возрастом затруднена выра-

ботка временных связей, и закрепление требует большего времени и усилий. Снижается также и скорость образования рефлексов 1-й и 2-й сигнальных систем. К концу же подросткового периода устанавливаются гармоничные взаимоотношения между корой и подкоркой, процессами возбуждения и торможения. После 15–17 лет ВНД считается созревшей.

«Молодые» условные рефлексы при одних и тех же условиях тормозятся легче и на более длительный срок, чем «старые». Здесь внешнее торможение выступает в качестве тончайшего инструмента, способного выделить наиболее биологически значимую форму поведения, подчинив ей все остальные виды деятельности.

## 11.6. Понятие о первой и второй сигнальных системах

Учение о сигнальных системах было разработано И.П. Павловым и является логическим развитием его теории о ВНД. Сигнальной системой называется совокупность процессов в нервной системе, которые осуществляют восприятие и анализ поступающей информации, а также ответную реакцию организма. Различают первую и вторую сигнальные системы.

Первая сигнальная система имеется как у человека, так и у животных. Деятельность этой системы проявляется в условных рефлексах, формирующихся на любые раздражители внешней среды, кроме слова: свет, звук, запах, прикосновение, жесты, мимика и т.д.

Условные рефлексы 1-й сигнальной системы образуются в результате деятельности клеток коры большого мозга, за исключением центров речи. Значение этой системы заключается в том, что она обеспечивает формирование у человека и животных ощущений и представлений, способствует предметному, конкретному мышлению (что видит, слышит, о том и думает).

У человека помимо 1-й существует ещё и 2-я сигнальная система – речь, которая возникла и развилась под влиянием трудовой деятельности и социальных факторов.

Слова, которые мы слышим и видим (те, что мы читаем), сигнализируют в кору больших полушарий о раздражителях 1-й сигнальной системы (т.е. словами можно описать цвет, звук, вкус, запах и т.д.). Речь значительно повысила способность человека отражать окружающую среду, использовать опыт поколений.

И.П. Павлов называл слово «сигналом сигналов». Мы можем в данный момент не видеть какой-то предмет, но достаточно его словесного обозначения (шприц Жане, ведро, противогаз, компьютер), чтобы мы ясно себе его представили.

Вторая сигнальная система обеспечивает абстрактное мышление в виде понятий, суждений, умозаключений (мы представляем, что озна-



чают понятия верность, честность, политика и т.д.). У животных 2-я сигнальная система отсутствует, поэтому они мыслят предметно.

Вовремя сказанное доброе слово способствует хорошему настроению, повышает работоспособность. Словом можно и тяжело ранить человека, особенно это связано с отношениями между людьми.

### 11.7. Типы высшей нервной деятельности

На основании изучения особенностей нервных процессов И.П. Павлов пришёл к выводу, что в основе индивидуально-психических различий между людьми лежат такие свойства нервной системы, как сила, уравновешенность и подвижность процессов возбуждения и торможения.

**Сила нервных процессов** – это способность коры больших полушарий сохранять адекватные реакции на сильные и сверхсильные раздражители. Один и тот же раздражитель может у одного человека вызвать положительный условный рефлекс, а для другого оказаться сверхсильным и вызвать запредельное торможение. В зависимости от силы нервных процессов различают сильные и слабые типы ВНД.

**Уравновешенность** – одинаковая выраженность по силе процессов возбуждения и торможения. Нервные процессы могут быть уравновешенными, либо один из них может преобладать над другим. Подвижность – быстрота перехода процессов возбуждения и торможения друг в друга.

Исходя из перечисленных свойств нервных процессов И.П. Павлов выделил 4 основных типа ВНД, используя для их обозначения терминологию Гиппократ (меланхолик, холерик, сангвиник и флегматик).

**1-й тип – сильный неуравновешенный (холерик).** Характеризуется сильными неуравновешенными и подвижными нервными процессами, причём возбуждение преобладает над торможением. Это очень энергичные и вспыльчивые люди, могут быть агрессивными. При предъявлении непосильно сложных задач могут быть подвержены неврозам. Речь у людей этого типа быстрая, но неровная, с колеблющимися интонациями.

**2-й тип – сильный уравновешенный подвижный (сангвиник).** Нервные процессы характеризуются большой силой, уравновешенностью и подвижностью. Возбуждение и торможение легко сменяют друг друга, не оставляя последствий. Такие люди жизнерадостны, работоспособны, любознательны. Они очень общительны, активно реагируют на новые раздражители, быстро адаптируются к обста-

новке. Речь громкая, быстрая, отчётливая, с правильными ударениями и интонациями, богатым словарным запасом, иногда сопровождается сильной жестикულიацией и мимикой.

