ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
КЫРГЫЗСКО-РОССИЙСКИЙ СЛАВЯНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени первого Президента Российской Федерации Б.Н. Ельцина

МЕДИЦИНСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
Кафедра нормальной физиологии

**К.В. Горбылёва**

# ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И АНАЛИЗАТОРОВ

**Учебное пособие**

*Посвящается 30-летию Кыргызско-Российского Славянского университета имени Б.Н. Ельцина*

Бишкек 2023

УДК 612
ББК 28.706
Г 67

**Рецензенты:**

*И.Е. Кононец*, д-р мед. наук, профессор Кыргызской государственной медицинской академии им. И.К. Ахунбаева,
*Б.А. Какеев*, д-р мед. наук, профессор КРСУ им. Б.Н. Ельцина,
*А.К. Нартаева*, канд. мед. наук, доцент Кыргызской государственной медицинской академии им. И.К. Ахунбаева

Рекомендовано к изданию Ученым советом
ГОУВПО КРСУ им. Б.Н. Ельцина

**Горбылёва, К.В.**

Г 67 ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И АНАЛИЗАТОРОВ: учебное пособие. – Бишкек: Изд-во КРСУ, 2023. – 144 с.

ISBN 978-9967-19-965-1

В учебном пособии рассмотрены современные особенности общей и частной физиологии центральной нервной системы, регуляции соматических и вегетативных функций и анализаторов. Теоретический материал разделен на темы в соответствии с учебной программой дисциплины, к каждой из них подобраны тестовые задания и перечень практических работ.

Предназначено в качестве необходимого учебного материала как для студентов специальностей «Лечебное дело», «Педиатрия», «Стоматология», так и студентов других специальностей.

УДК 612
ББК 28.706

ISBN 978-9967-19-965-1

© ГОУВПО КРСУ, 2023
© Горбылёва К.В., 2023

# СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....4

**Тема 1.** Нервная система. Рефлекс. Торможение в ЦНС .....6

**Тема 2.** Нервный центр. Принципы взаимодействия рефлексов. Физиология спинного мозга.....32

**Тема 3.** Продолговатый мозг, средний мозг, мозжечок, ретикулярная формация.....53

**Тема 4.** Промежуточный мозг, лимбическая система, базальные ганглии, кора головного мозга.....71

**Тема 5.** Рефлекторная регуляция соматических и вегетативных функций .....88

**Тема 6.** Общая физиология рецепции. Зрительный анализатор. Слуховой анализатор .....105

**Тема 7.** Соматовисцеральная рецепция. Вкусовой анализатор. Обонятельный анализатор.....128

ЛИТЕРАТУРА .....141

# ВВЕДЕНИЕ

Эволюционные процессы привели к усложнению структуры живых организмов, и возникла необходимость в специализированных регуляторных системах, одной из которых является нервная система, играющая ведущую роль в интеграции и координации функций нашего организма. Она предназначена для обеспечения его оптимального уровня жизнедеятельности, поддержания гомеостаза, взаимодействия с внешней средой и формирования интеллектуального потенциала. С помощью рецепторов происходит восприятие импульсов, поступающих из внешней и внутренней среды, и далее развиваются реакции, проявляющиеся в изменении чувствительных, двигательных, вегетативных и высших корковых функций.

Благодаря центральной нервной системе обеспечиваются восприятие, обработка, передача, хранение и воспроизведение информации, что необходимо для адекватного взаимодействия с внешней средой, организации оптимального функционирования органов, систем и организма в целом. Человек способен не только отвечать на текущие раздражители, но и давать интегральный ответ на их сложные совокупности, а также прогнозировать ситуацию и формировать целенаправленное поведение соответственно своим потребностям.

При участии вегетативной нервной системы осуществляется регуляция деятельности внутренних органов, сосудов и потовых желез, а также трофика скелетных мышц, рецепторов и самой нервной системы, и тем самым поддерживается постоянство внутренней среды при различных воздействиях. В организме вегетативные функции всегда тесно связаны с соматическими, а их деятельность регулируют высшие отделы головного мозга.

Следует отметить, что для любого организма важно получить точную информацию, и как можно быстрее, поскольку это повышает его шансы в борьбе за существование. Благодаря учению об анализаторах была заложена основа понимания ощущений, восприятий, представлений как разнообразных форм чувственного отражения объективного мира в сознании человека, что не-

обходимо для процессов приспособления, поведения, обучения, познания, психической и физической деятельности. Например, восприятие болевых воздействий имеет большое значение для организма и входит в комплекс симптомов многих заболеваний, что является важным аспектом при постановке диагноза и правильном выборе лечебных мероприятий. Физиологическое значение анализаторов заключается также в том, что они, вводя информацию о внешней и внутренней среде в мозг, способствуют формированию и развитию самой центральной нервной системы.

# Тема 1. НЕРВНАЯ СИСТЕМА. РЕФЛЕКС. ТОРМОЖЕНИЕ В ЦНС

**Цель:**

1. Уметь охарактеризовать основные свойства нервных клеток, особенности передачи возбуждения в центральных синапсах и подтвердить эти положения экспериментально.

2. Уметь описать рефлекторную дугу, ее особенности и экспериментально доказать значение ее составных элементов.

3. Уяснить значение, виды и механизмы торможения ЦНС.

**Вопросы для самоподготовки:**

1. Нервная система: функции, эволюция, классификация.
2. Клетки нервной системы, нейроны и нейроглия: классификация, строение, функции, свойства.
3. Синапсы ЦНС: виды и свойства.
4. Рефлекс, определение, классификация, биологическая роль.
5. Рефлекторная дуга: строение, локализация и функции составных частей, рецептивное поле.
6. Время рефлекса, факторы, его определяющие.
7. Торможение. История открытия. Функции процесса торможения.
8. Общие и отличительные черты процессов возбуждения и торможения.
9. Классификация центрального торможения: пресинаптическое и постсинаптическое торможение.
10. Торможение в нейронных цепях.

**Домашнее задание:**

1. Нарисовать схему строения нейрона.
2. Нарисовать схему моно- и полисинаптической рефлекторной дуги с обратными связями.
3. Нарисовать схемы пре- и постсинаптического торможения.

**Практическая часть:**

1. Рецептивное поле спинномозгового рефлекса.
2. Определение времени спинномозгового рефлекса у лягушки.
3. Анализ рефлекторной дуги.

4. Торможение спинномозговых рефлексов (опыт И.М. Сеченова).
5. Торможение в спинном мозгу при сильном раздражении.
6. Сопряженное торможение.

## ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

*Нервная система* – сложная, специализированная морфофункциональная система, обеспечивающая саморегуляцию организма.

### Функции нервной системы

1. Объединяет организм в единое целое.
2. Осуществляет связь организма с внешней средой.
3. Управляет опорно-двигательным аппаратом.
4. Отвечает за поведенческие реакции и психические функции: целенаправленную деятельность, память, речь, мышление, сознание, эмоции, мотивации.
5. Регулирует обмен веществ, рост, развитие, размножение.

Эволюция нервной системы связана с появлением многоклеточных организмов; выходом животных на сушу и усложнением движений; необходимостью обработки большого объёма информации.

### Этапы эволюции нервной системы

1. *Сетчатая* – у кишечнополостных. Нейроны разбросаны по телу, имеют много отростков. Возбуждение одного нейрона вызывает возбуждение остальных. У человека на нее похожа ретикулярная формация ствола головного мозга.

2. *Ганглионарная* – у червей. Нейроны объединяются в ганглии. Каждый ганглий иннервирует свою часть тела – метамерия. Головной ганглий увеличен в размерах. У человека ее напоминают чувствительные спинномозговые ганглии и симпатические ганглии, расположенные около позвоночника.

3. *Трубчатая* – у человека и хордовых. Нейронов очень много. Они образуют трубку, в центре – спинномозговой канал, заполненный жидкостью. Передний конец трубки увеличивается, образуя головной мозг.

## Закономерности эволюции

1. Энцефализация – подчинение спинного мозга головному.

2. Кортиколизация – подчинение всех отделов центральной нервной системы коре головного мозга.

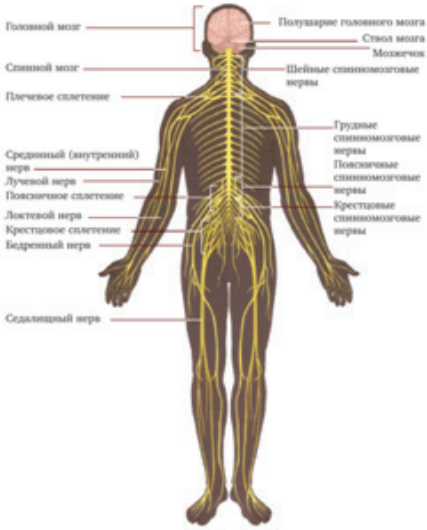



Рисунок 1 – Центральная и периферическая нервная система

## Классификация нервной системы

*1. По локализации:*

- центральная нервная система – структуры, расположенные внутри черепа и позвоночника: головной и спинной мозг (рисунок 1);
- периферическая нервная система – нервные структуры, расположенные за пределами головного и спинного мозга: нервы, ганглии, сплетения (см. рисунок 1).

*2. По функциям:*

- соматическая – иннервирует скелетные мышцы;
- вегетативная – иннервирует внутренние органы, сосуды, отвечает за вегетативные функции (обмен веществ, дыхание, кровообращение, выделение и др.).

Нервная система состоит из нейронов и нейроглии (рисунок 2). *Нейроны* – это специализированные клетки, способные принимать, обрабатывать, кодировать, передавать и хранить информацию, организовывать реакцию на раздражения, устанавливать контакты с другими нейронами и клетками. Нейроны обычно окружены глиальными клетками, которые не участвуют напрямую в передаче нервных импульсов, однако они выполняют защитную, опорную, изолирующую функции, регулируют состав интерстициальной жидкости мозга.

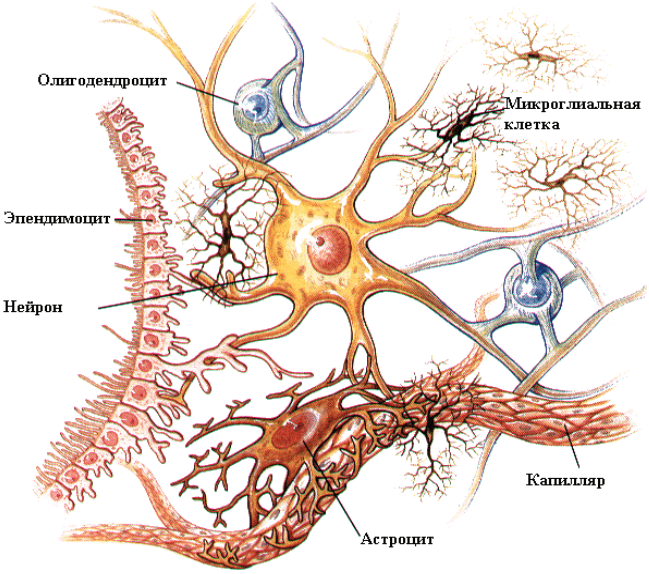



Рисунок 2 – Нейрон и клетки нейроглии

## Классификация нейронов

1. Морфологическая (рисунок 3):

- мультиполярные – один аксон, много дендритов;
- биполярные – один выполняет функцию дендрита, другой – аксона (афферентные нейроны);
- псевдоуниполярные – один отросток, который делится на два (афферентные нейроны);
- униполярные – один аксон, встречаются в эмбриогенезе.

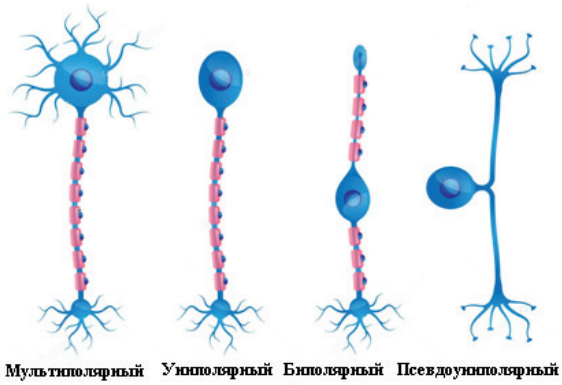



Рисунок 3 – Типы нейронов

2. Функциональная:

- афферентные – чувствительные, с помощью рецепторов воспринимают информацию и передают в центральную нервную систему;
- эфферентные – двигательные (мотонейроны), передают информацию из ЦНС к рабочему органу;
- ассоциативные – вставочные (интернейроны), связывают нейроны между собой;
- специфические:

1) нейросекреторные – в гипоталамусе, вырабатывают нейрогормоны; 2) нейрорецептивные – в гипоталамусе, продолговатом мозге, воспринимают раздражители из внутренней среды.

Имеются фоноактивные и молчащие нейроны, возбуждающиеся только в ответ на раздражение. Фоноактивные (способные к автоматизму) играют важную роль в постоянной активности центральной нервной системы, особенно ретикулярной формации и коры.

**Функции составных частей нейрона**

Функции составных частей нейрона представлены на рисунке 4.

1. Дендриты воспринимают сигналы и передают их соме.

2. Функции сомы: рецепторная; интегративная (объединяет, обобщает сигналы, формирует ответ); трофическая (по отношению к отросткам и иннервируемым клеткам); синтез БАВ и медиаторов.

3. Аксонный холмик – место формирования ПД нейрона.

4. Аксон – эффекторная функция: передача ПД клеткам; транспорт биоактивных и других веществ, а также органоидов к иннервируемой ткани.

Рисунок 4 – Структура нейрона

## Свойства нейрона

1. Возбудимость в различных отделах разная. Самая высокая – у аксонного холмика, у сомы – ниже, а у дендритов – еще ниже.
2. ПД нейрона: имеет 1–2 перегиба – это Е кр. 1, 2 (рисунок 5): самый низкий Е кр. 1 – у аксонного

холмика, Е кр. 2 – для сомы и дендритов; затянуты следовые потенциалы. В возникновении ПД участвуют $Na^{+}$, $Ca^{2+}$.

3. Обмен веществ высокий, аэробный.
4. Высокая чувствительность к гипоксии и гипогликемии.
5. Основной субстрат для питания – глюкоза.
6. Высокая утомляемость.
7. Приспособляемость – чем больше работает нейрон, тем выше его возбудимость, больше синтезируется БАВ в соме и больше функционирующих синапсов у отростков.

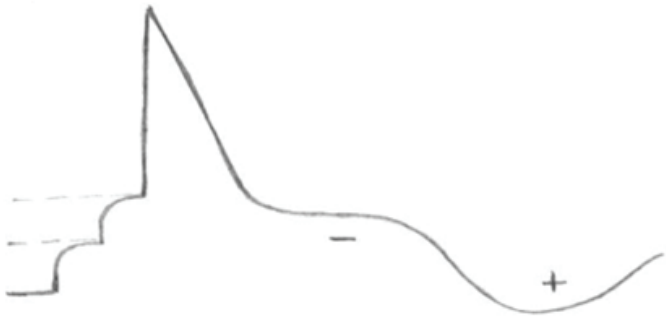



Рисунок 5 – Потенциал действия нейрона

*Нейроглия* гораздо многочисленней, чем нейроны, окружает их тела и отростки. Клетки нейроглии, в отличие от нейронов, могут делиться. Виды: макроглия (астроциты, олигодендроциты, эпендимоциты) и микроглия (специализированные макрофаги НС).

**Функции нейроглии**

1. Образование миелиновой оболочки для аксонов: олигодендроциты формируют ее в центральной нервной системе, а шванновские клетки – в периферической. Оболочки закручиваются вокруг аксона, изолируя его и ускоряя проведение сигнала. Отростки одной глиальной клетки закручиваются вокруг аксонов разных нейронов, что может способствовать интеграции работы сразу нескольких клеток. У новорожденных афферентные волокна покрыты миелином, в то время как эфферентные – нет, что

не дает полноценно функционировать аксонам. Олигодендроциты в последующем приводят к тому, что аксоны нисходящих путей тоже покрываются миелином.

2. Астро- и микроглия очищают мозг от погибших нейронов и ненужного материала. Клетки микроглии являются блуждающими, они способны к фагоцитозу и выполняют защитную функцию.

3. Астроглия выполняет опорную функцию, заполняя промежутки между нейронами, изолирует нервное волокно и обеспечивает его восстановление при повреждении, также участвует в метаболизме нейронов, регулируя кровоток и обеспечивая глюкозой и кислородом, в первую очередь, более активные участки.

4. Астроглия образует гематоэнцефалический барьер между нейроном и кровеносным сосудом, и все вещества из крови могут попасть в нейрон только через глиальную клетку. Он пропускает только мелкие молекулы (например, ионы, глюкозу, незаменимые аминокислоты, жирные кислоты), а крупные молекулы (токсины, вирусы, микробы) не могут проникнуть в нейрон, что приводит к значительному повышению устойчивости мозга к вирусным инфекциям. Существует только одна область мозга, где ввиду функциональной необходимости гематоэнцефалический барьер нарушается – это гипоталамус. В нем находятся клетки, секретирующие либерины и статины, управляющие выделением гормонов из гипофиза. Сосуды непосредственно подходят к секретирующим нейронам, выделяющим свои биологически активные вещества прямо в кровь. Гипоталамус можно назвать «ахиллесовой пятой» мозга, поскольку только здесь возможно проникновение инфекций в нервную систему человека.

5. Образование спинномозговой жидкости.

6. Трофика нейронов.

7. Участие в механизмах памяти.

## Центральные синапсы

Центральные синапсы – это синапсы, которые осуществляют контакт между нейронами в центральной нервной системе. Сома

и дендриты каждого нейрона покрыты синаптическими бутонами – нервными окончаниями других нервных клеток.

**Виды центральных синапсов**

1. Аксосоматические.
2. Аксодендритические.
3. Дендро-дендритические.
4. Дендро-соматические.
5. Аксо-аксональные.

Виды центральных синапсов представлены на рисунке 6.

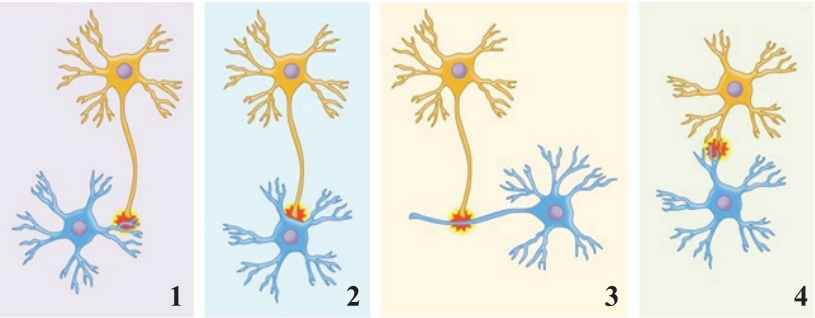



Рисунок 6 – Виды центральных синапсов: 1) аксодендритический; 2) аксосоматический; 3) аксо-аксональный; 4) дендро-дендритический

По эффекту *центральные синапсы* делятся на возбуждающие и тормозные, а по механизму – в основном химические. В качестве медиаторов в ЦНС используется более 50 химических веществ. Большинство из них – аминокислоты и их производные – амины. Широко распространенный медиатор в центральных синапсах – ацетилхолин. В качестве нейромедиаторов могут выступать нейропептиды и образующиеся в нейронах пурины.

**Группы нейромедиаторов**

1. *Аминокислоты*: нейтральные (глутамат и аспартат) и кислые (глицин, ГАМК).
2. *Амины*: моноамины (ацетилхолин, серотонин, гистамин) и катехоловые амины (адреналин, норадреналин, дофамин).

3. *Нейропептиды*: эндорфины, энкефалины, вещество Р и др.
4. *Пурины*: АТФ и аденозин.

Один и тот же медиатор, в зависимости от того, с каким рецептором он взаимодействует, оказывает либо возбуждающее, либо тормозное действие.