**3-й тип – сильный уравновешенный инертный** (флегматик). Нервные процессы сильные, уравновешенные, но малоподвижные. Процессы возбуждения и торможения сменяются медленно. Представители – ровные, спокойные, настойчивые и упорные труженики. Для них характерна замедленность всех действий. Новые раздражители мало беспокоят. При трудных задачах повышают свою активность и стараются выполнить их. Речь правильная, с достаточным словарным запасом, без резко выраженных эмоций, жестикულიации и мимики.

**4-й тип – слабый тормозной тип** (меланхолик). Характеризуется сниженной возбудимостью коры и подкорки. Процессы торможения преобладают над возбуждением. Представители этого типа во всём видят и ожидают только плохое, опасное. При попадании в незнакомую обстановку «забываются в угол». Такие люди исполнительны, но быстро утомляются и впадают в тормозное состояние. Речь слабая, тихая, словарный запас небольшой. У них легко наступают расстройства нервной деятельности в форме невротических реакций.

В чистом виде указанные типы ВНД встречаются редко. Чаще всего наблюдается смешение признаков разных типов в одном индивидууме. При этом в течение жизни тип ВНД может изменяться, что позволяет активно осуществлять воспитание и тренировку характера.

Для формирования условных рефлексов, требуется достаточно высокий уровень организации центральной нервной системы. Так, для беспозвоночных характерны индивидуально приобретённые формы поведения, не отождествляемые с условно-рефлекторными.

Практически истинные условные рефлексы вырабатываются у позвоночных животных: рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Условные рефлексы высшего порядка образуются с трудом, что зависит от уровня организации живого организма. У собаки можно выработать условные рефлексы до 5-го, 6-го порядка, у обезьяны – до 10–12-го порядка, у человека в основе его абстрактного мышления лежит способность к образованию условных рефлексов 20-го и более высокого порядка.

Примером таких сложных реакций могут быть, например, работа на различных приборах, управление машинами и другие трудовые и двигательные акты, часто связанные с речью.

### **Контрольные вопросы**

1. Классификация условных и безусловных рефлексов.
2. Безусловные рефлексы – классификация и значение.
3. Условные рефлексы – классификация и значение.
4. Правила формирования условного рефлекса по И.П. Павлову.
5. Условия выработки условных рефлексов.
6. Стадии образования условных рефлексов.
7. Автоматизация условных рефлексов.
8. Механизмы замыкания временной (условной) связи.
9. Виды торможения.
10. Признаки условного торможения.
11. Возрастные особенности условных рефлексов.
12. Понятие о первой и второй сигнальных системах.
13. Типы высшей нервной деятельности.

## СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

---

**Адаптация** – ослабление ответа нейрона при постоянном раздражении.

**Адреналин** – гормон, выделяемый мозговым слоем надпочечников; медиатор некоторых нейронов.

**Аккомодации** – приспособления глаза к близкому или дальнему видению.

**Аксон** – отросток нейрона, проводящий и передающий импульс.

**Аксонный холмик** – область тела нейрона, от которого берет начало аксон; обычно является местом генерации импульсов.

**Аксоплазма** – внутриклеточная жидкая среда аксона.

**Аксональный ток** – движение плазмы аксона к синапсу и в обратном направлении.

**Атония** – нарушение тонуса, слабость мышц.

**Атаксия** – нарушение координации движений.

**Атетоз** – стереотипические движения конечностей.

**Аутоапс** – синапс, образованный коллатерально соименного с клеткой аксона.

**Афазия** – нарушение речи.

**Афферентные аксоны** – аксоны, проводящие импульсы по направлению к центральной нервной системе.

**Ацетилхолин (АХ)** – медиатор, освобождаемый из терминалей мотонейронов позвоночных, а также из преганглионарных симпатических и парасимпатических нейронов; гидролизуетея холинэстеразой.

**Биполярная клетка** – нейрон, обладающий двумя отростками, отходящими от тела клетки.

**ВНС – вегетативная нервная система** – часть нервной системы, иннервирующая внутренние органы.

**Возбуждение** – процесс, ведущий к генерации потенциала действия.

**Галлюцинация** – бред, видение, расстройство восприятия действительности.

**Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК)** – тормозной медиатор в нервно-мышечных синапсах ракообразных и в центральной нервной системе позвоночных.