**Свойства центральных синапсов**

1. Синаптическая задержка.
2. Одностороннее проведение возбуждения.
3. Низкая лабильность.
4. Отсутствие рефрактерности.
5. Способность к суммации.
6. Неподчинение закону «Все или Ничего».
7. Высокие обмен веществ и утомляемость.
8. Специфичность – избирательная чувствительность к БАВ и фармакологическим веществам.
9. Облегчение. При ритмической импульсации каждое последующее возбуждение проводится легче предыдущего. В основе – длительное сохранение следов от возбуждения: в пресинаптической области накопление Ca2+, ускорение и увеличение выхода медиатора в щель; на постсинаптической мембране – выраженная следовая деполяризация и способность ПСП к суммации; в соме – затянутая следовая деполяризация.
10. Пластичность – изменения в структуре и свойствах синапсов при регулярной их активации.

*Рефлекс* – основная форма деятельности ЦНС, представляющая ответную реакцию организма на внешние и внутренние раздражители с участием ЦНС. Биологическое значение рефлекса – приспособительное, быстро и надежно приспосабливает организм к изменениям внешней и внутренней среды.

**Классификация рефлексов**

*1. По механизму образования:*

- безусловные – врожденные, постоянные (жевание, глотание),

- условные – индивидуальные, изменчивые (выделение слюны на вид пищи).

*2. По биологическому значению:* пищевые, половые, оборонительные, статокинетические, ориентировочные, поддерживающие гомеостаз, игровые, исследовательские.

*3. По сложности рефлекторной дуги:* простые – моносинаптические; сложные – полисинаптические, с обратными связями, с гуморальным компонентом.

*4. По локализации рецепторо*в:

- экстерорецептивные – возникают в ответ на раздражение рецепторов внешней среды (на зрительные, слуховые, вкусовые и другие стимулы);
- интерорецептивные – рефлексы с интерорецепторов, чаще выражаются в изменении функционирования органа (например, активация сосудистых рефлексогенных зон);
- проприорецептивные – рефлексы с рецепторов, расположенных в структурах опорно-двигательной системы (суставные, сухожильные, мышечные).

*5. По уровню замыкания рефлекторной дуги:*

- Спинальные – замыкаются на уровне спинного мозга.
- Бульбарные – на уровне продолговатого.
- Мезэнцефальные – на уровне среднего.
- Кортикальные – на уровне коры.

*6. Функционально:*

- соматические;
- вегетативные.

**Морфологическая основа рефлекса – рефлекторная дуга**, **представляющая** путь, по которому импульсы идут от рецептора к рабочему органу, состоит из пяти компонентов.

1. Рецептор – воспринимает раздражитель и кодирует его энергию в нервные импульсы. Совокупность рецепторов, раздражение которых вызывает определенный рефлекс, называется рецептивным полем или его рефлексогенной зоной (например, для рефлекса слюноотделения – слизистая рта).

2. Афферентная часть – проводит импульсы от рецепторов в нервный центр.

3. Нервный центр – совокупность нейронов, расположенных в ЦНС и обеспечивающих рефлекс.

4. Эфферентная часть – проводит импульсы от нервного центра к рабочему органу по аксону эфферентного нейрона.

5. Эффектор – рабочий орган (мышца или железа).

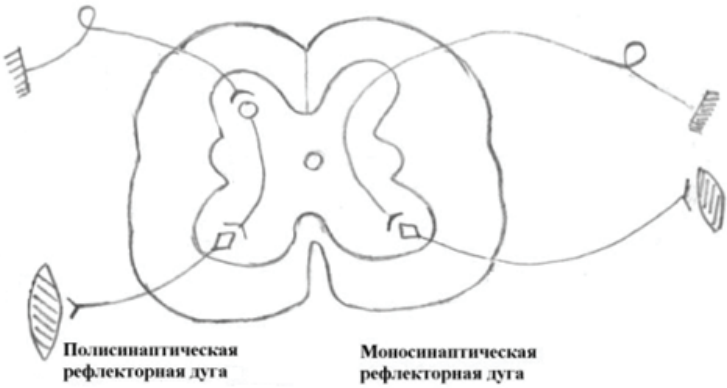



Рисунок 7 – Строение моно- и полисинаптической рефлекторных дуг

Рефлекторные дуги могут быть:

- простые (моносинаптические – один синапс в нервном центре) – состоят из двух нейронов: афферентного и эфферентного (рисунок 7), например дуга коленного разгибательного рефлекса.
- сложные (полисинаптические – два или более синапсов в ЦНС) – состоят из афферентного, эфферентного и вставочного нейронов (одного или нескольких).

Усложняется рефлекторная дуга за счет:

1) увеличения числа вставочных нейронов – полисинаптическая дуга;

2) обратных связей;

3) включения гуморального звена в рефлекторную дугу.

*Обратная связь* – афферентный поток нервных импульсов от рабочего органа в нервный центр.

Виды обратных связей:

а) рефлекторные – начинаются с проприорецепторов рабочего органа, информируют нервный центр о состоянии органа;

б) центральные – нейронные кольца или «ловушки» в ЦНС, по которым циркулирует возбуждение.

Обратные связи могут быть положительные – усиливают рефлекс, отрицательные – тормозят его.

*Время рефлекса* – это время от момента нанесения раздражителя на рецептор до появления ответной реакции на эффекторе. Оно складывается из:

1) времени возбуждения рецептора (короткое);

2) времени проведения возбуждения по афферентной части (очень короткое);

3) центральной задержки (истинное время рефлекса) – время на прохождение возбуждения через нервный центр (самое продолжительное из-за синаптической задержки);

4) времени проведения по эфферентной части (очень короткое);

5) времени возбуждения рабочего органа (латентный период, короткое).

Время рефлекса зависит от:

- числа вставочных нейронов в центре (чем их больше, тем время продолжительнее);
- силы раздражителя (чем сильнее раздражитель, тем короче);
- возбудимости ЦНС (чем выше возбудимость, тем короче);
- степени проявления торможения в ЦНС (чем больше выражено торможение, тем продолжительнее).

Важнейшим условием координированной деятельности спинного и головного мозга являются не только наличие процесса возбуждения, но и его взаимодействие с процессом торможения. *Торможение* – активный процесс, направленный на прекращение распространения возбуждения, который приводит к прекращению, ослаблению рефлекторной реакции либо препятствует ее возникновению. Внешним проявлением формирования торможения в центральной нервной системе

является угнетение текущей деятельности организма (рефлекторных реакций, двигательной активности, поведения).

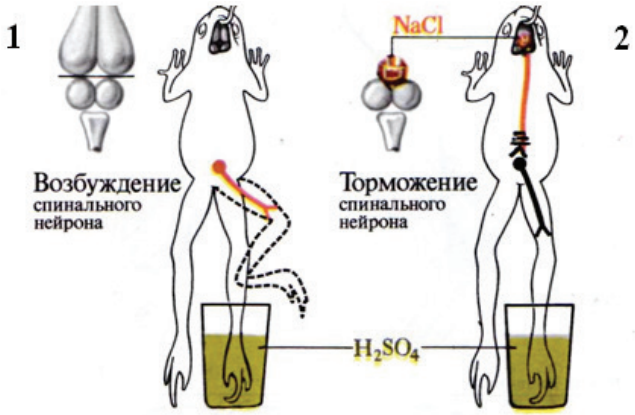



Рисунок 8 – Опыт И.М. Сеченова:
1 – определение времени рефлекса у бесполушарной лягушки;
2 – увеличение времени рефлекса после наложения кристаллика NaCl на область зрительных долей

Впервые явление торможения обнаружили братья Вебер: при раздражении блуждающих нервов они наблюдали замедление деятельности сердца. Экспериментально наличие тормозного процесса в центральной нервной системе продемонстрировал в 1862 г. И.М. Сеченов (рисунок 8). Он наблюдал, что сгибательный рефлекс задней лапки у лягушки, вызываемый раздражением кожи, тормозится при воздействии кристаллика поваренной соли на зрительный бугор (таламус). Внешне это выражалось в увеличении времени рефлекса или его полном прекращении. Торможение рефлексов может возникнуть и без участия таламуса, например у спинальной лягушки при одновременном сильном раздражении рецептивных полей двух рефлексов. Так, немецкий физиолог Ф. Гольц показал, что у лягушки рефлекс отдергивания лапки в ответ на погружение ее в слабый раствор кислоты

может быть заторможен, если одновременно производить сильное механическое раздражение второй лапки (например, сжимать ее пинцетом). Одним из механизмов наблюдаемой тормозной реакции является развитие реципрокного торможения в спинномозговых центрах мышц антагонистов правой и левой лапок. Кроме того, Гольц установил, что квакательный рефлекс лягушки, вызываемый надавливанием на боковые поверхности туловища, тормозится раздражением лапок. Эти данные в совокупности с результатами И.М. Сеченова легли в основу представлений о торможении как общем свойстве всех отделов центральной нервной системы.

**Функции торможения**

1. Охранительная – предохраняет нервные центры от перевозбуждения, перегрузок и переутомления.

2. Координационная (согласующая) – ограничивает распространение возбуждения и концентрирует его.

Общие черты возбуждения и торможения:

- оба активные и возникают в ответ на раздражение.

В отличие от возбуждения торможение:

- не сопровождается ответной реакцией;
- имеет более длительный латентный период;
- требует наличия специфических тормозных нейронов (клетки Дейла, Рэншоу и др.);
- может развиваться только в форме локального (местного) процесса;
- не распространяется по ЦНС;
- более молодое в онто- и филогенезе (у новорожденных слабо развито);
- более ранимое при повреждениях;
- осуществляется с меньшей затратой энергии, способствует ее восстановлению.

**Виды центрального торможения**

1. Пресинаптическое (рисунок 9), возникает на входе в ЦНС. Аксон афферентного нейрона образует коллатераль и возбуждает тормозную клетку Дейла. Ее аксон образует

тормозной аксо-аксональный синапс на афферентной ветви аксона в пресинаптической области. Выделяется тормозной медиатор – ГАМК, он вызывает снижение возбудимости за счет стойкой деполяризации. Нарушается проведение возбуждения через этот участок, и рефлекс прекращается. **Роль:** защищает нервный центр от избыточной афферентной импульсации.

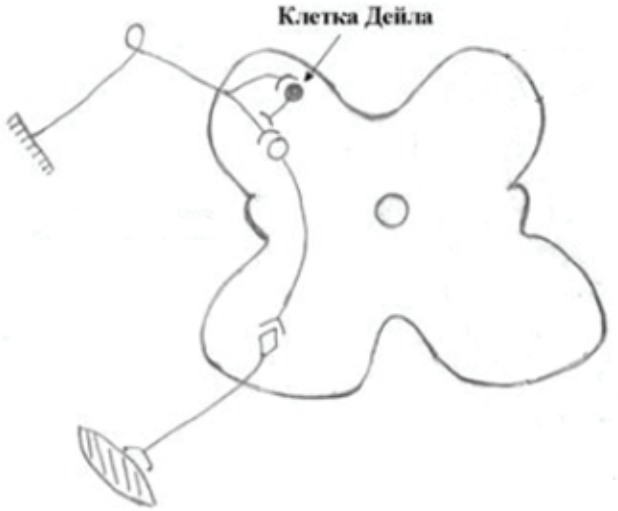



Рисунок 9 – Пресинаптическое торможение

2. Постсинаптическое торможение (рисунок 10): возникает на выходе из ЦНС при участии клетки Рэншоу, имеется два вида:

- *Прямое:* аксон вставочного нейрона через коллатераль возбуждает клетку Рэншоу. Она образует тормозной аксосоматический синапс на эфферентном мотонейроне. Выделяется медиатор глицин, вызывающий гиперполяризацию постсинаптической мембраны, ТПСП. Снижается возбудимость мотонейрона, и рефлекс прекращается.
- *Возвратное:* аксон мотонейрона у выхода из ЦНС образует коллатераль и возбуждает клетку Рэншоу, которая тормозит этот же мотонейрон.

- *Роль:* быстро переключает мотонейроны с одного вида деятельности на другой.

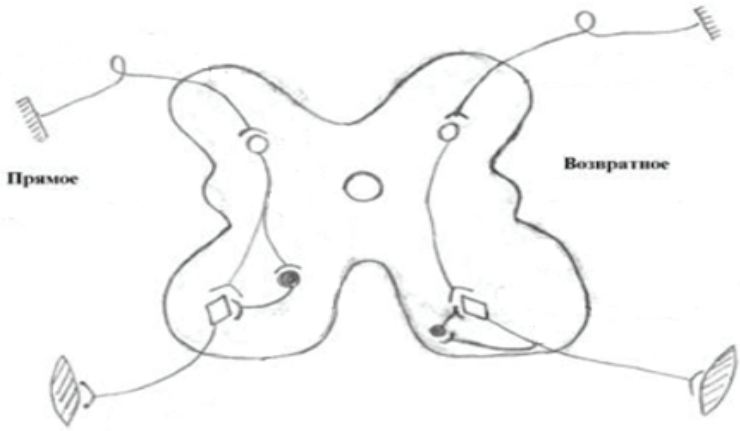



Рисунок 10 – Виды постсинаптического торможения

**Торможение в нейронных цепях**

1. *Возвратное* – возникает вторично после возбуждения (разновидность постсинаптического).

2. *Реципрокное* – возникающее без предварительного возбуждения (параллельное).

**Между нейронами и центрами в ЦНС два вида функциональных связей:**

1. *Прямая* – между центрами-синергистами, которые возбуждаются одновременно (дыхательный центр продолговатого мозга посылает импульсы к мотонейронам спинного, иннервирующим дыхательные мышцы).

2. *Реципрокная* – между центрами-антагонистами. Если один возбуждается, то другой тормозится (сгибатели и разгибатели одной конечности, центры вдоха и выдоха и др.)

## ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### Перечень работ

1. Рецептивное поле спинномозгового рефлекса.
2. Определение времени спинномозгового рефлекса у лягушки.
3. Анализ рефлекторной дуги.
4. Торможение спинномозговых рефлексов (опыт И.М. Сеченова).
5. Торможение в спинном мозгу при сильном раздражении.
6. Сопряженное торможение.

### Работа 1. Рецептивное поле спинномозгового рефлекса

*Цель работы:* знакомство с локализацией рефлексогенных зон некоторых спинальных рефлексов.

*Для работы необходимо:* штатив с миодержателем, набор препаровальных инструментов, кусочки фильтровальной бумаги, 0,05 % раствор серной кислоты, секундомер, салфетки, лягушки.

*Ход работы.* Удаляют у лягушки головной мозг и получают препарат спинальной лягушки. Подвешивают лягушку за нижнюю челюсть к миодержателю, закрепленному в штативе и выжидают 2–3 мин (должны исчезнуть явления спинального шока). Кусочки фильтровальной бумаги (4–6 мм) смачивают в 0,05 % растворе серной кислоты и пинцетом накладывают на наружную поверхность кожи голени лапки. Наблюдают сгибательную реакцию соответствующей конечности. Смывают кислоту, погружая лапку в стакан с водой. Аналогично раздражают следующие области тела лягушки: боковую поверхность брюшка, наружную поверхность бедра, передней лапки. При этом каждый раз отмечают характер реакции, вызываемой раздражением данного рецептивного поля. Интервалы между раздражениями должны быть не меньше 2–3 мин, после каждого раздражения лягушку погружают в стакан с водой и смывают остатки кислоты.

*Рекомендации к оформлению работы:* зарисуйте схему рецептивных полей наблюдавшихся вами защитных рефлексов.

*Выводы.*

## Работа 2. Определение времени спинномозгового рефлекса у лягушки

*Цель работы:* определить отрезок времени, необходимый для возникновения сгибательного рефлекса у спинальной лягушки (по способу Тюрка).

*Для работы необходимо*: штатив с миодержателем, секундомер, набор препаровальных инструментов, салфетки, 0,01 %; 0,03 %; 0,05 % растворы серной кислоты, стаканчики для воды и кислоты, лягушка.

*Ход работы:* Спинальную лягушку закрепляют в штатив (работа 1). Заднюю лапку препарата до уровня голеностопного сустава погружают в стакан с 0,01 % раствором серной кислоты. Затем смывают препарат водой. Повторяют этот опыт 2–3 раза с интервалами 2–3 мин и вычисляют среднее время рефлекса для данной силы раздражения. Затем проделывают то же с 0,03 % и 0,05 % растворами кислоты, каждый раз обмывая лапку водой.

*Рекомендации к оформлению работы:* 1) зарисуйте схему опыта; 2) запишите время рефлекса для каждой силы раздражителя.

*Выводы.*

## Работа 3. Анализ рефлекторной дуги

*Цель работы:* путем последовательного выключения отдельных частей рефлекторной дуги произвести анализ их функционального значения и убедиться в необходимости целостности дуги для осуществления рефлекса.

*Для работы необходимо*: набор препаровальных инструментов, штатив с миодержателем, стаканчики для воды и кислоты, вата, новокаин (2 %), 0,05 % раствор серной кислоты, салфетки, фильтровальная бумага, лягушка.

*Ход работы:* Спинальную лягушку укрепить за нижнюю челюсть в штативе. После исчезновения явлений спинального шока погрузить кончик задней лапки в 0,05 % раствор серной кислоты и убедиться в наличии защитного рефлекса. Осторожно смыть кожу водой. Анализ рефлекторной дуги начинать с выключения рецепторов, для этого сделать круговой разрез

кожи ниже коленного сустава и снять кожу как чулок. Лоскуты кожи с кончиков пальцев убрать вместе с пальцами. Погрузить лапку в раствор серной кислоты, убедиться в отсутствии рефлекса на поврежденной лапке и сохранении – на целой. Затем на другой, интактной, лапке произвести разрез кожи вдоль задней поверхности бедра, раздвинуть мышцы, выделить седалищный нерв, обернуть его небольшим ватным тампоном, смоченным новокаином. Через 1–2 мин от наложения тампона с новокаином лапку погрузить в раствор серной кислоты, убедиться в том, что рефлекса нет. При нанесении бумажки с кислотой на брюшко или спинку отметить возникновение общей двигательной реакции животного, в которой участвует и лапка с анестезированным нервом. Через 4–5 мин от момента действия новокаина на седалищный нерв повторить раздражение спинки или брюшка лягушки. Отметить, что лапка с анестезированным нервом не участвует в общей двигательной реакции на раздражение. Разрушить спинной мозг путем введения иглы в спинномозговой канал. Отметить отсутствие рефлексов при нанесении раздражения на любую область кожи.

*Рекомендации к оформлению работы и выводы:*

1. Зарисовать схему рефлекторной дуги, указать те ее элементы, функция которых исключается в ходе эксперимента.
2. Сделать выводы о значении различных отделов рефлекторной дуги в проявлении рефлекса, а также объяснить, какие волокна в нервном стволе выключаются в первую очередь при действии новокаина.

## Работа 4. Торможение спинномозговых рефлексов (опыт И.М. Сеченова)

*Цель работы:* убедиться в существовании нисходящих тормозных влияний на спинномозговые рефлексы.

Для работы необходимо: лягушка, препаровальный набор (с глазными ножницами, скальпелем), штатив, растворы серной кислоты (0,01–0,05 %), два стаканчика, кристаллы NaCl, вата, раствор Рингера для лягушек.

*Ход работы.* Для проведения эксперимента у лягушки удаляют головной мозг кпереди от зрительных бугров. На голове лягушки между глазами иссекают кожный лоскут и обнажают кости черепа. Скальпелем по срединному шву осторожно скалывают часть кости. В отверстие вводят браншу маленьких ножниц и, стараясь не повредить мозг, расширяют костную рану, больше кпереди. Останавливают кровотечение ватными тампонами (избегать перерезки крупных сосудов). Поперечным разрезом отсекают и удаляют все отделы мозга кпереди от зрительных бугров. Лягушку за нижнюю челюсть подвешивают к штативу. И через 10–15 мин 2–3 раза определяют время рефлекса (устанавливается постоянный уровень). Тщательно осушив поверхность разреза ватными тампонами, на срез мозга кладут кристаллики соли и вновь 2–3 раза определяют время рефлекса. Обратить внимание на увеличение продолжительности времени рефлекса. После этого убрать кристалл, отмыть поверхность мозга раствором Рингера и повторить определение времени рефлекса. Примечание: при затекании раствора соли с места разреза в нижележащие отделы наблюдаются судороги: возбуждение экстензоров и торможение флексоров. При Сеченовском торможении угнетаются одновременно и флексоры, и экстензоры.

*Выводы.*

## Работа 5. Торможение в спинном мозгу при сильном раздражении

*Цель работы:* наблюдать возникновение торможения рефлекторной деятельности спинальной лягушки при действии сильных раздражителей.

*Необходимо для работы:* лягушка, препаровальный набор, 0,03 % раствор серной кислоты, два стаканчика, штатив с миодержателем.

*Ход работы:* Спинальную лягушку подвешивают к штативу и 1–2 раза определяют время рефлекса. Затем другую лапку сильно пережимают пинцетом или зажимом и вновь 2–3 раза определяют время рефлекса.

*Выводы.*

## Работа 6. Сопряженное торможение

*Цель работы:* показать сопряженное торможение во время шагательного рефлекса у лягушки.

*Необходимо для работы:* лягушка, препаровальный набор, штатив с миодержателем.

*Ход работы.* 1. Спинальную лягушку подвешивают к штативу, слабым сдавливанием пальцев задней лапки добиваются появления сгибательного рефлекса. Обратить при этом внимание на другую заднюю лапку – она будет находиться в состоянии разгибания, т.е. раздражение одного рецептивного поля вызывает одновременно возбуждение сгибателей одной конечности и разгибателей другой. Раздражение другой лапки вызывает противоположную реакцию. Возможно появление шагательного рефлекса: смена положений лапок при однократном раздражении одной из них. Рекомендации. Нарисовать схему возникновения процессов возбуждения и торможения в ЦНС.

2. Лягушку предварительно охлаждают в течение двух суток. У спинального препарата этой сильно охлажденной лягушки очень выражен сгибательный рефлекс: при легком сдавливании пальцев задней конечности наступает ее сгибание, которое удерживается несколько секунд. Если в этот момент аналогичное раздражение нанести на пальцы противоположной задней конечности, то согнутая конечность расслабится – новый сгибательный рефлекс затормозит предыдущий.

*Выводы.*

## ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

**1. Периферическая нервная система – это:**

а) нервные волокна, ганглии, сплетения;

б) спинной мозг;

в) ствол мозга;

г) промежуточный мозг.

**2. Энцефализация – это:**

а) влияние спинного мозга на головной мозг;

б) подчинение спинного мозга головному мозгу;

в) зависимость периферической нервной системы от спинного мозга;

г) подчинение вегетативной нервной системы коре большого мозга.

**3. Человек в течение суток не принимал пищу. У него появилась слабость и головокружение. Укажите причину:**

а) нарушение кровообращения головного мозга;

б) пониженная чувствительность нейронов к гипогликемии;

в) повышенная чувствительность нейронов к гипоксии;

г) повышенная чувствительность нейронов к гипогликемии.

**4. В нервной системе человека чаще встречаются нейроны:**

а) биполярные;

б) псевдоуниполярные;

в) мультиполярные;

г) униполярные.

**5. Медиаторы, обладающие только тормозным эффектом:**

а) ГАМК, глицин;

б) ацетилхолин;

в) серотонин;

г) норадреналин.

**6. Укажите на свойства синапсов ЦНС:**

а) высокая лабильность;

б) пластичность;

в) низкая утомляемость;

г) низкий уровень обменных процессов.

**7. В синапсах ЦНС наблюдают:**

а) явление облегчения;

б) подчинение закону силы (все или ничего);

в) фазы рефрактерности;

г) отсутствие утомления.

**8. Аксосоматический синапс – это передача возбуждения между:**

а) сомой и дендритами нейрона;

б) двумя аксонами разных нейронов;

в) аксоном и сомой нейрона;

г) двумя дендритами разных нейронов.

**9. Для функционирования рефлекторной дуги необходимо наличие:**

а) только чувствительных рецепторов;

б) только афферентных и эфферентных нервных волокон;

в) только нервных центров;

г) всех компонентов.

**10. Время рефлекса – это время:**

а) от начала действия раздражителя на мышцу до ее сокращения;

б) минимальное, в течение которого раздражитель данной силы вызывает ответную реакцию;

в) необходимое для возбуждения одного нейрона;

г) от начала раздражения рецептора до появления ответной реакции эффектора.

**11. Чувствительный нейрон располагается в:**

а) передних рогах спинного мозга;

б) белом веществе спинного мозга;

в) спинномозговых ганглиях;

г) задних рогах спинного мозга.

**12. Большая часть времени рефлекса затрачивается на:**

а) возбуждение рецепторов;

б) проведение возбуждения по волокнам;

в) проведение возбуждения по ЦНС;

г) латентный период эффектора.

**13. Афферентный (чувствительный) нейрон получает информацию от:**

а) рецептора;

б) волокон скелетной мышцы;

в) вставочного нейрона;

г) мотонейрона.

**14. Удлинение времени рефлекса может быть обусловлено:**

а) увеличением скорости проведения возбуждения по афферентному нейрону;

б) увеличением количества синапсов в нервном центре;

в) большой скоростью проведения возбуждения по эфферентному нейрону;

г) повышением возбудимости эффектора.

**15. Для количественной оценки рефлекторной реакции в целом определяют:**

а) чувствительность рецепторов;

б) лабильность нервных волокон;

в) возбудимость нервных центров;

г) время рефлекса.

**16. К вегетативным рефлексам относится:**

а) коленный;

б) брюшной;

в) ахиллов;

г) дефекации.

**17. Укажите особенность возвратного постсинаптического торможения:**

а) понижает возбудимость мотонейрона;

б) понижает возбудимость чувствительного нейрона;

в) развивается в аксо-аксональном синапсе;

г) участвует клетка Дейла.

**18. К функциям центрального торможения относится:**

а) координация процессов в ЦНС;

б) развитие утомления;

в) широкое распространение возбуждения в нервных центрах;

г) проведение возбуждения по рефлекторной дуге.

**19. Основной функцией постсинаптического торможения является:**

а) повышение возбудимости нейрона;

б) развитие утомления в ЦНС;

в) защита нервных центров от избытка афферентной импульсации;

г) снижение возбудимости мотонейрона.

**20. Укажите основной признак торможения в ЦНС:**

а) удлинение времени или отсутствие ответной реакции;

б) усиление ответной реакции;

в) распространение ответной реакции;

г) цепной характер ответной реакции.

**21. Возвратное торможение характеризуется:**

а) снижением возбудимости предыдущего нейрона;
б) снижением возбудимости последующего нейрона;
в) повышением возбудимости предыдущего нейрона;
г) распространением возбуждения по ЦНС.

**22. Человек стоя поднимает правую ногу, при этом сокращаются мышцы:**

а) сгибатели правой ноги и разгибатели левой ноги;
б) сгибатели правой ноги и сгибатели левой ноги;
в) разгибатели правой ноги и разгибатели левой ноги;
г) разгибатели правой ноги и сгибатели левой ноги.

**23. Морфологической основой торможения являются:**

а) афферентные нейроны;
б) мотонейроны;
в) вставочные нейроны Реншоу, Дейла;
г) вставочные вегетативные нейроны.

**24. Функцией центрального торможения является:**

а) предохранение ЦНС от перевозбуждения;
б) развитие утомления;
в) распространение возбуждения по ЦНС;
г) повышение возбудимости нейронов.

**25. Укажите особенность центрального торможения:**

а) носит локальный характер;
б) распространяется по ЦНС;
в) развивается с участием любой нервной клетки;
г) усиливает рефлекторную реакцию.

**26. Ограничение возбуждения мотонейрона при возвратном торможении возникает при участии клетки:**

а) Дейла;
б) Реншоу;
в) Пуркинье;
г) Догеля.

**27. Возвратное торможение сопровождается:**

а) повышением возбудимости последующего нейрона;
б) повышением возбудимости иннервируемого нейрона;
в) снижением возбудимости иннервируемого нейрона;
г) понижением возбудимости рецептора.

## Тема 2. НЕРВНЫЙ ЦЕНТР. ПРИНЦИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РЕФЛЕКСОВ. ФИЗИОЛОГИЯ СПИННОГО МОЗГА

**Цель:**

1. Уметь охарактеризовать основные принципы и механизм интеграции и координации в ЦНС.

2. Приобрести навыки экспериментального изучения отдельных проявлений координации.

**Вопросы для самоподготовки:**

1. Нервный центр, определение, свойства.

2. Принципы взаимодействия рефлексов:

- общий конечный путь, определение, механизм, значение;
- иррадиация (определение, условия возникновения, механизм, значение);
- доминанта (определение, условия возникновения, классификация, свойства, условия исчезновения).

3. Физиология спинного мозга: строение, функции, спинальный шок.

**Домашнее задание:**

1. Нарисовать схему дивергенции, конвергенции.
2. Выписать свойства доминанты.
3. Нарисовать рефлекторную дугу тонического рефлекса спинного мозга.

**Практическая часть:**

1. Суммация возбуждения в нервных центрах: последовательная и пространственная.
2. Принципы доминанты: наблюдение обнимательного рефлекса у самца лягушки и наблюдение доминанты на спинальной лягушке.
3. Иррадиация в ЦНС.
4. Проявления координации рефлекторных реакций.

## ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

*Нервный центр* – совокупность нейронов, расположенных на разных уровнях ЦНС и участвующих в определенной реакции (дыхание, кровообращение, пищеварение и др.). Деятельность нервных центров связана с согласованием возбуждения и торможения между нейронами.

**Свойства нервного центра:**

- возбудимость ниже, чем у нервных волокон;
- односторонняя передача возбуждения – с афферентной на эфферентную часть;
- центральная задержка;
- низкая лабильность;
- облегчение;
- высокий аэробный обмен веществ и высокая чувствительность к гипоксии;
- быстрая утомляемость;
- чувствительность к фармакологическим препаратам;
- последействие – продолжение рефлекса после прекращения действия раздражителя;
- суммация – способность нервного центра отвечать на действие нескольких афферентных стимулов, каждый из которых в отдельности не может вызвать рефлекторного ответа. Виды суммации: а) *последовательная, или временная* – способность отвечать на допороговые раздражители, поступающие с одного рецептивного поля с большой частотой, механизм – облегчение; б) *пространственная* – с различных рецептивных полей одновременно; механизм – облегчение и конвергенция;
- трансформация – изменение ритма поступающих сигналов;
- пластичность – способность к перестройке функциональных свойств;
- компенсация – способность одних центров брать на себя утраченные функции других при их повреждении.

## Взаимодействие рефлексов

***I. Общий конечный путь*** **–** выход на мотонейрон сигналов от:

- пяти афферентов;
- вышележащих центров;
- соседних мотонейронов.

*Механизм:* конвергенция – схождение нескольких путей к одному нейрону (рисунок 11). Обусловливает стереотипность движений.

Между нейронами идет борьба за передачу своего возбуждения на эфферентные клетки, и обычно побеждает доминантный рефлекс. Благодаря конвергенции объем информации, поступающий от рецепторов к ЦНС, сжимается (концентрируется) и формируется интегративный ответ.

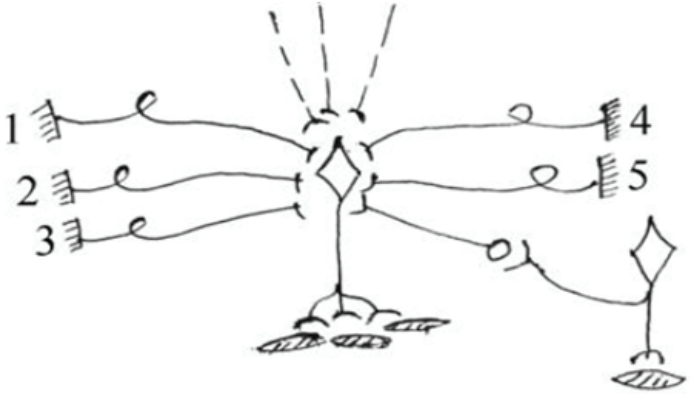



Рисунок 11 – Явление конвергенции

***II. Иррадиация*** – это широкое распространение возбуждения по ЦНС.

**Условия, способствующие иррадиации:**

- большая сила и продолжительность поступающих импульсов;
- повышенная возбудимость ЦНС;
- ослабление центрального торможения.

*Механизм иррадиации:* дивергенция – способность нейронов устанавливать синаптические контакты с другими нейронами за счет ветвления аксонов (рисунок 12). Иррадиация позволяет различным структурам мозга обмениваться многочисленными потоками информации. Процесс иррадиации играет положительную роль при формировании ориентировочных реакций и условных рефлексов. Активация большого количества нервных центров позволяет отобрать из их числа наиболее нужные для последующей деятельности, т.е. совершенствовать ответные реакции организма. Благодаря иррадиации между различными нервными центрами возникают новые функциональные связи. Вместе с тем иррадиация может оказать и отрицательное воздействие: в центральной нервной системе она нарушает тонкие взаимоотношения, сложившиеся между процессами возбуждения и торможения в нервных центрах, и приводит к расстройству двигательной деятельности.

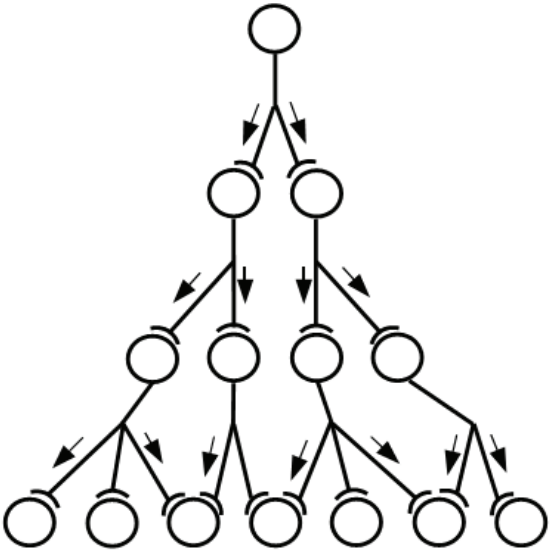


Рисунок 12 – Явление дивергенции

***III. Доминанта*** – временно «господствующий» очаг возбуждения в ЦНС, подчиняющий себе функции других центров (рисунок 13).

Среди рефлекторных актов, которые могут быть выполнены в данное время, имеются рефлексы, выполнение которых представляет наибольший «интерес» для организма, т.е. они являются самыми важными, поэтому эти рефлексы реализуются, а другие – тормозятся.

Рисунок 13 – Классификация доминанты

**Условия возникновения доминанты**

1. Сильная стимуляция центра.
2. Длительная слабая стимуляция.
3. Действие гуморальных факторов – гормонов, метаболитов, БАВ (например, кровь с низким содержанием глюкозы, аминокислот, липоидных элементов вызывает доминанту центра голода).

**Свойства доминанты**

1. Повышенная возбудимость.
2. Повышенная способность к суммации.
3. Стойкость возбуждения – долго не сменяется торможением.

4. Инертность возбуждения – сохранение следов от возбуждения после прекращения раздражения.

5. Притягивание сигналов с других рецептивных полей.

6. Реципрокное торможение незаинтересованных центров.

**Условия исчезновения доминанты**

1. Удовлетворение доминанты.
2. Возникновение другой, более сильной доминанты.
3. Истощение энергетических ресурсов.

**Спинной мозг**

- наиболее древний и каудальный отдел ЦНС.
- расположен в позвоночном канале
- длинный тяж с утолщениями в шейном и поясничном отделах за счет иннервации верхних и нижних конечностей.

В спинном мозге выделяют шейный, грудной, поясничный, крестцовый и копчиковый отделы, каждый из которых имеет несколько сегментов: шейный – 8 (C1 – C8), грудной – 12 (Th1 – Th12), поясничный – 5 (L1 – L5), крестцовый – 5 (S1 – S5) и копчиковый – 1–3 (Co1 – Co3). От каждого сегмента отходят две пары корешков, которые соответствуют одному из позвонков и покидают позвоночный канал через отверстие между ними (рисунок 14).

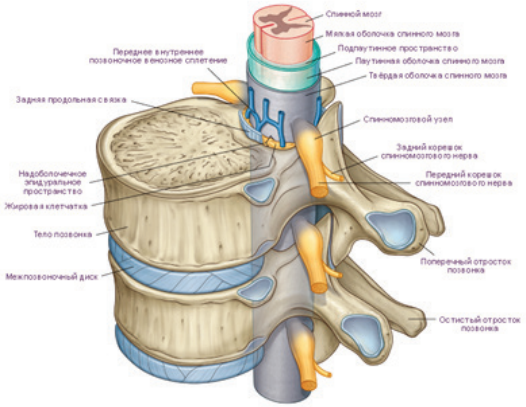



Рисунок 14 – Спинной мозг в позвоночном канале

*Сегмент* – отрезок спинного мозга с парой чувствительных и парой двигательных корешков, каждая пара иннервирует свой метамер, а также отдает веточки к верхним и нижним метамерам. Этим дублированием сохраняется надежность иннервации (если повреждена одна пара корешков), т. е. для спинного мозга характерна сегментарная иннервация – каждый сегмент получает импульсацию от рецепторов своего дерматома (участка кожи), а также частично от дерматомов выше- и нижележащего сегментов (рисунок 15).

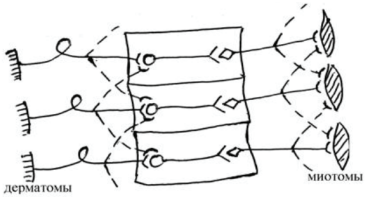



Рисунок 15 – Принцип сегментарной иннервации

Каждый сегмент посылает импульсы к своему миотому (группе скелетных мышц) и частично к соседним миотомам, т.е. каждый сегмент иннервирует три метамера тела. Метамеры – это поперечные отрезки кожи, иннервируемые из одного сегмента спинного мозга (рисунок 16).

Рисунок 16 – Сегменты спинного мозга
и соответствующие им дерматомы

- На поперечном разрезе спинной мозг состоит из серого (в форме «бабочки», образовано телами нервных клеток) и белого (миелинизированные нервные волокна) веществ.
- Закон Белла – Мажанди: задние корешки спинного мозга являются чувствительными, они передают информацию в спинной и головной мозг; передние корешки – двигательные – отправляют импульсы к рабочим органам (перерезка задних корешков выключает чувствительность при сохранении двигательной активности, перерезка передних – выключение двигательной активности при сохранении чувствительности).

Афферентные входы в спинной мозг содержат три группы чувствительных волокон. Первая группа – начинается от рецепторов мышц, сухожилий, надкостницы и суставных сумок (проприорецептивная чувствительная система). Вторая группа – начинается от экстерорецепторов кожи: болевых, температурных, тактильных и рецепторов давления (кожная рецептирующая система). Третья группа – начинается от рецепторов внутренних органов (висцерорецепторов) и представляет собой висцерорецептивную чувствительную систему. Эфферентные выходы из передних рогов спинного мозга передают импульсы практически ко всем скелетным мышцам.

- В торако-люмбальном отделе спинного мозга имеются боковые рога.

**Нейроны спинного мозга**

1. Интернейроны – их аксоны не выходят за пределы спинного мозга (вставочные нейроны – возбуждающие и тормозные (клетки Дейла, Реншоу).

2. Эфферентные мотонейроны передних рогов (α – иннервируют скелетные мышцы и γ – интрафузальные мышечные волокна мышечного веретена).

3. Преганглионарные симпатические нейроны в боковых рогах торако-люмбального отдела.

4. Парасимпатические преганглионарные нейроны в интермедиолатеральных ядрах сакральных сегментов.

## Функции спинного мозга

1. Сегментарно-рефлекторная.
2. Проводниковая.
3. Трофическая.

**1. Сегментарно-рефлекторная функция**

Простые безусловные рефлексы, которые начинаются с экстеро-, висцеро- и проприорецепторов.

*1. Соматические двигательные рефлексы:*

• моносинаптические сухожильные – с проприорецепторов скелетных мышц: 1) коленный – с рецепторов четырехглавой мышцы бедра, при ударе молоточком по ее сухожилию над или под коленной чашечкой нижняя конечность разгибается в коленном суставе; 2) локтевые – с рецепторов двухглавой мышцы плеча (сгибательно-локтевой – удар молоточком по сухожилию мышцы в латеральной части локтевого сгиба вызывает легкое сгибание верхней конечности в локтевом суставе) и трехглавой (разгибательно-локтевой – удар молоточком по сухожилию мышцы на 1–1,5 см выше локтевого отростка ведет к легкому разгибанию верхней конечности в локтевом суставе);

• моносинаптические брюшные (верхние, средние, нижние) – вызываются штриховым раздражением кожи живота, выражаются в сокращении мышц передней брюшной стенки, это защитные рефлексы. Верхний – вызывается проведением штрихового движения параллельно реберной дуге, средний – на уровне пупка, нижний – над паховой складкой.