**Ганглий** – периферическое скопление нервных клеток.

**Гематоэнцефалический барьер** – структура, ограничивающая доступ веществ к нейронам мозга.

**Гиперполяризация** – увеличение мембранного потенциала по сравнению с уровнем покоя; сопровождается снижением возбудимости.

**Гиперрефлексия** – повышение сегментарных рефлексов при поражении двигательных центров неокортекса.

**Гиперстезия** – высокая чувствительность к раздражителям.

**Двигательная единица** – одиночный мотонейрон вместе с мышечными волокнами, которые он иннервирует.

**Дендрит** – отросток нервной клетки, специализированный для восприятия сигналов; часто является постсинаптической областью нейрона.

**Деполаризация** – уменьшение мембранного потенциала по сравнению с уровнем покоя.

**Дивергенция** – ветвление отростков нейрона с образованием синапсов на нескольких (или многих) других нейронах.

**Интеграция** – суммирование нейроном различных возбуждающих и тормозных влияний, которые на него конвергируют; приводит к генерации выходного сигнала.

**Интрафузальное волокно** – мышечное волокно, входящее в состав веретена.

**Иррадиация** – способность нервных процессов возбуждения и торможения распространяться в центральной нервной системе от одного ее элемента к другому.

**Колонка коры** – группа корковых нейронов, обладающих одинаковыми свойствами (например, в отношении сенсорной модальности, положения или ориентации рецептивного поля и т.п.)

**Конвергенция** – объединение выхода группы пресинаптических нейронов благодаря образованию синапсов на одном и том же постсинаптическом нейроне.

**Контрлатеральный** – относящийся к противоположной стороне тела.

**Концевая пластинка** – постсинаптическая область скелетного мышечного волокна у позвоночных.

**Концентрация** – это способность процессов возбуждения и торможения возвращаться (после иррадиации) к исходному очагу.

**Липофусцин** – жиросодержащий пигмент, накапливающийся в нейронах с возрастом.

**Макросоматик** – животные с развитым обонянием.

**Медиатор** – вещество, которое освобождается из нервных терминалей.

**Меланин** – пигмент, инертное белковое тело коричневого или черного цвета.

**Миелин** – липидоподобное вещество белого цвета.

**Миелиновая оболочка** – оболочка вокруг аксона, образованная из глиальных клеток, содержащих миелин.

**Миелоархитектоника** – распределение волокон в коре головного мозга.

**Модальность** – род ощущений (например, осязание, зрение, обоняние.)

**Модуль** – структурно-функциональная единица мозга.

**Мотонейрон** (двигательный нейрон) – нервная клетка, аксон которой иннервирует мышечные волокна.

**Мышечное веретено** – рецептор скелетной мышцы.

**Начальный сегмент** – участок аксона, примыкающий к телу клетки; часто является местом генерации нервных импульсов.

**Нейроглия** – совокупность клеток-саттелитов, ассоциированных с нейронами.

**Нейропилль** – сплетение тонких аксонов и дендритов; содержит большое число синапсов.

**Нейробласт** – клетка – предшественник нейрона.

**Нейрон Беца** – гигантская пирамида 4-го поля 5-го слоя двигательной коры.

**Нейропептиды** – биологически активные вещества белковой природы, секретируемые нейронами.

**Ниссля вещество** – базофильная субстанция из белка и р-РНК.

**Нистагм** – быстрое боковое движение глаз.

**Норадреналин** – медиатор, освобождаемый из нервных терминалей.

**Ориентировочный рефлекс** – наиболее часто встречающийся фактор безусловного торможения.

**Пайперса круг** – группа нервных центров лимбической системы с замкнутой циркуляцией нервных импульсов.

**Перехваты Ранье** – небольшие участки миелинизированного волокна, лишенные миелина.

**Пикноз, рексис, лизис** – процессы гибели ядра.

**Плакоды** – часть нервной ткани мозга, выселившейся территориально за пределы черепа. Из плакод развиваются в последовательном порядке линза глаза, слуховой орган.

**Подвижность** – быстрота перехода процессов возбуждения и торможения друг в друга.

**Потенциал действия** – кратковременный регенеративный электрический потенциал, распространяющийся вдоль аксона или мышечного волокна по принципу «все или ничего».

**Потенциал покоя** – устойчивый уровень трансмембранного электрического потенциала в отсутствие возбуждения.

**Протонейрон** – первично чувствительный нейрон; клетка, спинномозгового узла.

**Рефлекс** – движение или иная периферическая реакция, вызываемая периферическим стимулом и опосредуемая через центральную нервную систему.