• моносинаптические подошвенные – слабое штриховое раздражение подошвы вызывает сгибание пальцев стопы, а сильное – разгибание;

• полисинаптические: сгибательные – сгибание конечности при болевых раздражениях кожи сопровождается перекрестным разгибанием противоположной конечности; ритмические – шагательный, чесательный (у млекопитающих), обнимательный (у лягушки);

• висцеромоторные – с рецепторов внутренних органов, вызывают сокращение мышц грудной клетки и брюшной полости.

*2. Вегетативные рефлексы:*

• мочеиспускание и дефекация (выделение кала),
• эрекция (у мужчин – увеличение объема полового члена и его напряжение; у женщин – увеличение размеров и плотности клитора),
• эякуляция (у мужчин – выделение семенной жидкости со сперматозоидами и секрета предстательной железы, у женщин – выброс секрета желез шейки матки и бартолиниевых желез),
• поддержание тонуса сосудов, деятельности сердца, трофики ЖКТ, обмена веществ.

*3. Тонические рефлексы*

Обеспечивают тонус скелетных мышц. Раздражителем является сила земного притяжения, поэтому в космосе тонус исчезает. Спинной мозг создает одинаковый тонус для всех мышц туловища. Осуществляются с участием мышечных и сухожильных проприорецепторов. При действии сил земного притяжения мышечное волокно растягивается (рисунок 17), возбуждаются мышечные веретена (состоят из центральной части – ядерной сумки и периферических, в которых содержатся интрафузальные мышечные волокна).

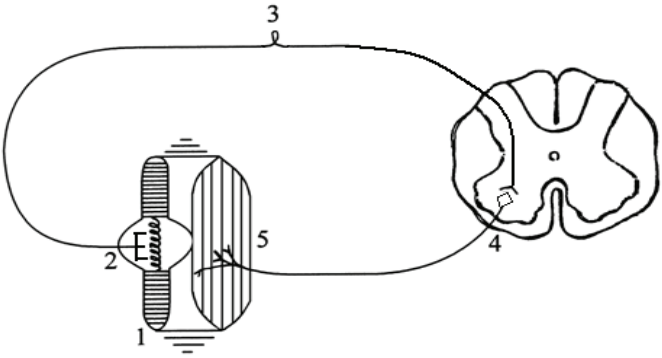



Рисунок 17 – Схема тонического рефлекса (начало): 1) интрафузальное мышечное волокно, 2) проприорецептор, 3) афферентный чувствительный нейрон, 4) мотонейрон спинного мозга, 5) экстрафузальные мышечные волокна

Импульсы поступают к α-мотонейронам, мышца сокращается и натягивает сухожилие, возбуждаются тельца Гольджи, импульсы

поступают в спинной мозг к тормозному нейрону, который тормозит α-мотонейроны, мышца расслабляется (рисунок 18).

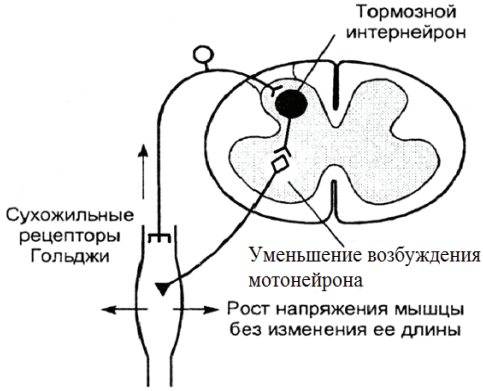



Рисунок 18 – Схема тонического рефлекса (продолжение)

**2. Проводниковая функция**

В составе белого вещества канатиков спинного мозга проходят:

I. Восходящие (чувствительные, афферентные) пути. Они несут сигналы от рецепторов через спинной мозг к соответствующим отделам головного мозга (таблица 1): 1) спиноталамические пути, которые проводят болевую, температурную, тактильную чувствительность от туловища и конечностей. Среди них различают латеральный – основной, проводит болевую и температурную чувствительность и передний – проводит тактильную чувствительность; 2) проприоцептивные пути – проводят информацию от рецепторов сухожилий, мышц, связок, капсул суставов. Они могут быть: а) мозжечкового направления (не осознанные) – проводят к мозжечку чувствительные импульсы от опорно-двигательного аппарата (туловища и конечностей), от мозжечка информация поступает к центрам экстрапирамидной системы, что обеспечивает тонус мышц, рефлекторную координацию движений, способствуя поддержанию равновесия в любом положении тела; б) коркового направления (осознанные) – пути к коре головного мозга обеспечивают глубокую чувствительность (мышечно-суставное

чувство, глубокую тактильную чувствительность, обусловленную давлением, вибрацией, узнавание предметов на ощупь, способность к раздельному восприятию двух одновременно наносимых раздражений и т.д.).

Таблица 1 – Восходящие пути спинного мозга

| **Восходящие (чувствительные) пути** | **Физиологическое значение** |
|---|---|
| Клиновидный пучок (Бурдаха) проходит в задних столбах, импульсы поступают в кору | Осознаваемая проприорецептивная импульсация от нижней части туловища и ног |
| Тонкий пучок (Голля) в задних столбах, импульсы поступают в кору | Осознаваемая проприорецептивная импульсация от верхней части туловища и рук |
| Задний спинно-мозжечковый (Флексига) и передний спинно-мозжечковый (Говерса) | Неосознаваемая проприорецептивная импульсация |
| Латеральный спиноталамический | Болевая и температурная чувствительность |
| Передний спиноталамический | Тактильная чувствительность, прикосновение, давление |

II. Нисходящие двигательные эфферентные пути. Они проводят сигналы от коры головного мозга или от подкорковых двигательных центров к двигательным ядрам черепных нервов мозгового ствола и к передним рогам спинного мозга, а затем – к скелетным мышцам (таблица 2). Произвольные целенаправленные движения контролируются пирамидной системой, непроизвольные – экстрапирамидной. Пирамидная система включает корковые двигательные центры и начинающиеся от них пирамидные проводящие пути – корково-ядерный, обеспечивающий сознательную двигательную активность мышц головы и шеи, и корково-спинномозговой, обеспечивающий двигательную активность мышц туловища и конечностей. Экстрапирамидная система – совокупность образований, осуществляющих бессознательную регуляцию движений и мышечного тонуса. Включает подкорковые двигательные

центры головного мозга и экстрапирамидные проводящие пути. Основные двигательные центры экстрапирамидной системы: базальные ядра, субталамическое ядро Льюиса, медиальные ядра таламуса, ядерные образования мозгового ствола (красное ядро, ретикулярная формация и др.), ядра гипоталамуса и мозжечок. Основными путями экстрапирамидной системы являются руброспинальный, ретикулоспинальный, вестибулоспинальный.

Таблица 2 – Нисходящие пути спинного мозга

| **Нисходящие (двигательные) пути** | **Физиологическое значение** |
|---|---|
| Латеральный и передний кортикоспинальный (пирамидный) | Импульсы к скелетным мышцам |
| Руброспинальный, в боковых столбах | Поддержание тонуса скелетных мышц |
| Ретикулоспинальный, в передних столбах | То же с помощью возбуждающих и тормозных влияний на ά- и γ-мотонейроны и регуляция спинальных вегетативных центров |
| Вестибулоспинальный, в передних столбах | Поддержание позы и равновесия тела |
| Тектоспинальный, в передних столбах | Зрительные и слуховые двигательные рефлексы четверохолмия |

**3. Трофическая функция:** мотонейроны передних рогов питают скелетные мышцы.

**Спинальный шок**

- возникает после поперечной перерезки или разрыва спинного мозга ниже 3–4 шейных сегментов. Если выше – смерть из-за паралича дыхательных мышц и остановки дыхания.
- Угнетаются рефлексы, которые замыкаются через сегменты, расположенные ниже перерезки, а также нарушается проводниковая функция. Тяжесть шока зависит от высоты разрыва – чем выше, тем больше вовлекается сегментов, тем тяжелее он протекает (рисунок 19).

- Продолжительность зависит от степени энцефализации ЦНС: у лягушки 1–2 мин, у крысы – несколько суток, у собаки – две недели, у обезьяны – один месяц, у человека –3–6 месяцев. Чем лучше развит головной мозг, тем дольше и тяжелее протекает спинальный шок.

**Симптомы спинального шока**

- После шока наблюдается гиперрефлексия – усиление собственных рефлексов спинного мозга и появление патологических. Это связано с отсутствием тормозных влияний головного мозга на спинной.
- Также обездвиживание, выпадение всех видов чувствительности, нарушение работы органов малого таза.
- Непосредственно после травмы развиваются вялые парезы и параличи с низким тонусом мышц конечностей. Со временем двигательные нарушения принимают спастический характер с высоким мышечным тонусом.
- В отличие от рефлекторной функции проводниковая после шока не восстанавливается (центральные параличи скелетных мышц, потеря чувствительности).

Рисунок 19 – Локализация двигательных и чувствительных нарушений в зависимости от уровня повреждения спинного мозга

## ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

**Перечень работ:**

1. Суммация возбуждения в нервных центрах: последовательная и пространственная.
2. Принцип доминанты: наблюдение обнимательного рефлекса у самца лягушки и наблюдение доминанты на спинальной лягушке.
3. Иррадиация в ЦНС.
4. Проявления координации рефлекторных реакций.

### Работа 1. Суммация возбуждения нервных центров

*Цель работы:* продемонстрировать в эксперименте на лягушке способность нейронов нервных центров суммировать допороговые раздражения.

*Необходимо для работы:* лягушка, препаровальный набор, штатив, миодержатель, электростимулятор, электроды, 0,65 % раствор поваренной соли, 0,3 % раствор серной кислоты, два стаканчика.

*Ход работы:*

а) последовательная суммация. Спинальную лягушку подвешивают к штативу. К стопе задней лапы фиксируют электроды при помощи тонкой проволоки. Подбирают слабый ток, одиночные импульсы которого вызывают лёгкое вздрагивание пальцев – это означает, что сила применяемого тока достаточна для возбуждения рецепторов кожи, но допороговая для центров сгибательного рефлекса. Затем на лапку наносят серию раздражений средней частоты (60 в минуту). При проведении эксперимента учитывают: время рефлекса, изменение силы сгибательного рефлекса в процессе нанесения раздражения. Эти же данные отмечают при увеличении частоты раздражений;

б) пространственная суммация. Кончик пальца задней лапки спинальной лягушки, подвешенной к штативу, опускают в 0,3 % раствор серной кислоты. Отмечают силу возникающей рефлекторной реакции и время рефлекса. Повторяют опыт, опуская в тот же раствор всю стопу задней лапки и вновь определяют силу и время рефлекса.

## Работа 2. Принцип доминанты

*Цель работы:* наблюдать условия возникновения и проявления доминантного очага в ЦНС.

*Ход работы:*

1) наблюдение обнимательного рефлекса у самца лягушки. Самца лягушки можно определить по утолщениям на больших пальцах передних лапок. Потирают пальцем грудь самца. В ответ возникает обнимательный рефлекс – лягушка обхватывает палец передними лапками. Затем убеждаются в его доминантных свойствах:

а) реакция сохраняется после прекращения потирательных движений (инертность);

б) при легком нажатии на заднюю лапку обнимательный рефлекс усиливается (доминанта притягивает импульсы с других рецепторных полей);

2) наблюдение доминанты на спинальной лягушке. Спинальную лягушку подвешивают к штативу. Пальцы одной из лапок опускают в стаканчик с серной кислотой и до наступления ответной реакции быстро обмывают водой. После этого опускают в раствор кислоты обе лапки. Отметить, какую из лапок лягушка выдернет из кислоты раньше.

## Работа 3. Иррадиация возбуждения в нервной системе

*Цель работы:* проследить в эксперименте роль иррадиации в генерализации и концентрации простых безусловных рефлексов.

*Необходимо для работы:* лягушка, препаровальный набор, штатив, растворы серной кислоты 0,05–0,1%, 0,65 % раствор поваренной соли.

*Ход работы:*

а) у спинальной лягушки, подвешенной к штативу, щипком раздражают пальцы задней лапки, получают сгибательный рефлекс. Вслед за увеличением силы раздражения возникает ответная реакция: включаются новые группы мыщц. Вначале в двигательную реакцию вовлекаются мыщцы этой же лапки, затем – противоположной, и постепенно возбуждение охватывает всю мускулатуру тела;

б) ампутируют одну из нижних конечностей в области бедра. На кожу культи и туловища над культей (рецептивное поле обтирательного рефлекса на стороне ампутированной конечности) накладывают бумажку, смоченную 0,3 % раствором серной кислоты. После нескольких попыток удалить бумажку культей ампутированной лапки и ряда общих судорожных движений лягушка удаляет эту бумажку координированными движениями нижней конечности противоположной стороны (аномальное протекание обтирательного рефлекса).

**Работа 4. Проявления координации рефлекторных реакций**

*Цель работы:* показать в эксперименте взаимодействие рефлексов – их подкрепление и торможение.

*Необходимо для работы:* лягушка, препаровальный набор, препаровальный столик, штатив, миограф, кимограф, разновесы, серебряные раздражающие электроды, электромагнитный отметчик, стимулятор, 0,65 % раствор поваренной соли.

*Ход работы.* Приготавливают спинальную лягушку. Прикладывают к препаровальному столику, отпрепаровывают у неё антагонистические мыщцы – трехглавую и полусухожильную мыщцы бедра. Для этого разрезают кожу верхней части бедра до средней части голени и обнажают мыщцы бедра и голени. Подводят лигатуру под нижний конец трехглавой мышцы, завязывают её и отделяют этот конец мышцы вместе с частью суставной сумки. Отпрепаровывают треть мышцы от окружающих тканей, стараясь не повредить верхнюю половину мышцы, так как в верхней трети в мыщцу входит нервно-сосудистый пучок. Затем, несколько повернув лапку кнаружи, проводят лигатуру под тонкое блестящее сухожилие полусухожильной мышцы. Лигатуру завязывают, сухожилие перерезают и нижнюю треть мышцы освобождают от окружающих тканей. Раздвинув мышцы голени, находят большеберцовый нерв, берут его на лигатуру: перевязывают как можно ближе к стопе и перерезают его дистальный конец.

## ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

**1. У новорожденного на раздражение кожи одной ноги наблюдается движение не только одной ноги, но и противоположной, а также движение рук и головы. Укажите причину:**

а) возникновение доминанты;

б) иррадиация возбуждения;

в) конвергенция импульсов;

г) торможение рефлекса.

**2. Характеристики пространственной суммации:**

а) одновременная стимуляция нескольких рецептивных полей, механизм-конвергенция, облегчение;

б) ритмическая стимуляция одного рецептивного поля, механизм-облегчение;

в) конвергенция сверхпороговых возбуждений на нейроне;

г) распространение возбуждения – механизм дивергенции.

**3. Характеристика суммации в ЦНС:**

а) сила импульсов сверхпороговая;

б) объединение допороговых импульсов в нейронах;

в) дивергенция импульсов к разным нейронам;

г) развитие утомления в нейронах.

**4. Координация ЦНС – это:**

а) проявление утомления в ЦНС;

б) согласование процессов возбуждения и торможения в ЦНС;

в) согласование деятельности нейронов и клеток нейроглии;

г) проявление рефрактерности в ЦНС.

**5. Нервным центром называется:**

а) совокупность нервных клеток, расположенных в различных отделах ЦНС и обеспечивающих определенную физиологическую реакцию;

б) ответная реакция организма на действие раздражителя с участием ЦНС;

в) возникновение господствующего очага возбуждения в ЦНС;

г) группа клеток, обеспечивающая поддержание гомеостаза в ЦНС.

**6. Суммация – это способность нервных центров:**

а) распространять возбуждение;

б) к объединению сверхпороговых нервных импульсов;

в) к дивергенции возбуждения от рецептивных полей;

г) объединять допороговые импульсы.

**7. Нервные импульсы с разных рецептивных полей поступают к одним нейронам нервного центра. Укажите данный принцип координации в ЦНС:**

а) торможение;

б) иррадиация;

в) конвергенция;

г) дивергенция.

**8. Последовательная суммация – это способность нервных центров:**

а) объединять нервные импульсы при конвергенции;

б) отвечать на ритмичные сверхпороговые раздражения;

в) объединять допороговые импульсы, поступающие от одного рецептивного поля;

г) отвечать на одиночные импульсы.

**9. Механизмом последовательной суммации является:**

а) торможение возбуждения в нервном центре;

б) облегчение проведения возбуждения при ритмической стимуляции;

в) конвергенция поступающих в центр импульсов;

г) утомление нервных центров.

**10. В основе общего конечного пути лежит:**

а) конвергенция возбуждающих и тормозных влияний на мотонейронах;

б) конвергенция возбуждений на нейронах коры;

в) конвергенция возбуждающих и тормозных влияний на чувствительном нейроне;

г) дивергенция возбуждающих и тормозных влияний от вставочных нейронов.

**11. В основе общего конечного пути лежит:**

а) конвергенция возбуждающих и тормозных влияний на мотонейронах;

б) конвергенция возбуждений на нейронах коры;

в) конвергенция возбуждающих и тормозных влияний на чувствительном нейроне;

г) дивергенция возбуждающих и тормозных влияний от вставочных нейронов.

**12. Основные свойства доминанты:**

а) низкая возбудимость, отсутствие суммации возбуждений;

б) высокая возбудимость, быстрое исчезновение возбуждения;

в) отсутствие связей с другими центрами, низкая лабильность;

г) повышенная возбудимость, стойкость возбуждения, способность к суммации.

**13. Иррадиация в ЦНС– это:**

а) широкое распространение возбуждения по центрам;

б) схождение импульсов к одному центру;

в) возникновение господствующего очага возбуждения в ЦНС;

г) сохранение ответа после прекращения возбуждения.

**14. Восходящие пути спинного мозга не осуществляют передачу возбуждения от:**

а) зрительных рецепторов;

б) болевых рецепторов;

в) висцерорецепторов;

г) терморецепторов.

**15. Пирамидные пути начинаются от:**

а) мотонейронов спинного мозга;

б) нейронов ствола мозга;

в) двигательных зон коры больших полушарий;

г) ядер мозжечка.

**16. К рефлексам спинного мозга относятся:**

а) сосательные, глотательные;

б) зрительные;

в) сгибательные, разгибательные

г) обонятельные.

**17. Причиной спинального шока является:**

а) сильная болевая реакция;

б) прекращение контроля головного мозга над центрами спинного мозга;

в) нарушение связи между сегментами спинного мозга;

г) усиление влияния головного мозга на центры спинного мозга

**18. При повреждении поясничных сегментов спинного мозга изменяются рефлексы:**

а) коленные;

б) дыхательные;

в) пищеварительные;

г) позотонические.

**19. Продолжительность спинального шока зависит от степени:**

а) энцефализации нервной системы;

б) развития мышечной массы;

в) интенсивности связей между центрами головного мозга;

г) связей между сегментами спинного мозга.

# Тема 3. ПРОДОЛГОВАТЫЙ МОЗГ, СРЕДНИЙ МОЗГ, МОЗЖЕЧОК, РЕТИКУЛЯРНАЯ ФОРМАЦИЯ

**Цель:** ознакомиться с особенностями строения и функций различных отделов ЦНС.

**Вопросы для самоподготовки:**

1. Продолговатый мозг: строение, функции.
2. Средний мозг: строение, функции.
3. Ретикулярная формация: особенности ретикулярных нейронов, специфические, неспецифические ядра, собственные функции.
4. Мозжечок: строение, функции, нарушения.

**Домашнее задание:**

1. Описать основные нарушения функций мозжечка.
2. Выписать функции продолговатого, среднего мозга.

**Практическая часть:**

1. Демонстрация позотонических и статокинетических рефлексов на кролике.
2. Демонстрация лягушки с поражением мозжечка.
3. Исследование роли мозжечка в регуляции двигательной активности.

## ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### Продолговатый мозг

- представляет продолжение спинного мозга;
- имеет более сложное строение в отличие от спинного мозга, серое вещество расположено ядрами к периферии;
- вместе с варолиевым мостом образует задний мозг (рисунок 20).
- имеет вид луковицы.

**Функции продолговатого мозга:**

- проводниковая,
- рефлекторная.

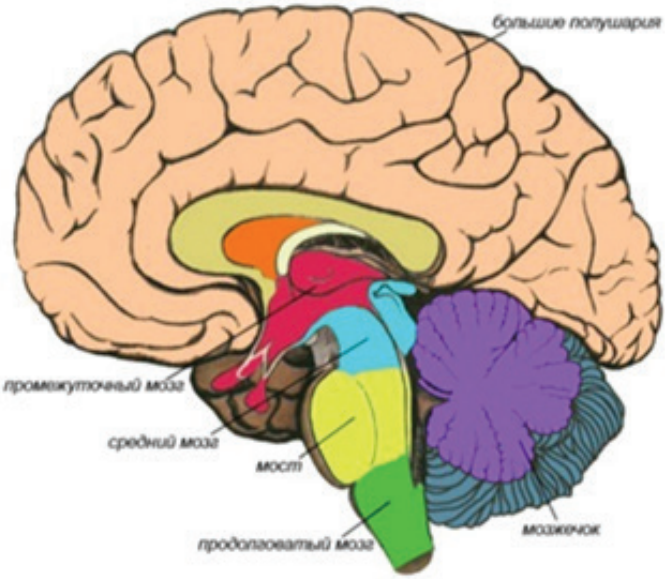



Рисунок 20 – Основные отделы головного мозга на продольном срезе

**Проводниковая функция**

Через продолговатый мозг и мост проходят:

- восходящие и нисходящие пути спинного мозга, некоторые из них переходят на противоположную сторону,
- собственные пути, начинающиеся или заканчивающиеся в продолговатом мозге.

**Рефлекторная функция**

Рефлексы носят черты сегментарности для иннервации кожи, слизистых оболочек, мышц головы и частично шеи за счет чувствительных и двигательных нейронов V–XII пар черепно-мозговых нервов: тройничный (V), отводящий (VI), лицевой (VII), преддверно-улитковый (VIII), языкоглоточный (IX), блуждающий (X), добавочный (XI), подъязычный (XII).

***1. Двигательные рефлексы:***

а) пищеварительные: выделение пищеварительных соков, жевание, сосание, глотание;

б) защитные: кашель, чихание, мигание, рвота, слезоотделение;

в) дыхательные, регулируют глубину и частоту дыхания за счет импульсации, посылаемой к мотонейронам дыхательных мышц спинного мозга;

г) рефлекторная регуляция фонации и артикуляции речи.

***2. Вегетативные рефлексы:***

1) в продолговатом мозге находятся жизненно важные центры:

- дыхания,
- пищеварения,
- кровообращения,

2) потоотделение и терморегуляция.

***3. Тонические рефлексы*** участвуют в создании тонуса для скелетных мышц головы и частично шеи (рисунок 21).

Рисунок 21 – Классификация тонических рефлексов по Магнусу

Статические рефлексы начинаются от вестибулярного аппарата, проприорецепторов глубоких мышц шеи и с рецепторов туловища при одностороннем раздражении.

***Познотонические рефлексы*** (рефлексы положения) отвечают за поддержание горизонтальной, сидячей и вертикальной позы человека в спокойном состоянии. При разрушении лабиринтов внутреннего уха или наложении гипсовой повязки на шею эти рефлексы не осуществляются.

*1) Лабиринтные:*

- начинаются с рецепторов вестибулярного аппарата, которые реагируют на изменение положения головы относительно земли:
- естественное положение – темя вверх, преобладает тонус сгибателей,
- неестественное – темя вниз, преобладает тонус разгибателей.

*2) шейные* (рисунок 22):

- начинаются с проприорецепторов мышц шеи: подбородок прижат к груди – выше тонус сгибателей передних конечностей и разгибателей задних;
- голова запрокинута – выше тонус разгибателей передних конечностей и сгибателей задних;
- голова вправо – выше тонус разгибателей конечностей справа и сгибателей слева, голова влево – выше тонус разгибателей слева и сгибателей справа.

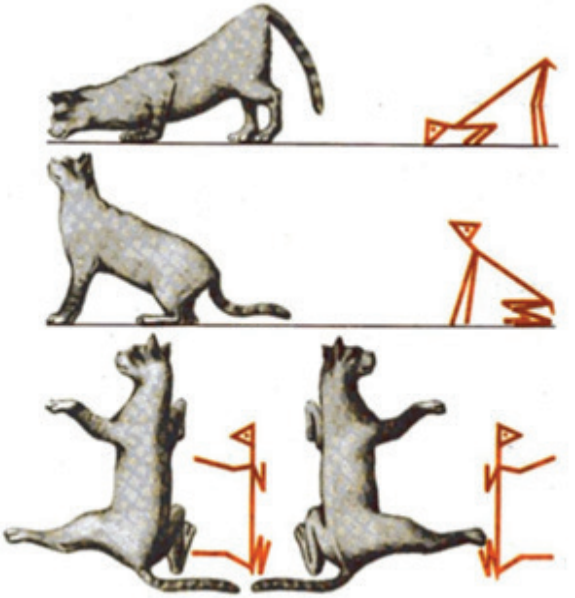


Рисунок 22 – Шейные тонические рефлексы

## Средний мозг

Анатомически включает:

- дорзальный отдел (крышка мозга) и вентральный (ножки мозга) состоит из серого (ядра глазодвигательного и блоковидного нервов – III, IV пары) и белого вещества;
- бугры четверохолмия,
- красное ядро,
- черную субстанцию,
- ретикулярную формацию.

**Функции среднего мозга:**

1. Проводниковая – через средний мозг проходят восходящие и нисходящие пути.

2. Сегментарная – иннервация глазного яблока и частично верхнего века черепно-мозговыми нервами. Ядро глазодвигательного нерва (III пара) – движение глаз вверх и вниз к углу носа, поднятие верхнего века. Ядро блоковидного нерва (IV пара) – поворот глаз вверх и наружу.

3. Надсегментарная – собственные сложные безусловные рефлексы.

***Верхние бугры четверохолмия*** – первичные зрительные подкорковые центры, нижние – слуховые. Функция – ориентировочные зрительные и слуховые рефлексы (рефлексы «что такое?» по Павлову), сторожевой рефлекс (вздрагивание, настораживание, вскрикивание на сильный звуковой или световой раздражители). Происходит поворот головы, глаз, а иногда и туловища в сторону нового зрительного или слухового раздражителя с повышением тонуса мышц сгибателей – готовность к бегству или нападению.

***Красное ядро вместе с другими ядрами ствола*** обеспечивают тонические рефлексы (рисунок 23):

1) *выпрямительные* – способствуют непроизвольному поддержанию нормальной позы животного, возвращают его из неестественного положения в естественное за счет перераспределения тонуса мышц. Рефлексы выпрямления в первую очередь связаны с раздражением вестибулярных рецепторов при неестественном положении головы. Естественное положение заключается в вертикальном по-

ложении туловища головой вверх и если голова оказывается в другом положении, то запускается цепь последовательных движений, направленных на восстановление указанной позы. При этом выпрямительные рефлексы совершаются в определенной последовательности: на первом этапе восстанавливается правильное по отношению к линии горизонта положение головы теменем кверху (лабиринтный выпрямительный рефлекс под влиянием сигналов с вестибулярного аппарата), в результате выпрямления головы ее положение относительно туловища изменяется, и на втором этапе включаются шейные выпрямительные рефлексы (с проприорецепторов мышц шеи), и вслед за головой туловище возвращается в нормальное положение. На первом и втором этапах выпрямлению головы и туловища помогают рефлексы с экстерорецепторов кожи одной половины, которая соприкасается с твердой поверхностью. В естественных условиях важную роль в осуществлении выпрямительных рефлексов играет зрение;

2) *статокинетические рефлексы* возникают при ускорениях прямолинейного или вращательного движений организма. Сокращения мышц при этом направлены на преодоление ускорений, действующих на человека, на сохранение нормальной позы, ориентации в пространстве. Эти рефлексы запускаются с рецепторов вестибулярного аппарата и в зависимости от характера движения делятся на две группы: одни возникают под влиянием прямолинейного ускорения во время поступательного движения в горизонтальной и вертикальной плоскостях (при раздражении рецепторов преддверия или отолитового аппарата), другие – под влиянием углового ускорения во время вращения (при раздражении рецепторов полукружных каналов). Так, при резком торможении прямолинейного движения повышается тонус мышц разгибателей (биологическое значение данного рефлекса заключается в предохранении от падения вперед). Статокинетические рефлексы включают лифтные рефлексы, нистагм головы и глаз, перераспределение мышечного тонуса при ходьбе и беге.

*«Лифтная реакция»* выражается в перераспределении тонуса мышц шеи, туловища и конечностей при быстром подъеме и спуске. В начале подъема под действием положительного ускорения происходит непроизвольное сгибание конечностей и опускание головы и туловища; в конце подъема под действием отрицательного ускорения наступает разгибание конечностей, голова и туловище при этом приподнимаются. При спуске описанные выше реакции сменяют друг

друга в обратной последовательности. Эти рефлекторные реакции легко наблюдать при перемещении в скоростном лифте, поэтому они и называются *лифтными рефлексами*.

*Глазной нистагм* (пилообразные движения глаз) способствует сохранению зрительной ориентации. Нистагм имеет две фазы: при вращении сначала происходит медленное отклонение глазных яблок в сторону, противоположную вращению, затем глаза быстро движутся обратно – по ходу вращения «догоняют организм». Медленное отклонение вызывается с рецепторов полукружных каналов, быстрый компонент связан с влиянием корковых центров (при наркозе он исчезает). Во врачебной практике направление нистагма обозначают по быстрому компоненту.

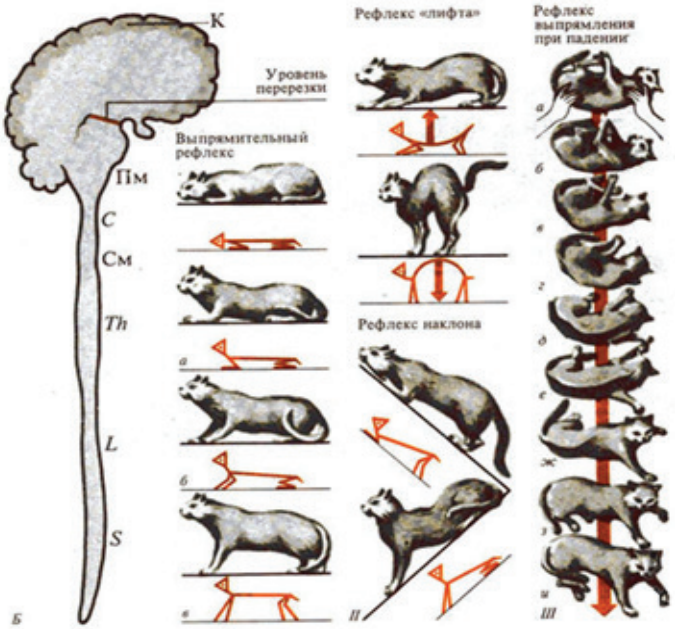



Рисунок 23 – Роль среднего мозга в двигательных функциях:

I–III двигательные функции мезенцефалического животного; I – переход в стоячее положение; II и III – статокинетические рефлексы; а – и – этапы рефлекса

Исследование нистагма (степени его выраженности, длительности) используется для оценки функционального состояния вестибулярного анализатора и дифференциальной диагностики поражения ЦНС

**Черная субстанция**

- содержит пигмент меланин;
- регулирует последовательность жевания и глотания;
- обеспечивает точные движения пальцев рук;
- регулирует тонус скелетных мышц.

Нейроны черной субстанции синтезируют дофамин, который поставляется к базальным ганглиям и участвует в их функциях.

Вегетативные нейроны глазодвигательного нерва иннервируют зрачок и цилиарные мышцы глаза.

Если отделить продолговатый мозг от среднего (разрез между верхними и нижними буграми четверохолмия), то наблюдается *децеребрационная ригидность* (рисунок 24) – резкое повышение тонуса разгибателей всех конечностей и туловища (у кошки голова запрокинута, спина вытянута, хвост поднят). У человека наблюдается опистотонус, т. е. человек лежит, опираясь на затылок и пятки, но, так как сгибатели у человека сильнее разгибателей, его руки будут согнуты в локтях. Механизм децеребрационной ригидности: прекращение тормозных влияний красных ядер на вестибулярные ядра продолговатого мозга, которые увеличивают тонус мотонейронов в пользу разгибателей.

Рисунок 24 – Децеребрационная ригидность кошки
(после перерезки на уровне четверохолмия)

## Ретикулярная формация

Ретикулярная формация (РФ) – скопление в стволе головного мозга различных нейронов с многочисленными отростками, напоминающее сеть.

*Особенности нейронов ретикулярной формации*

1. Большинство нейронов имеет длинные дендриты и короткий аксон, но существуют гигантские нейроны с длинным аксоном, образующим пути в другие области мозга.

2. Активность нейронов различна: имеются клетки как с постоянной ритмической активностью, не зависящей от поступающих сигналов, так и «молчащие» (специфические) нейроны, которые в покое не генерируют импульсов, но возбуждаются при стимуляции зрительных или слуховых рецепторов (обеспечивают быструю реакцию на внезапные, неопознанные сигналы).

3. На нейроны конвергируют нервные импульсы от восходящих и нисходящих путей, проходящих по стволу мозга и дающих сюда коллатерали. В свою очередь, нейроны РФ сами образуют большое количество коллатералей и синапсов на нейронах различных отделов мозга.

4. Нейроны высокочувствительны к химическим воздействиям (они легко блокируются снотворными средствами, барбитуратами). В психиатрии это явление используется для снятия возбуждения у пациентов, что вызывает сон или наркоз.

5. Нейроны полисенсорны, т. е. возбуждаются на раздражения, поступающие от различных рецепторов. Именно в них афферентные импульсы теряют свою специфичность и оказывают неспецифическое возбуждение на все отделы коры. В РФ продолговатого, среднего мозга и моста имеются нейроны, реагирующие на боль, – они получают информацию от мышц или внутренних органов, что создает чувство общего дискомфорта, не всегда локализуемое, и ощущение тупой боли.

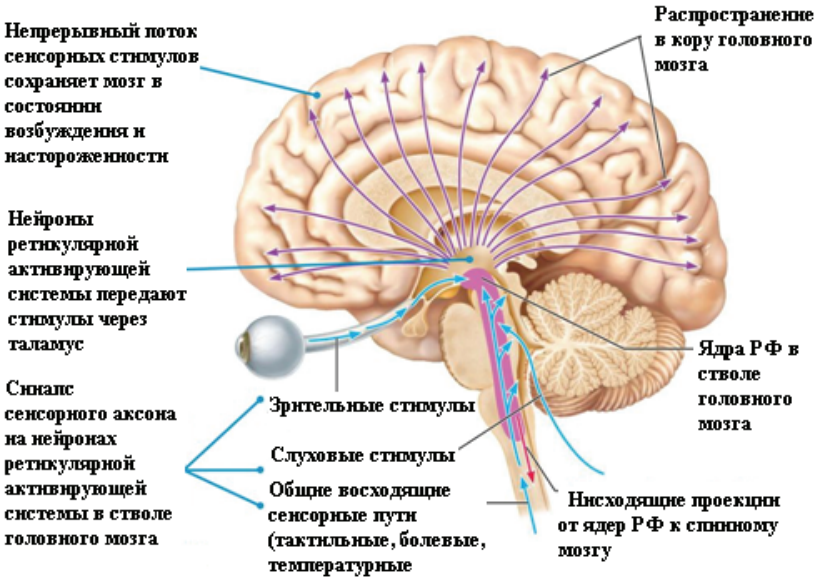



Рисунок 25 – Ретикулярная формация

**Ядра ретикулярной формации**

I. *Специфические* – центры дыхания, кровообращения, пищеварения, рвотный центр и др.

II. *Неспецифические* – оказывают видоизменяющие влияния на отделы ЦНС: восходящие – на кору; нисходящие – на спинной мозг.

- Влияния могут быть активирующими и угнетающими (рисунок 25).
- Активирующие (на кору) – способствуют выработке условных рефлексов. А кора также регулирует активность РФ.
- Взаимодействие с корой лежит в основе смены сна и бодрствования.

## Мозжечок

Расположен позади больших полушарий головного мозга под продолговатым мозгом и мостом, состоит из червя, двух полушарий и флокулонодулярной доли (рисунок 26).

Филогенетически и функционально различают:

1. ***Архицеребеллум*** (древний мозжечок) – флокулонодулярная доля, получает сигналы от вестибулярного аппарата.

2. ***Палеоцеребеллум*** (старый) – задняя часть червя, парафлокулярные отделы, пирамиды и язык – от проприорецепторов мышц, сухожилий, надкостницы, суставов, а также соматосенсорные сигналы от головы, зрительных и слуховых рецепторов.

3. ***Неоцеребеллум*** (новый) – кора полушарий и участки червя – от новой коры и базальных ганглиев.

Серое вещество мозжечка образует кору и ядра. В *коре* главные эфферентные клетки – тормозные клетки Пуркинье. Они образуют тормозные синапсы на ядрах мозжечка и вестибулярных ядрах продолговатого мозга. *Ядра мозжечка* – зубчатое, пробковидное, шаровидное и два ядра шатра – в полушариях.

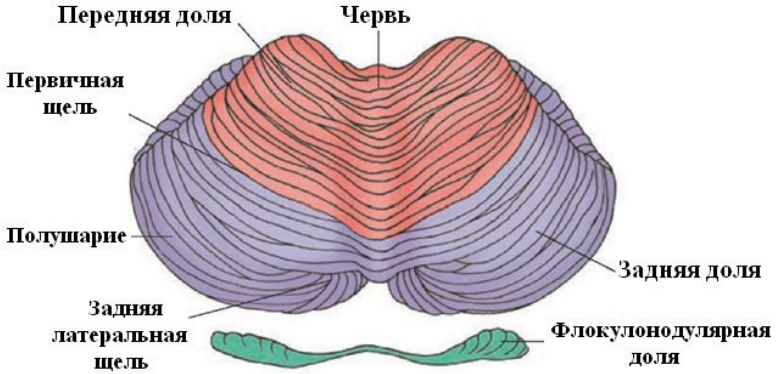



Рисунок 26 – Строение мозжечка

У мозжечка нет прямой связи с мотонейронами спинного мозга, сигналы от своих ядер он посылает к ним через ядра среднего и продолговатого мозга по экстрапирамидным путям.

**Функции мозжечка**

1. Перераспределяет тонус при движениях для сохранения равновесия.

2. Правильно распределяет тонус скелетных мышц – эутония.

3. Согласовывает тонические и тетанические сокращения скелетных мышц, обеспечивает плавность движений.

4. Координирует быстрые и медленные движения по силе, скорости, направлению, а также работу мышц-антагонистов.

5. Реализует условные двигательные рефлексы и навыки.

6. Обеспечивает быстрые целенаправленные движения глаз, пальцев рук – у машинистки, пианиста.

7. Осуществляет энергообеспечение движений, согласование и стабилизацию работы внутренних органов, регуляцию обменных процессов.

8. Получив информацию о готовящемся движении, корректирует программу его подготовки в коре и настраивает тонус мышц для выполнения движения.

**Симптомы удаления мозжечка у животных**

Удаление мозжечка впервые произвел Лючиани, который выделил три периода после экстирпации:

1) период раздражения (длится примерно 24 ч) связан с травмой, отеком мозга и кровоизлияниями, в это время собака лежит, так как нарушены координация и поддержание равновесия;

2) период клинических проявлений (длится примерно один месяц). Собака начинает ходить, но наблюдается атония мышц, астения, астазия *(триада Лючиани)*;

3) период восстановления функций связан с компенсаторной ролью коры.