**Рефрактерности период** – определенный период после нервного импульса, в течение которого следующий импульс не может вызвать возбуждение.

**Рецептор** – 1) сенсорное нервное окончание; 2) молекула в составе клеточной мембраны, вступающая в соединение со специфическим веществом – медиатором.

**Реципрокная иннервация** – связи между нейронами, организованные таким образом, что те же пути, через которые осуществляется возбуждение одной группы мышц, обеспечивают торможение мотонейронов мышц-антагонистов.

**Сверхчувствительность** – повышенная чувствительность к медиаторам денервированных нейронов, желез, мышечных волокон.

**Серотонин** – медиатор в центральной нервной системе позвоночных.

**Сила нервных процессов** – это способность коры больших полушарий сохранять адекватные реакции на сильные и сверхсильные раздражители.

**Синапсы** – места функциональных контактов, образуемых нейронами.

**Синаптическая щель** – пространство между мембранами пре- и постсинаптической клетки, через которое диффундирует медиатор в химическом синапсе.

**Синаптические везикулы** – небольшие окруженные мембраной пузырьки, хранилища медиаторов.

**Стриарная кора (называется также полем 17 или зрительным полем 1)** – первичная зрительная область затылочной доли мозга, различаемая невооруженным глазом по полосам Дженари.

**Теория нейронов** – теория, объясняющая клеточное строение нервной системы.

**Торможение** – влияние одного нейрона на другой, затрудняющее генерацию импульсов.

**Уравновешенность** – одинаковая выраженность по силе процессов возбуждения и торможения.

**Фагоциты** – клетки микроглии, которые обладают способностью поглощать погибшие части нейронов.

**Холинэргические нейроны** – нейроны, освобождающие в качестве медиатора ацетилхолин.

**Хорея** – сильные неправильные движения, совершающиеся без всякого порядка и последовательности и захватывающие почти всю мускулатуру (“пляска святого Витта”).

**Центральная область сетчатки** – это область сетчатки, обладающая наилучшей дискриминацией; содержит колбочки.

**Центральная ямка** – углубление в центре сетчатки, где отсутствуют палочковые элементы; область наибольшей остроты зрения.

**Шипик** – рецепторная структура дендрита.

**Экстрафузальные мышечные волокна** – волокна, составляющие основную массу скелетной мышцы (кроме мышечных веретен).

**Электроэнцефалограмма (ЭЭГ)** – запись электрической активности мозга при помощи внешних электродов, приложенных к черепу.

**Энграмма** – след памяти о событии, явлении, предмете.

**Эпендима** – слой клеток, выстилающих мозговые желудочки и центральный канал спинного мозга.

**Эфапс** – электрический синапс.

**Эфферентные аксоны** – нервные волокна, проводящие импульсы из центральной нервной системы на периферию.

**Ядра Дейтерса, Бехтерева, Швальбе** – группы нейронов вестибулярной системы.

**Ядро Якубовича** – парасимпатическое ядро среднего мозга.



## СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

---

### Основная литература

1. Привес, М.Г. Анатомия человека: учебник / М.Г. Привес. – СПб: СПб-МАПО, 2010. – 675 с.
2. Сапин, М.Р. Анатомия человека: учебник: в 3 т. Т. 3 / М.Р. Сапин, Г.Л. Билич. – М.: ГЭОТАР, 2012. – 239 с.
3. Семенов, Э.В. Атлас анатомии человека / Э.В. Семенов. – Элиста: ЗАО «НПП» Джангар, 2009. – 322 с.

### Дополнительная литература:

1. Батуев, А.С. Высшая нервная деятельность / А.С. Батуев. – М.: Высш. шк., 1991.
2. Билич, Г.Л. Атлас анатомии человека. Т. 1 / Г.Л. Билич, В.А. Крыжановский. – М.: Медицина, 2008.
3. Блум, Ф. Мозг, разум и поведение [пер с англ.] / Ф. Блум, А. Лейзерсон, Л. Хофстедтер. – М.: Мир, 1988. – 248 с.
4. Гайворонский, И.В. Анатомия центральной нервной системы. Краткий курс: учеб. пособие / И.В. Гайворонский, Г.И. Ничипорук. – СПб: ЭЛБИ, 2014, – 112 с.
5. Дудел, Дж. Физиология человека. Т. 1 [пер с англ.] / Дж. Дудел, И. Рюэгг, Р. Шмидт, В. Яниг; под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – М.: Мир, 1985. – 272 с.
6. Спрингер, С. Левый мозг, правый мозг: асимметрия мозга / С. Спрингер, Г. Дейч. – М.: Мир, 1983.
7. Мотавкин, П.А. Введение в нейробиологию / П.А. Мотавкин. – Владивосток: Медицина ДВ, 2003.
8. Черток, В.М. Функциональная анатомия центральной нервной системы и органов чувств: учеб. пособие / В.М. Черток, Л.Н. Кацук, Т.А. Ботвич, Е.П. Каргалова. – Владивосток: Медицина ДВ, 2014. – 91 с.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

---

---

ВВЕДЕНИЕ .....	3
Глава 1. ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ .....	5
1.1. Основные анатомические термины и понятия .....	5
1.2. Типы нервных систем .....	6
1.3. Развитие нервной системы человека .....	9
Глава 2. СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ.....	11
2.1. Клеточная теория .....	11
2.2. Нервная ткань .....	13
2.3. Дегенерация и регенерация нервной ткани .....	18
2.4. Особенности строения нервных клеток .....	19
2.5. Классификация нейронов .....	21
2.6. Миелиновая оболочка нервной клетки .....	22
2.7. Синапс нервной клетки.....	24
2.8. Медиаторы .....	27
Глава 3. МОРФОЛОГИЯ СПИННОГО МОЗГА .....	31
3.1. Наружное строение спинного мозга.....	31
3.2. Внутреннее строение спинного мозга .....	32
3.3. Рефлекторная дуга.....	38
Глава 4. МОРФОЛОГИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА.....	40
4.1. Онто- и филогенез головного мозга .....	40
4.2. Строение ствола мозга.....	41
4.3. Строение конечного мозга .....	54
4.4. Обонятельный мозг.....	68
4.5. Базальные ядра .....	70
4.6. Боковые желудочки – полости головного мозга .....	72
4.7. Белое вещество полушарий .....	73
4.8. Оболочки головного мозга и их особенности .....	74
Глава 5. ИНТЕГРАТИВНЫЕ СИСТЕМЫ МОЗГА .....	77
5.1. Ретикулярная формация .....	77

5.2. Лимбическая система.....	80
Глава 6. ЧЕРЕПНО-МОЗГОВЫЕ НЕРВЫ .....	82
6.1. Особенности строения черепно-мозговых нервов .....	82
6.2. Функции черепно-мозговых нервов .....	83
Глава 7. ПРОВОДЯЩИЕ ПУТИ ГОЛОВНОГО И СПИННОГО МОЗГА .....	89
Глава 8. ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА .....	93
8.1. Соматические сплетения .....	93
8.2. Вегетативная нервная система .....	94
Глава 9. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ РАЗВИТИЯ И СТРОЕНИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ.....	98
9.1. Общие закономерности функций анализаторов.....	98
9.2. Основные общие принципы построения сенсорных систем.....	99
Глава 10. АНАЛИЗАТОРЫ.....	102
10.1. Классификация органов чувств.....	102
10.2. Зрительный анализатор .....	103
10.3. Слуховой анализатор .....	110
10.4. Анализатор гравитации и равновесия .....	112
10.5. Обонятельный анализатор.....	115
10.6. Вкусовой анализатор .....	117
10.7. Кожно-кинестетическая сенсорная система .....	119
Глава 11. РЕФЛЕТОРНАЯ ПРИРОДА ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ.....	124
11.1. Классификация условных и безусловных рефлексов .....	124
11.2. Безусловные рефлексy .....	125
11.3. Условные рефлексy .....	126
11.4. Виды торможения .....	130
11.5. Возрастные особенности условных рефлексy .....	134
11.6. Понятие о первой и второй сигнальных системах .....	136
11.7. Типы высшей нервной деятельности .....	137
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ .....	140
СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ .....	145

Учебное издание

**Ботвич** Татьяна Анатольевна

## **НЕЙРОБИОЛОГИЯ**

Учебное пособие

Редактор С.Г. Масленникова

Компьютерная верстка М.А. Портновой

Подписано в печать 12.05.15. Формат 60×84/16.  
Бумага писчая. Печать офсетная. Усл. печ. л. 9,25.  
Уч.-изд. л. 10,5. Тираж 100 экз. Заказ

---

Издательство Владивостокского государственного университета  
экономики и сервиса

690014, Владивосток, ул. Гоголя, 41

Отпечатано во множительном участке Издательства ВГУЭС  
690014, Владивосток, ул. Гоголя, 41