У человека повреждение мозжечка проявляется следующими симптомами:

1) астения – снижение силы мышечного сокращения, быстрая утомляемость мышц;

2) астазия – утрата способности к длительному сокращению мышц, что затрудняет стояние, сидение; характеризуется появлением качательных и дрожательных движений;

3) дистония – непроизвольное повышение или понижение тонуса мышц;

4) тремор – дрожание рук, пальцев, головы, усиливающееся при движении (интенционный тремор), возникающее только при целенаправленном движении;

5) дисметрия – расстройство равномерности движений, выражающееся либо в излишнем (гиперметрия), либо недостаточном движении (гипометрия);

6) атаксия – нарушение координации движений, невозможность выполнения движений в нужном порядке или в определенной последовательности (адиадохокинез, «пьяная» походка, асинергия);

7) дизартрия – расстройство организации речевой моторики, характеризующееся затрудненным произношением слов, слогов и звуков;

8) повышение тонуса мышц-разгибателей.

Типичным проявлением поражений мозжечка является *триада Шарко:* нистагм, интенционный тремор и скандированная речь. Наличие и выраженность симптомов зависит от области и степени поражения мозжечка. Повреждения мозжечка достаточно хорошо компенсируются со стороны других структур центральной нервной системы.

## ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### Перечень работ

1. Демонстрация познотонических и статокинетических рефлексов на кролике.
2. Наблюдение нарушения двигательной активности лягушки после удаления мозжечка.
3. Исследование роли мозжечка в регуляции двигательной активности.

### Работа 1. Демонстрация познотонических и статокинетических рефлексов на кролике:

а) установочные (выпрямительные) рефлексы

*Ход работы:* в качестве подопытного животного используется кролик. Животное укладывается на бок и после

удержания в неестественной позе в течение 5–10 с отпускается. Интерпретация результатов: оцените последовательность и стадийность восстановления позы кроликом по следующим моментам: 1) подъем головы, 2) выпрямление туловища, 3) принятие естественной позы. Перечислите рефлексогенные зоны, участвующие в осуществлении рефлекса восстановления позы.

б) наблюдения статокинетических рефлексов (рисунок 27):

*Ход работы:*

1. Для выявления наличия лифтных рефлексов поместите животное на поднос в привычной для него сидячей позе и медленно поднимите поднос кверху, а затем резко опустите вниз. Обратите внимание на положение конечностей: при резком опускании – конечности выпрямляются, при прекращении движения – принимают исходное полусогнутое положение. Медленно опустите поднос, а затем резко поднимите его вверх. Обратите внимание на положение конечностей: при подъеме вверх – они выпрямляются.

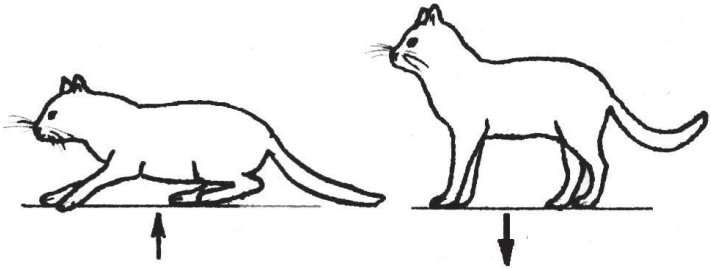


Рисунок 27 – Статокинетические рефлексы

2. Поместите поднос с животным на вращающийся столик и начинайте медленно вращать его. Обратите внимание на положение головы и движения глазных яблок животного. Результаты: проявляется в движении глаз в противоположную сторону вращения головы и туловища, а затем в скачкообразном перемещении глаз в положение, соответствующее положению туловища.

## Работа 2. Наблюдение нарушения двигательной активности лягушки после удаления мозжечка

*Цель работы:* пронаблюдать нарушения двигательной активности лягушки после удаления мозжечка.

*Оборудование:* набор препаровальных инструментов, лоток, марлевая салфетка, ватный тампон, таз с водой.

*Ход работы:* у лягушки вскрывают черепную коробку: сначала делают поперечный разрез кожи немного позади носовых отверстий, затем латерально с обеих сторон на 1,5–2 см кзади кожный лоскут отрезают. Таким же поперечным разрезом рассекают тонкую костную покрышку, для чего кончик лезвия ножа вводят в полость черепа, скользя по внутренней поверхности кости, чтобы не поранить мозг, и рассекают кость возможно латеральнее с каждой стороны. Поперечным разрезом удаляют этот костный отрезок. Тщательно останавливают кровотечение ватным тампоном, тонким скальпелем перерезают мозжечок вдоль и одну половину вырезают. После операции лягушке дают пятиминутный отдых и наблюдают за ее поведением. Прежде всего, отмечают изменение позы животного при спокойном положении. Лягушка сидит, наклонив голову и изогнув туловище в сторону повреждения. При прыжке она иногда переворачивается в воздухе и падает на спину. При этом, прыгая или переползая, она движется не по прямой линии, а по кругу, т.е. осуществляет манежные движения. Рекомендация к оформлению протокола работы: сделайте вывод о функции мозжечка, объясните характер движений лягушки в данной работе.

## Работа 3. Исследование роли мозжечка в регуляции двигательной активности

1. Положение тела в позе Ромберга (оценка координации движения, или проба на атаксию). Предложите испытуемому постоять со сдвинутыми ногами и вытянутыми руками сначала с открытыми, а затем с закрытыми глазами. Наблюдайте, может ли он удержать равновесие. Будьте готовы поддержать человека при угрозе падения. В норме человек сохраняет равновесие в позе Ромберга (проба на атаксию отрицательная).

2. Походка (оценка координации движений). Предложите испытуемому пройти по комнате вперед и назад по прямой линии с открытыми и закрытыми глазами. Наблюдайте за походкой. В норме у здорового человека походка обычная, без шатаний в стороны и широкого расставления ног (проба на атаксию отрицательная).

3. Проба на дисметрию. Предложите испытуемому взять со стола и затем поставить на прежнее место какой-либо предмет (книга, стакан). Отмечайте места, где лежал предмет и куда его вернул испытуемый. При необходимости измерьте линейкой разницу в положении предмета. В норме человек ставит предмет на то же место с ошибкой не более 2 см (проба на дисметрию отрицательная).

4. Речь (проба на дизартрию). Предложите испытуемому повторить несколько трудных для произношения слов (землетрясение, самолетостроение, администрирование).

5. Пальценосовая проба (на дисметрию и тремор). Предложите испытуемому отвести руку в сторону на уровне плеча и затем медленно перемещать ее обратно, чтобы указательным пальцем (сначала левой, потом правой руки) дотронуться до кончика носа с открытыми и закрытыми глазами. В норме человек осуществляет плавные движения руки, дотрагивается до кончика пальцев без дрожи пальцев рук (т.е. проба на дисметрию и тремор отрицательна). При заболеваниях мозжечка наблюдаются промахивание и дрожание пальца при выполнении пальценосовой пробы (т.е. пробы на дисметрию и тремор становятся положительными).

6. Коленно-пяточная проба: больному предлагают с открытыми, затем с закрытыми глазами в положении лежа достать пяткой одной ноги колено другой, а потом провести ею по передней поверхности голени до голеностопного сустава и обратно вверх, до колена. На стороне пораженного полушария мозжечка наблюдаются промахи из-за избыточного по объему движения и соскакивание пятки с колена и голени то в одну, то в другую сторону.

7. Проба на диадохокинез: больной должен быстро пронировать и супинировать кисти вытянутых рук; при поражении полушария

мозжечка чередование этих движений на одноименной с ним стороне будет замедленно (адиадохокинез).

## ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

**1. Больной с вытянутыми вперед руками при закрывании глаз падает вперед. Укажите, какой отдел ЦНС поврежден:**

а) двигательная зона коры больших полушарий;

б) мозжечок;

в) продолговатый мозг;

г) мотонейроны спинного мозга.

**2. Первичный центр слуховой чувствительности находится в:**

а) задних буграх четверохолмия;

б) передних буграх четверохолмия;

в) таламусе;

г) височных долях коры.

**3. При поражениях мозжечка нарушается соразмерность движений, шаткая походка. Укажите данный симптом:**

а) астазия;

б) атаксия;

в) дизэквилибрация;

г) астения.

**4. Задние бугры четверохолмия являются центрами ориентировочных рефлексов:**

а) слуховых;

б) зрительных;

в) обонятельных;

г) вкусовых.

**5. У больного после травмы нарушены зрение и слух, отсутствует реакция быстрого поворота головы и глаз в сторону света, звука. Укажите локализацию повреждения в ЦНС:**

а) кора мозжечка;

б) белое вещество спинного мозга;

в) серое вещество спинного мозга;

г) ядра четверохолмия среднего мозга.

**6. Центры жевания, глотания находятся в:**

а) спинном мозге;

б) продолговатом мозге;

в) в среднем мозге;

г) мозжечке.

**7. При поражениях мозжечка развивается быстрое утомление в мышцах, этот симптом называется:**

а) астазия;

б) атаксия;

в) астения;

г) дистония.

**8. Красное ядро среднего мозга обеспечивает рефлексы:**

а) ориентировочные зрительные;

б) ориентировочные слуховые;

в) тонические;

г) жевания, глотания.

**9. Средний мозг осуществляет:**

а) регуляцию деятельности желез внутренней секреции;

б) регуляцию вегетативных функций и статических рефлексов;

в) интеграцию всех видов чувствительности;

г) зрительные ориентировочные рефлексы.

**10. В передних буграх четверохолмия среднего мозга расположены:**

а) мотонейроны пирамидного пути;

б) первичные центры зрительного анализатора;

в) первичные центры слухового анализатора;

г) центры обоняния.

# Тема 4. ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ МОЗГ, ЛИМБИЧЕСКАЯ СИСТЕМА, БАЗАЛЬНЫЕ ГАНГЛИИ, КОРА ГОЛОВНОГО МОЗГА

**Цель:** ознакомиться с особенностями строения и функций различных отделов ЦНС.

**Вопросы для самоподготовки:**

1. Таламус: ядра, функции.
2. Гипоталамус: ядра, функции.
3. Лимбическая система: структуры, функции.
4. Базальные ядра: структурно-функциональные особенности.
5. Кора больших полушарий: доли, слои, области, функции.

**Домашнее задание:** выписать функции таламуса, гипоталамуса, лимбической системы и коры головного мозга.

## Таламус

*Таламус* (зрительный бугор) является составной частью промежуточного мозга и занимает центральное место между большими полушариями, представляет собой массивное парное образование яйцевидной формы. Медиальная поверхность таламуса образует стенку III желудочка, верхняя – является дном бокового желудочка, наружная – прилегает к внутренней капсуле, а нижняя переходит в гипоталамическую область. Таламус является ядерным образованием (содержит до 40 пар ядер).

С функциональной точки зрения все ядра таламуса делят на три группы:

1) специфические (релейные), делятся на сенсорные и несенсорные;
2) неспецифические;
3) ассоциативные.

Основной функциональной единицей специфических ядер являются релейные (переключающие) нейроны, которые получают импульсы с периферии от всех видов рецепторов. В специфических или проекционных ядрах таламуса происходит переключение сенсорной информации, которая в дальнейшем поступает в соответствующие сенсорные проекционные области

коры больших полушарий. В них переключается тактильная, проприоцептивная, вкусовая, висцеральная, частично температурная и болевая импульсация. Например, специфическим ядром зрительной системы является латеральное коленчатое тело, имеющее прямые связи с затылочными (зрительными) проекционными областями коры больших полушарий. Восходящие пути слуховой системы, идущие из нижних бугров четверохолмия и по волокнам латеральной петли проецируются в медиальное коленчатое тело, от которого начинается тракт, достигающий первичной слуховой коры в верхней части височных долей. Повреждение специфических ядер приводит к необратимому выпадению определенных видов чувствительности.

**Специфические несенсорные ядра** направляют информацию от различных отделов мозга в кору и через связи с лимбической системой участвуют в формировании эмоций, а также в регуляции движений, получая сигналы от мозжечка, базальных ганглиев, красного ядра.

Большинство **неспецифических ядер** относится к ретикулярной формации. Их нейроны связаны между собой по ретикулярному типу, и импульсы от них направляются диффузно во все слои коры. К этим ядрам поступают импульсы от РФ ствола, гипоталамуса, лимбической системы, базальных ядер, специфических ядер таламуса. Возбуждение этих ядер приводит к формированию в коре веретенообразных потенциалов действия, которые сопровождаются развитием сонного состояния.

Такая сложная связь таламуса позволяет ему участвовать в организации рефлексов: жевание, глотание, сосание, смех, причем эти реакции тесно интегрируются с вегетативными рефлексами.

**Ассоциативные ядра** не связаны непосредственно с рецепторами. Они получают сигналы от специфических ядер и обработанную информацию отправляют в соответствующую ассоциативную зону коры.

Таламус, реализуя свою интегративную функцию, принимает участие в следующих процессах:

1) все сенсорные сигналы, кроме возникающих в обонятельной сенсорной системе, достигают коры через ядра таламуса и там осознаются;

2) является одним из источников ритмической активности в коре мозга;

3) участвует в процессах цикла сон – бодрствование;

4) является центром болевой чувствительности;

5) участвует в организации различных типов поведения, в процессах памяти, в организации эмоций и т.д.

При патологических процессах в таламусе возникают неукротимые таламические боли.

## Гипоталамус

*Гипоталамус* относится к структуре промежуточного мозга, которая входит в лимбическую систему и связана со спинным, продолговатым, средним мозгом, мостом, таламусом, подкорковыми ядрами и корой. К гипоталамусу относят серый бугор, воронку с нейрогипофизом, сосцевидные тела. Морфологически в гипоталамусе выделяют 50 пар ядер, которые делятся на пять групп:

1) передние;

2) средние;

3) задние;

4) преоптические;

5) наружные.

Благодаря тому, что гипоталамус имеет афферентные связи с таламусом, лимбической системой, подкорковыми ядрами, корой, он получает информацию от всех отделов мозга, на основе чего происходит интегрирование сигналов от указанных структур. Эфферентные связи гипоталамус направляет к таламусу, ретикулярной формации ствола, вегетативным центрам ствола, спинному мозгу.

**Функции гипоталамуса**

I. Является высшим центром вегетативной нервной системы, влияя на вегетативные функции организма нервным

и гуморальным путями. Раздражение передней группы ядер гипоталамуса повышает тонус парасимпатической нервной системы. При раздражении средней группы ядер снижается тонус симпатической нервной системы. При раздражении задней группы ядер на периферии развиваются симпатические реакции. Это деление довольно условно, потому что все структуры гипоталамуса могут давать (в разной степени) как симпатические, так и парасимпатические эффекты, т.е. это взаимодополняющие отношения. Для регуляции вегетативных функций в гипоталамусе имеются следующие центры:

1) главный центр терморегуляции (центр теплоотдачи и центр теплопродукции);

2) голода и насыщения (регулируют аппетит и пищевое поведение);

4) жажды и ее удовлетворения;

5) центры удовольствия (являются компонентами нейронной системы, которая принимает участие в регуляции эмоциональной сферы полового поведения).

6) всех видов обмена веществ;

7) сна – бодрствования;

8) страха и ярости, возбуждение ядер передней группы гипоталамуса вызывает пассивно-оборонительные реакции: страх, ярость, гнев и неудовлетворение, а раздражение задней – симпатические эффекты и активную агрессивную реакцию, сопровождаемую экзофтальмом, расширением зрачка, увеличением артериального давления.

II. Регуляция эндокринной системы (через адено- и нейрогипофиз); нейроны гипоталамуса обладают нейросекреторной функцией. Передняя группа ядер выделяет окситоцин (вызывает сокращение гладких мыщц матки и молочных желез) и вазопрессин (антидиуретический гормон), вызывающий сужение сосудов, повышение реабсорбции воды в почках, понижение осмотического давления. Связь гипоталамуса с аденогипофизом осуществляется через рилизинг-факторы (их выделяет средняя группа ядер). В гипоталамусе вырабатываются либерины (усиливают выработку тропных гормонов) и статины (тормозят ее).

Формирование эмоционального и мотивационного поведения.

IV. Регуляция цикла сон – бодрствование. Задние ядра гипоталамуса поддерживают человека в состоянии бодрствования. При их повреждении наступает такое патологическое явление, как летаргический сон, который продолжается месяцами и годами. Передняя группа ядер гипоталамуса участвует в организации сна. Их стимуляция вызывает сон.

V. Интеграция соматических, эндокринных и вегетативных функций, а также их сопряжение с эмоциями и поведением человека.

VI. Детектирующая функция: нейроны срединной группы реагируют на: 1) температуру крови; 2) осмотическое давление; 3) электролитный состав; 4) гормональный статус организма.

VII. В гипоталамусе имеются нейроны, вырабатывающие опиоидные вещества – эндорфины и энкефалины. Они обладают обезболивающим эффектом, а также подавляют стресс-реакцию.

## Лимбическая система

Представляет функциональное объединение структур головного мозга, которое включает в себя (рисунок 28):

*1) образования коры больших полушарий:*

- древняя кора (обонятельные луковицы, обонятельные тракты, обонятельные бугорки);
- старая кора (зубчатая фасция, гиппокамп, поясная извилина, миндалина);
- некоторые структуры новой коры (островковая кора и пара-гиппокамповая извилина);

*2) подкорковые образования:*

- миндалевидные тела;
- передние ядра таламуса;
- сосцевидные тела;
- ядра прозрачной перегородки;

*3) гипоталамус и некоторые другие структуры головного мозга.*

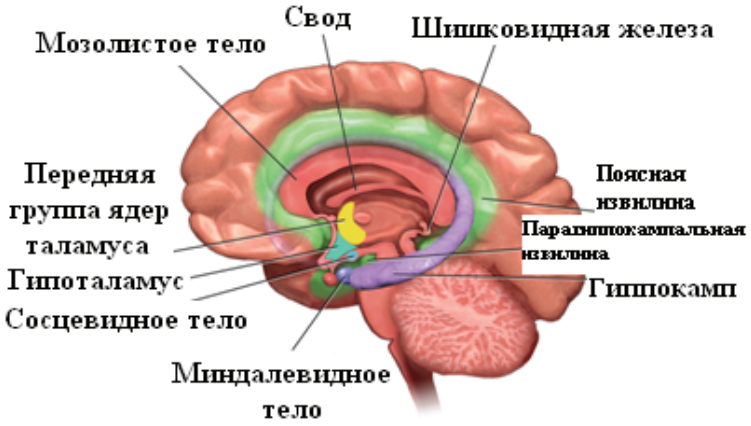



Рисунок 28 – Лимбическая система

Особенностью лимбической системы является то, что все указанные выше структуры объединены между собой множеством замкнутых связей, которые создают условия для длительной циркуляции возбуждения, которое навязывается другим отделам мозга.

Известно несколько таких кругов:

- Большой круг Пейпеса: гиппокамп – сосцевидные тела – передние ядра гипоталамуса – поясная извилина – парагиппокампальная извилина – гиппокамп. Этот круг имеет отношение к обучению и памяти.
- Второй круг: миндалевидные тела – гипоталамус – средний мозг – миндалина – миндалевидные тела. Этот круг имеет отношение к регуляции агрессивных и оборонительных реакций, пищевых и сексуальных форм поведения.

**Лимбическая система участвует в организации:**

1) эмоционально-мотивационного поведения;

2) врожденных форм поведения, инстинктов: пищевого, полового, оборонительного,

3) цикла сон – бодрствование;

4) поддержания гомеостаза;

5) в выборе форм адаптации человека к окружающей среде.

Обилие связей лимбической системы с разными структурами ЦНС затрудняет выделение функций мозга, в которых она не принимала бы участие. Она имеет отношение к автономной нервной системе, к соматической нервной системе (при эмоциях), регулирует воспроизведение информации, ее хранение, внимание человека и запоминание. Лимбическая система тесно связана с обонятельными структурами, поэтому ее иногда называют обонятельным мозгом, а поскольку она участвует в регуляции вегетативных функций, ее называют висцеральным мозгом. Некоторые структуры лимбической системы – гипоталамус, прозрачная перегородка, миндалевидное тело и обонятельный мозг – изменяют интенсивность вегетативных реакций при адаптации человека к окружающей среде.

**Гиппокамп** – основа лимбической системы, его ядра являются полифункциональными, а их нейроны генерируют высокоамплитудную ритмическую активность. Также имеются нейроны, обладающие нейросекрецией. Большинство нейронов гиппокампа полисенсорны (т.е. они одинаково реагируют на зрительные, слуховые, интерорецептивные, обонятельные и кожные раздражения) и обладают фоновой активностью.

Раздражение гиппокампа приводит к следующим реакциям:

1) ориентировочные рефлексы, реакция настораживания;

2) повышение внимания, что создает базу для процессов обучения;

3) реакции страха и агрессии;

4) чувство голода и жажды, которые побуждают животное на осуществление врожденных инстинктов.

Повреждение гиппокампа приводит к нарушению процессов памяти, особенно на недавние события (ретроантероградная амнезия – события до и после травмы). Нарушается запоминание, снижается эмоциональность и инициативность, что проявляется в эмоциональной тупости.

**Миндалевидное тело** – образование, находящееся в глубине височной доли. Все нейроны миндалины полисенсорны, полимодальны и полифункциональны. Они имеют фоновую разночастотную электрическую активность. Раздражение нейронов

миндалины вызывает парасимпатические эффекты (брадикардия, снижение артериального давления, брадипноэ, экстрасистолия и др.). Иногда в результате повышения секреции слизистой оболочки бронхов возникает кашель. Эти эффекты сопровождаются принюхиванием животных, облизыванием, жеванием, глотанием, гиперсаливацией, увеличением перистальтики желудочно-кишечного тракта. Вегетативные реакции такого рода объясняются связью миндалин с центрами гипоталамуса. Повреждение миндалин приводит к гиперсексуальности, отсутствию страха, отсутствию самообороны, неспособности к агрессии, ярости, животные и люди доверчивы, они теряют врожденное чувство опасности на угрозы, т.е. исчезает инстинктивная память на потенциальную опасность.

## Базальные ганглии

Базальные ганглии являются структурами ядерного типа. Они расположены в толще белого вещества больших полушарий между лобными долями и промежуточным мозгом и представляют собой скопления серого вещества, называемые подкорковыми ядрами (базальные ядра). Они включают:

1) полосатое тело: а) хвостатое ядро; б) чечевицеобразное ядро (скорлупа и бледный шар);

2) ограду;

3) миндалевидное тело (рисунок 29).

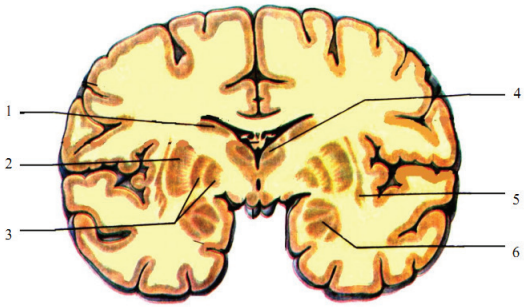



Рисунок 29 – Базальные (подкорковые ядра):
1 – хвостатое ядро; 2 – скорлупа; 3 – бледный шар;
4 – таламус; 5 – ограда; 6 – миндалина

Чечевицеобразное ядро, находящееся снаружи от хвостатого ядра, делится на скорлупу и два бледных шара. В функциональном отношении хвостатое ядро и скорлупа объединяются в полосатое тело (стриатум), а бледные шары вместе с черной субстанцией и красными ядрами, расположенными в ножках мозга, – в бледное тело (паллидум). Вместе они представляют очень важное в функциональном отношении образование – стриопаллидарную систему (относится к экстрапирамидной). Она является основным аппаратом переднего мозга для интеграции двигательных рефлексов. Полосатое тело – основное рецептивное поле стриопаллидарной системы, к которому поступает очень большой объем информации. Хвостатое ядро и скорлупа связаны почти со всеми полями коры больших полушарий, особенно с сенсомоторной зоной, и в наименьшей степени – со зрительной. Нейроны коры оказывают возбуждающее действие на нейроны полосатого тела за счет глутамата. Благодаря связи с черной субстанцией осуществляется доставка дофамина в стриатум. Черная субстанция тормозит активность полосатого тела. Через связи с миндалевидным телом хвостатое ядро и скорлупа взаимодействуют с лимбической системой.

**Функции стриопаллидарной системы**

1. Является главным центром экстрапирамидной системы, обеспечивая реализацию двигательных программ коры головного мозга (нейроны бледного шара оказывают на мотонейроны спинного мозга возбуждающее действие, усиливают двигательную активность).
2. Отвечает за сложные двигательные акты (например ходьба, бег, плавание и др.), которые выполняются с участием различных групп мышц.
3. Полосатое тело обеспечивает организацию движений (их автоматизм, энергетическую расчетливость, скупость), бледный шар, координируя тонус и фазовую двигательную активность мышц, обеспечивает точные и мощные движения с большим расходом энергии.
4. Участвует в создании оптимальной позы для запланированного действия, обеспечивает оптимальное

соотношение тонуса между мышцами-антагонистами и агонистами, плавность и соразмерность движений во времени и пространстве.

5. С деятельностью бледного ядра связано выполнение содружественных (например, движения туловища и рук при ходьбе), мимических и других движений, а также проявление древних автоматизмов – ритмических рефлексов.
6. Полосатое тело оказывает на двигательную деятельность тормозящее, регулирующее влияние, угнетая функции бледного ядра, а также моторной области коры больших полушарий.
7. Выявлено значение хвостатого ядра в самооценке поведения человека, при неправильных движениях или умственных операциях из хвостатого ядра в кору больших полушарий поступают импульсы, сигнализирующие об ошибке.
8. Включаются в интегративную деятельность ЦНС. Они играют определенную роль в ориентации животных в пространстве, запуске двигательного обеспечения пищевой мотивации, регуляции цикла сон – бодрствование.
9. Неостриатум, паллидум, клауструм входят в программу осуществления условного рефлекса.
10. Базальные ганглии и мозжечок являются равнозначными центрами, участвующими в программировании движений. Базальные ганглии могут иметь особое значение для осуществления стереотипных «червеобразных движений».

Кроме того, каждая из структур обладает своими функциональными особенностями при вкладе в организацию движения. Неостриатум участвует в регуляции медленных движений, в которых преобладает тонический компонент. Паллидум дифференцирует характер движений: так, активность его нейронов у обезьян изменялась под влиянием толкательных движений, но эти же нейроны не реагировали на пронационные движения.

Двигательные симптомы, сопровождающие нарушения в базальных ганглиях, делят на две категории: гипер-

и гипофункциональные. К **гипофункциональным** относят акинезию (отсутствие движений); а к **гиперфункциональным** – ригидность (повышение мышечного тонуса), баллизм (крупномасштабный гиперкинез конечностей), атетоз (медленные, червеобразные, непрерывные тонические движения (спазм) пальцев, кисти, стопы, мышц лица), хорею (быстрые, разбросанные, неритмичные разнообразные движения мышечных групп конечностей, лица, усиливаются при волнении, уменьшается в покое и прекращается во сне), тремор (дрожание).

Симптомы второй категории являются результатом избыточной возбудимости двигательной системы, объясняемой растормаживанием.

Наиболее распространенная патология базальных ганглиев – *болезнь Паркинсона* – включает ригидность, тремор и акинезию. Вследствие мышечного гипертонуса усилены тонические (но не фазические) рефлексы растяжения; даже при медленном вытягивании конечности возникает восковая ригидность, часто периодического характера. Особенно сильно дрожат пальцы, а иногда губы и другие части тела. **Акинезия** проявляется рядом симптомов. Больному нелегко начать и завершить движение, временами произвольные движения могут «замирать». Становится чрезвычайно трудно выполнять одновременно два действия. Лицо невыразительно, как маска, модуляция речи ослаблена, во время ходьбы он не может взмахивать руками, идет мелкими шажками, обычно согнувшись вперед. У лиц, страдающих болезнью Паркинсона, отмирают дофаминергические нейроны черной субстанции. В начале XX века при вскрытиях таких больных было обнаружено, что у них отсутствует черный пигмент. Когда медиатор отмирающих нейронов был идентифицирован как дофамин, стало возможным объяснить потерю цвета гибелью самих нейронов и утратой дофамина. Люди, страдающие болезнью Паркинсона, могут временно преодолевать дефекты двигательной системы в экстренных ситуациях, если, например, видят приближающийся автомобиль в тот момент, когда как раз собираются сойти с тротуара.

Таким образом, базальные ядра являются интегративными центрами организации простых и сложных форм поведения, эмоций, высшей нервной деятельности. Каждая из этих функций может быть усилена или заторможена активацией отдельных образований базальных ядер.

**Кора больших полушарий**

Относится к высшему отделу ЦНС и филогенетически является самым молодым образованием мозга. Она обеспечивает совершенную организацию поведения человека на основе врожденных и приобретенных в процессе жизни функций. Различают древнюю, старую и новую кору. Морфологически кора представляет слой серого вещества, покрывающего весь мозг. Благодаря наличию большого количества борозд кора имеет очень большую поверхность (≈ 2200 см$^2$). Толщина новой коры составляет около 3 мм. В ней находится огромное количество нейронов – свыше 14 млрд. Глубокие борозды делят кору на доли. Каждое полушарие состоит из пяти долей:

1) лобная;
2) височная;
3) теменная;
4) затылочная;
5) островковая зона в глубине сильвиевой борозды.

Кора построена по колонковому образцу. Колонка располагается вертикально. Внутри неё могут находиться микромодули, каждая колонка отвечает за строго определённую функцию. Если её разрушить в вертикальном направлении, то возникает изменение только одной функции, а если в горизонтальном направлении, то повреждаются соседние колонки и изменяются другие функции.

Работа коры осуществляется по вероятностно-статистическому принципу, то есть при повторных раздражениях в реакции участвует не вся группа нейронов, а только ее часть, причем каждый раз эта часть может быть разной по составу. Это вероятностный принцип. Однако количества возбуждающихся нейронов этой группы достаточно для выполнения нужной функции – статистический принцип.

В коре выделяют следующие области:

1) сенсорные;

2) моторные;

3) ассоциативные.

**Сенсорные области коры** – это топически организованные проекции различных периферических рецепторных полей. Корковые отделы анализаторов имеют строгую зону и площадь проекции, которые могут перекрываться. Но, несмотря на строгую топическую организацию, в каждой сенсорной системе имеются полисенсорные нейроны, которые реагируют не только на «свой» адекватный стимул, но и на другие раздражители. Выделяют кожную, болевую, температурную, зрительную, слуховую, обонятельную и вкусовую рецептирующие системы.

Кожная рецептирующая система проецируется на заднюю центральную извилину. Сюда приходят импульсы от кожных рецепторов по таламокортикальным путям. В верхние отделы задней центральной извилины проецируются рецептивные поля кожи нижней конечности, в средние – кожи туловища, в нижние – кожи головы и нижней конечности. Причем, чем больше рецепторов на коже и чем больше значение какого-то образования, тем больше площадь, представляющая его в коре. Например, самую большую площадь занимают губы, мимические мышцы лица и большой палец.

Болевая и температурная рецептирующие системы проецируются, главным образом, на заднюю центральную извилину, но они представлены и в теменной доле, где осуществляется сложный анализ боли и температуры, который включает локализацию, дискриминацию (т.е. разделение тонких качественных различий боли и температуры) и стереогноз.

Зрительная рецептирующая система представлена в затылочной доле различными полями (17, 18, 19-е). В 17-м поле происходит анализ наличия и интенсивности светового сигнала. В 18-м и 19-м полях – анализ качества, размеров, формы и цвета предметов. Раздражение 19-го поля вызывает зрительные галлюцинации и движения глаз.

Слуховая рецептирующая система и вестибулярные афференты проецируются в височную долю.

Обонятельная рецептирующая система представлена в передней части гиппокампальной извилины. При нарушениях в этой зоне могут появиться обонятельные галлюцинации, а при разрушении – аносмия.

Вкусовая проекционная зона находится в гиппокампальной извилине рядом с обонятельной.

**Моторные зоны коры** имеют большое количество полисенсорных нейронов и обширные связи с другими сенсорными системами. Эти зоны были впервые описаны Фритчем и Гитцигом в 1870 году. Они раздражали переднюю центральную извилину, что вызывало двигательную реакцию у животных. В дальнейшем оказалось, что отсюда начинаются не только двигательные пути, имеются также зоны восприятия глубокой чувствительности мышц. Спереди от передней центральной извилины находятся премоторные поля, которые формируют комплексные, координированные, стереотипные движения и регулируют пластический тонус (через базальные ядра) и тонус гладких мышц. Соматотопическая локализация моторных функций в коре занимает тем большую площадь, чем важнее значение и чем совершеннее и точнее должна быть координация тех или иных движений. Например, самую большую площадь занимают губы, мимические мышцы лица и пальцы верхних конечностей. В реализации двигательных функций, кроме передней центральной извилины и премоторных полей, также участвуют затылочная, верхнетеменная области и вторая лобная извилина.

**Ассоциативные зоны** наиболее выражены в лобной, височной и теменной долях полушарий головного мозга. Они занимают 80 % площади коры, в то время как сенсорные и моторные – 20 %.

*Характерные черты ассоциативных зон:*

1) наличие полисенсорных нейронов, куда поступает вторичная (обработанная) информация с выделением биологической значимости сигнала. Это позволяет формировать программу целенаправленного поведения;

2) способность к пластическим перестройкам в зависимости от значимости информации;

3) длительное хранение следов информации (они могут сохраняться в течение всей жизни по принципу обратной связи, что имеет исключительное значение в механизмах ассоциативной переработки, хранения и накопления знаний).

Ассоциативные зоны связаны с моторными и сенсорными проекционными зонами и окружают их, в результате чего происходит объединение разносенсорной информации. Благодаря этому формируются сложные элементы сознания – именно здесь зарождаются замыслы предстоящих движений. Большинство нейронов участвуют в интеграции сенсорной и моторной информации и обладают способностями к обучению. Разрушение ассоциативных зон приводит к грубым нарушениям памяти и обучения.

Теменная область коры участвует в формировании субъективных представлений об окружающем пространстве и о нашем теле. Это происходит благодаря сопоставлению кожной сенсорной, проприоцептивной и зрительной информации.

Лобные ассоциативные поля тесно связаны с лимбической системой и реализуют программы сложных поведенческих актов.

Распределение функций по областям мозга не абсолютно. Все области мозга имеют полисенсорные нейроны. Если в раннем детском возрасте удалить одну из зон коры (когда функции в коре еще жестко не закреплены), то функции утраченной области практически полностью восстанавливаются.

## ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

**1. К функциям гипоталамуса относится:**

а) контроль произвольных движений;

б) подкорковый центр интеграции всех видов чувствительности;

в) центр регуляции тонуса мышц и координации движений;

г) подкорковый центр интеграции вегетативной и эндокринной регуляций.

**2. Основной функцией таламуса является:**

а) формирование эмоций;

б) регуляция позы;
в) обобщение всех видов чувствительности;
г) обобщение вегетативных реакций.

**3. К функциям лимбической системы относят:**

а) коллектор всех видов чувствительности;
б) выполнение статокинетических рефлексов;
в) программирование движений;
г) организация эмоционально-мотивационного поведения.

**4. Особенностью таламуса является:**

а) построение по колонковому образцу;
б) продукция рилизинг-факторов;
в) коллектор всех видов чувствительности;
г) называется висцеральным мозгом.

**5. К нарушениям базальных ганглиев относится:**

а) летаргический сон;
б) болезнь Паркинсона;
в) децеребрационная ригидность;
г) потеря памяти.

**6. Кожная рецептирующая система проецируется на:**

а) затылочную долю;
б) заднюю центральную извилину;
в) височную долю;
г) гиппокампальную извилину;

**7. Повреждение гиппокампа вызывает:**

а) децеребрационную ригидность;
б) нарушение памяти;
в) спинальный шок;
г) интенционный тремор.

**8. Базальные ганглии участвуют в программировании движений вместе с:**

а) мозжечком;
б) миндалевидным телом;
в) ретикулярной формацией;
г) гиппокампом.

**9. В гипоталамусе располагается:**

а) центр моторных функций;
б) центр терморегуляции;
в) центр обоняния;
г) центр слуха.

**10. Сколько процентов площади коры занимают ассоциативные зоны:**

а) 10 %;
б) 50 %;
в) 80 %;
г) 20 %.

## Тема 5. РЕФЛЕКТОРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СОМАТИЧЕСКИХ И ВЕГЕТАТИВНЫХ ФУНКЦИЙ

**Цель:**

1. Ознакомиться с особенностями строения и функций отделов вегетативной нервной системы.

2. Изучить влияние различных отделов ЦНС на соматические и вегетативные функции.

**Вопросы для самоподготовки:**

1. Соматическая нервная система: понятие, функции.

2. Общие принципы нервной регуляции позы и фазных (произвольных и непроизвольных) движений. Роль спинного мозга, ствола мозга, мозжечка, базальных ганглиев и коры в регуляции двигательной активности.

3. Общий план строения вегетативной нервной системы, отличия от соматической нервной системы, функции.

4. Симпатическая нервная система: первичные центры, ганглии, медиаторы, функции, рефлекторная дуга.

5. Парасимпатическая нервная система: первичные центры, ганглии, медиаторы, функции, рефлекторная дуга.

6. Метасимпатическая нервная система, функции, рефлекторная дуга.

7. Высшие центры вегетативной регуляции.

**Домашнее задание:**

1. Нарисовать рефлекторную дугу соматического рефлекса (моно- и полисинаптическую).

2. Нарисовать рефлекторную дугу вегетативных рефлексов – симпатического и парасимпатического, спинального и бульбарного.

3. Выписать отличия соматической и вегетативной нервной системы.

**Практическая часть:**

Работа 1. Оценка вегетативного тонуса человека методом анкетирования.

Работа 2. Демонстрация глазосердечного рефлекса Данини – Ашнера.

В зависимости от объектов иннервации (функционально) нервная система делится на соматическую и автономную. Элементы анимальной и вегетативной частей содержатся как в центральном, так и в периферическом отделах нервной системы, чем достигается ее единство.

**Соматическая (анимальная) нервная система**

Соматическая (анимальная) нервная система отвечает за иннервацию и регуляцию активности скелетных мышц, а также восприятие сигналов из внешней среды. Ее афферентные нейроны проводят импульсы от органов чувств в центральные отделы, а двигательные – управляют произвольной мускулатурой скелета и обеспечивают сокращения мышц в ротовой полости (язык, гортань, глотка), верхней трети пищевода, а также работу сфинктеров мочевыводящей и пищеварительной систем. Соматическая система осуществляет адаптацию к природной и социальной среде, связанную с изменением поведения. Многие реакции, обеспечиваемые данной системой, контролируются сознанием и могут произвольно изменяться.

Высшим центром соматической нервной системы является кора больших полушарий, куда и поступает информация от органов чувств и где изыскиваются способы удовлетворения потребностей. В лобных долях коры разрабатывается план будущих действий. Цели человека в конечном счете сводятся к мышечному движению – будь то работа на станке, письмо, речь или чтение (движение глаз, произнесение слов про себя и т.д.). Двигательная система обеспечивает взаимодействие организма с окружающей средой и включает в себя речь, письмо, мимику, позы, жесты.

Структуры, отвечающие за нервную регуляцию позы и движения, локализуются в различных отделах ЦНС. В их расположении просматривается иерархия, отражающая постоянное усовершенствование двигательной функции в процессе эволюции. Система управления движениями состоит из трех уровней: 1) кора головного мозга; 2) ствол мозга; 3) спинной мозг. Чем ниже уровень, тем более простые программы

управления движениями в нем заложены. Так, в спинном мозге представлены программы элементов основных движений, в стволе – отдельных цельных движений, а в коре головного мозга – сложных поведенческих актов. При выполнении движения высшие центры включают готовые программы, заложенные в низших центрах, и формируют из этих простых программ более сложные. Для управления сложными движениями необходимы системы, обеспечивающие уточнение и коррекцию программ. Роль таких систем выполняют мозжечок и базальные ядра, которые уточняют все движения перед их началом или в ходе выполнения. Деятельность всех двигательных структур основана на рефлекторном принципе. Двигательные области коры, базальные ганглии и мозжечок играют особую роль в осуществлении целенаправленных движений. Двигательная область коры является последним супраспинальным центром, в котором замысел движения превращается в его программу. В программировании движений, запускаемых корой, большую роль играют мозжечок и базальные ганглии, которые посылают импульсы в двигательную кору через ядра таламуса. В свою очередь, эти структуры получают импульсы от всех областей коры больших полушарий и, прежде всего, от её ассоциативной зоны, представляя собой важное связующее звено между ассоциативной и двигательной областями. Кроме того, эфферентные сигналы мозжечка участвуют в регуляции активности нейронов вестибулярных (ядро Дейтерса), красных и других двигательных ядер ствола, а через них – в регуляции активности мотонейронов спинного мозга и ядер черепных нервов.

### Автономная (вегетативная) нервная система

Автономная (вегетативная) нервная система – это часть нервной системы, выполняющая следующие функции:

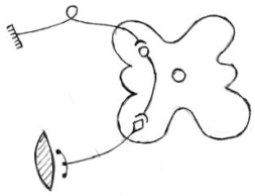
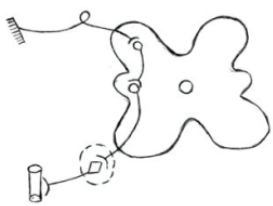
1. Регуляция деятельности внутренних органов, кровеносных и лимфатических сосудов, потовых и эндокринных желез.
2. Трофическая иннервация скелетной мускулатуры, рецепторов и самой нервной системы.

3. Поддержание постоянства внутренней среды или гомеостаза при различных воздействиях на организм.
4. Регуляция обмена веществ, размножения, роста и развития.

Дуга вегетативного рефлекса построена по общему принципу, но имеет особенности. Афферентная часть дуги существенно не отличается от таковой у соматического рефлекса. Одно и то же афферентное волокно может вызвать и вегетативный, и соматический рефлекс. Различаются эти дуги по расположению эфферентных нейронов. У соматической системы тело эфферентного нейрона находится в структурах ЦНС, а его отросток (аксон), располагаясь на периферии, достигает исполнительного органа. У вегетативной рефлекторной дуги двигательные нейроны располагаются в ганглиях, т.е. вне ЦНС. Вегетативная и соматическая нервные системы действуют содружественно. Однако они вовлекаются в рефлекторные реакции в разной степени и с разной скоростью.

Таблица 3 – Сравнительная характеристика соматической и вегетативной нервных систем

| Признак | Соматическая система | Вегетативная система |
|---|---|---|
| Рецепторы | В основном получает сигналы от экстеро- и проприорецепторов | Получает сигналы от тех же рецепторов, но в основном от интерорецепторов |
| Первичные центры | В сегментах спинного мозга и в стволе головного мозга | В продолговатом и среднем мозге, в боковых рогах тораколюмбальных сегментов и сакральных сегментах спинного мозга |
| Локализация нейронов в центре | Вставочные и эфферентные нейроны | Вставочные и преганглионарные нейроны |
| Эфферентные нейроны | В структурах ЦНС | В ганглиях (вне ЦНС) |
| Эфферентная часть | Не прерывается | Прерывается на: преганглионарное волокно, ганглий, постганглионарное волокно |

| | | |
|---|---|---|
| Эфферентные волокна | Тип А (толстые, мякотные, имеющие высокую скорость проведения возбуждения) | Тип В, преганглионарные волокна (тонкие, мякотные) и тип С, постганглионарные волокна (безмякотные) с более низкой скоростью проведения возбуждения |
| Медиатор эфферентного нейрона | Ацетилхолин | Ацетилхолин или норадреналин |
| Сегментарность | Есть | Нет |
| Функция | Пусковая для скелетных мышц (включение и выключение их работы) | Модулирующая (направляющая) |
| Произвольность | Есть | Нет |
| Рефлекторная дуга |  |  |

ВНС отличается от соматической нервной системы локализацией своих ядер в ЦНС, очаговым выходом волокон из мозга, отсутствием сегментарности их распределения на периферии и малым диаметром волокон. Помимо этого, волокна ВНС, направляющиеся из мозга к внутренним органам, обязательно прерываются в периферических вегетативных ганглиях, образуя синапсы на их нейронах. Соответственно, волокна, прерывающиеся в вегетативном ганглии, называются преганглионарными, а выходящие из ганглия – постганглионарными. Аксоны постганглионарных нейронов иннервируют орган-мишень. Вегетативные ганглии подразделяются на паравертебральные, расположенные по бокам от позвоночника, и превертебральные, лежащие на некотором отдалении от позвоночника. Паравертебральные узлы образуют симпатический ствол. Оба вида ганглиев относятся к симпатическому отделу ВНС.

У парасимпатического отдела ВНС выделяют экстрамуральные (околоорганные) и интрамуральные (внутриорганные) ганглии. Центры ВНС расположены в четырех отделах ЦНС – мезенцефальном, бульбарном, тораколюмбальном и сакральном очагах спинного мозга. Эти центры представлены вегетативными ядрами либо черепных нервов (III, VII, IX, X), либо вегетативными ядрами боковых рогов спинного мозга. Ядра, находящиеся в мезенцефальном, бульбарном и сакральном отделах, образуют парасимпатическую часть ВНС, а находящиеся в тораколюмбальном отделе – симпатическую.

На основании структурно-функциональных особенностей различают три отдела вегетативной нервной системы – симпатический, парасимпатический и метасимпатический. Как правило, первые два оказывают на органы противоположное влияние, а третий – обеспечивает саморегуляцию органов. Между нейронами вегетативной рефлекторной дуги образуются межнейрональные синапсы, в щель которых выделяется соответствующий медиатор. Основным медиатором преганглионарных нейронов (как симпатических, так и парасимпатических) является ацетилхолин. Медиатором постганглионарных парасимпатических волокон также служит ацетилхолин, симпатических – норадреналин. Следует отметить, что постганглионарные симпатические волокна, идущие к потовым железам и сосудам скелетных мышц, выделяют на своих окончаниях ацетилхолин и поэтому называются холинергическими симпатическими нервами. Однако в настоящее время доказано, что медиаторов ВНС гораздо больше (пурины, дофамин, серотонин, пептиды и др.), и один и тот же нейрон может выделять различные медиаторы.

Симпатические нервные волокна имеют значительно более широкое распространение, чем парасимпатические, и иннервируют фактически все органы и ткани организма. Парасимпатические же нервы не иннервируют скелетную мускулатуру, ЦНС, большую часть кровеносных сосудов, надпочечники, матку, потовые железы. Симпатическая система – это система стресса, мобилизации ресурсов, парасимпатическая –

система восстановления ресурсов. Соответственно, отличаются влияния этих отделов на внутренние органы. Оба отдела ВНС оказывают на органы тонические влияния – посылают к ним постоянную импульсацию. Эти тонические влияния для разных органов выражены по-разному: так, в покое имеются выраженные парасимпатические, но лишь незначительные симпатические тонические влияния; напротив, симпатические тонические влияния на большинство сосудов весьма интенсивны, а парасимпатические – отсутствуют.

Все уровни ВНС подчинены высшим вегетативным центрам, расположенным в гипоталамусе промежуточного мозга. Они в свою очередь находятся под влиянием коры больших полушарий, которая обеспечивает целостное реагирование организма, объединяя его соматические и вегетативные функции в единые акты поведения.

Изучение ВНС необходимо студентам, поскольку в практической деятельности они будут встречать больных с нарушениями вегетативных функций. Ряд вегетативных рефлексов используется в клинике для суждения о функциональном состоянии нервной системы с помощью вегетативных функциональных проб. К их числу относятся: глазосердечный рефлекс, дыхательно-сердечный рефлекс, ортостатический рефлекс и т.д. Для суждения о сосудистых реакциях в клинике часто исследуют рефлекторные изменения состояния сосудов при механическом раздражении кожи тупым предметом – дермографизм.

**Симпатический отдел ВНС**

- Первичные центры расположены в боковых рогах тораколюмбального отдела спинного мозга.
- Зона иннервации симпатической нервной системы диффузная – она иннервирует все внутренние органы.
- Ганглии находятся вблизи от ЦНС – паравертебральные (симпатический ствол) и превертебральные (звездчатый, чревной и брыжеечный). В симпатическом стволе

различают несколько отделов, в каждый из которых входят парные узлы:

- шейный – три пары шейных узлов,
- грудной – 11 пар грудных узлов,
- поясничный – четыре пары поясничных узлов,
- тазовый – четыре пары крестцовых узлов и один непарный узел (копчиковый).

Симпатические ганглии входят в состав вегетативных нервных сплетений, в формировании которых участвуют ветви от симпатического ствола: сердечное сплетение расположено у основания сердца и иннервирует сердце и легкие, чревное сплетение лежит позади желудка и иннервирует органы брюшной полости, подчревное сплетение находится впереди крестца и иннервирует органы малого таза.

- Преганглионарные волокна – короткие, постганглионарные – длинные (рисунок 30).
- В преганглионарном синапсе выделяется медиатор ацетилхолин, а в постганглионарном – норадреналин.

**Функции симпатической нервной системы**

1. Расширяет зрачок.

2. Суживает сосуды, усиливает и учащает работу сердца, повышает АД.

3. Расширяет бронхи, уменьшает секрецию их слизистой.

4. Тормозит моторику ЖКТ и секрецию пищеварительных желез.

5. Расслабляет мочевой пузырь и сокращает пузырный сфинктер.

6. Повышает обмен веществ, но энергия тратится неэкономно, много ее теряется в виде тепла, КПД снижается.

7. Адаптационно-трофическое действие – приспосабливает обмен веществ в органах и тканях к выполняемой нагрузке.

8. Снимает утомление за счет перераспределения энерготрат.

9. Энерготропное приспособительное, катаболическое действие.

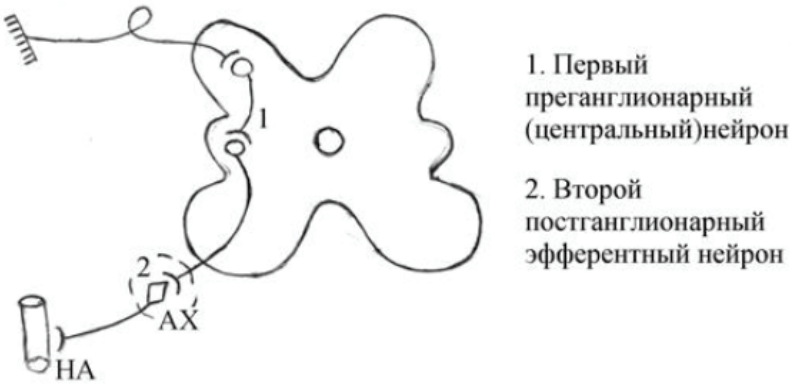



Рисунок 30 – Рефлекторная дуга симпатической нервной системы

**Парасимпатический отдел ВНС**

- Первичные центры в двух очагах: в краниобульбарном отделе продолговатого и среднего мозга и в интермедиолатеральных ядрах сакральных сегментов.
- Ганглии: интрамуральные (внутри рабочего органа) и реже экстрамуральные (вблизи рабочего органа).
- Преганглионарное волокно длинное, постганглионарное – короткое (рисунок 31).
- В преганглионарных и постганглионарных синапсах выделяется ацетилхолин.

**Функции парасимпатической нервной системы**

1. Суживает зрачок.

2. Расширяет сосуды, ослабляет и урежает работу сердца, понижает АД.

3. Суживает бронхи, увеличивает секрецию их слизистой.

4. Усиливает моторику и секрецию ЖКТ.

5. Сокращает мочевой пузырь, расслабляет пузырный сфинктер.

6. Не влияет на обмен веществ, но делает его более эффективным. Больше накапливается энергии, снижаются энергопотери в виде тепла.

7. Способствует восстановлению физической и психической работоспособности.

8. Обеспечивает трофотропное приспособление и анаболическое действие.

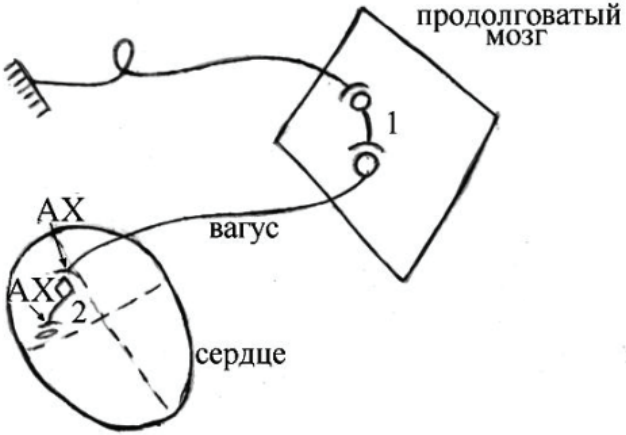



Рисунок 31 – Рефлекторная дуга парасимпатической нервной системы

**Метасимпатическая нервная система**

После перерезки симпатических и парасимпатических нервов многие органы способны продолжать присущие им функции без изменений. Например, сохраняется всасывание и перистальтика в кишечнике, сократительная способность сердца, мочеточника, желчного пузыря. Становится понятным, что в этих органах управление их работой обеспечивается не только симпатическим и парасимпатическим отделами вегетативной нервной системы, но и рефлекторными дугами, замыкающимися в пределах стенки самих органов (рисунок 32), т.е. их функциональная автономия объясняется наличием метасимпатической нервной системы, которая обладает автоматизмом, а также имеет свои местные рефлекторные дуги (образованы клетками Догеля трех типов: I типа – эфферентные; II типа – афферентные; III типа – вставочные) и медиаторы.

**Особенности метасимпатической нервной системы:**

1) иннервирует только полые внутренние органы, обладающие собственной моторной активностью: желудок, кишечник, мочевой пузырь, сердце, бронхи, шейка матки;

2) находится под контролем симпатической и парасимпатической нервной системы;

3) имеет собственные афферентные клетки;

4) более независима от ЦНС, чем симпатический или парасимпатический отделы вегетативной нервной системы;

5) устранение метасимпатической регуляции приводит к потере координированной ритмической моторной функции;

6) имеет собственные медиаторы.

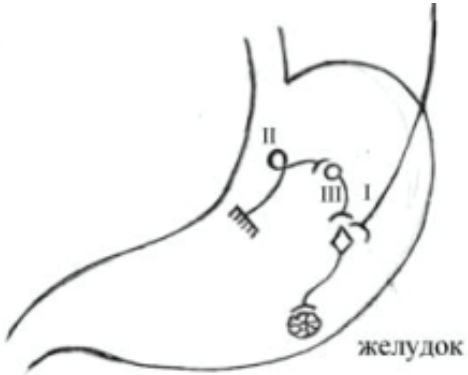



Рисунок 32 – Периферические рефлекторные дуги (клетка Догеля I типа одновременно является постганглионарным нейроном для блуждающего нерва)

Высшие вегетативные центры (надсегментарные) объединяют и регулируют деятельность симпатического и парасимпатического отделов, координируют функции рабочего органа через несколько сегментарных центров, а также путем взаимодействия с другими системами – эндокринной, кровеносной и др., к ним относятся:

1) *ретикулярная формация,* ядра которой формируют центры жизненно важных функций (дыхательный и сосудодвигательный центры, центры сердечной деятельности, регуляции обме-

на веществ и т.д.). Нарушение функции ретикулярной формации проявляется вегетативно-сосудистыми расстройствами и, кроме того, страдают интегративные функции, которые необходимы для формирования целесообразного адаптивного поведения;

2) *мозжечок,* принимая участие в регуляции двигательных актов, одновременно обеспечивает эти соматические функции адаптационно-трофическими влияниями, которые через соответствующие центры приводят к расширению сосудов интенсивно работающих мышц и повышению в них уровня трофических процессов. Мозжечок участвует в регуляции таких вегетативных функций, как зрачковый рефлекс, трофика кожи (скорость заживления ран), сокращение мышц, поднимающих волосы;

3) *гипоталамус* – главный подкорковый центр интеграции вегетативных функций, поддерживает оптимальный уровень обмена веществ и участвует в терморегуляции. За счет связей с таламусом он получает информацию о состоянии органов и систем, а вместе с гипофизом образует функциональный комплекс – гипоталамо-гипофизарную систему, где играет роль своеобразного реле, включающего гипофизарную гормональную цепь в регуляцию различных висцеральных и соматических функций;

4) *лимбическая система,* обеспечивает интеграцию вегетативных, соматических и эмоциональных реакций;

5) *полосатое тело* участвует в безусловно-рефлекторной регуляции вегетативных функций. Повреждение или раздражение его ядер вызывает изменение кровяного давления, усиление выделения слюны, слез, пота.

Высшим центром регуляции вегетативных и соматических функций, а также их координации является кора больших полушарий, куда по афферентным путям поступают импульсы от органов чувств, сомы и внутренних органов и через эфферентную часть вегетативной нервной системы, главным образом, через гипоталамус, кора оказывает влияние на функцию внутренних органов, обеспечивая адаптацию организма к меняющимся условиям окружающей и внутренней среды.

Примером кортиковисцеральной связи может служить изменение вегетативных реакций под влиянием словесных сигналов.

Таким образом, вегетативная нервная система, так же, как и вся нервная система, построена по принципу иерархии.

## ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ:

### Работа 1. Оценка вегетативного тонуса человека методом анкетирования

*Оснащение:* кушетка, тонометр с фонендоскопом, секундомер, термометр для измерения температуры тела, стеклянная палочка.

*Ход работы:* следуя пунктам таблицы, при каждом положительном ответе ставьте знак «+», что будет соответствовать одному баллу.

Таблица 4 – Опросник для ориентировочной оценки исходного вегетативного тонуса человека

| Симптомы и клинические показатели | Симпатикотония | Нормотония | Ваготония |
|---|---|---|---|
| Цвет кожи<br>Дермографизм | Бледный<br>Розовый, белый | Нормальный<br>Красный | Склонность к покраснению<br>Красный |
| Температура тела | Склонность к повышенной | Нормальная | Склонность к пониженной |
| Масса тела | Склонность к похуданию | Нормальная | Склонность к избыточной массе |
| Аппетит | Повышен | Нормальный | Снижен |
| ЧСС | Склонность к тахикардии | Нормальная | Склонность к брадикардии |
| АД | Склонность к повышению | Соответственно возрасту | Склонность к гипотензии |
| Ощущение сердцебиений в покое | Характерно | Не характерно | Не характерно |
| Боли в области сердца | Возможны | Не характерны | Часты |

| | | | |
|---|---|---|---|
| ЧД | Повышена | Нормальная | Снижена |
| Объем дыхания | Повышен | Нормальный | Снижен |
| Физическая работоспособность | Повышена | Нормальная | Снижена |
| Сон | Беспокойный | Спокойный | Глубокий |
| Психоэмоциональные особенности | Рассеянность, часто повышенная возбудимость | Уравновешенность | Апатия |
| Количество баллов: | | | |

По преобладанию суммы баллов в одной из трех колонок, сформулировать одно из трех заключений:

- эйтония, или нормотония (относительное вегетативное равновесие)
- ваготония (преобладание парасимпатических влияний)
- симпатикотония (превалирование симпатических влияний).

**Примечание к работе 1. Определение дермографизма**

Дермографизм – показатель тонуса прекапилляров кожи.

*Ход работы:* нанести легкое штриховое раздражение кожи стеклянной палочкой с острым концом или рукояткой перкуторного молоточка. Через 8–10 с наблюдать появление полоски. Определить ее цвет – белый или красный. Затем тем же предметом произвести медленное и сильное раздражение. Наблюдать появление полоски, определить ее цвет. Появление белой полоски квалифицируют как белый дермографизм, красной – как красный. У здоровых людей при легком раздражении появляется местный белый дермографизм, а при более сильном – местный красный. Если и при легком, и при сильном давлении наблюдается белая полоска, это расценивается как повышенный тонус сосудистых стенок. Если в обоих случаях наблюдается красный дермографизм, это свидетельствует об их пониженном тонусе.

*Оформление результатов работы:* полученные результаты занесите в тетрадь протоколов опытов, оцените их и сделайте вывод, сравнив с нормой.

## Работа 2. Демонстрация рефлекса Данини – Ашнера (глазосердечный)

*Цель работы:* получить рефлекс Данини – Ашнера у человека.

*Ход работы.* У обследуемого подсчитывают частоту пульса. Экспериментатор прикладывает обе руки к боковым поверхностям головы и большими пальцами медленно в течение 10 с надавливает не очень сильно на глазные яблоки. Вновь подсчитывают ЧСС и сравнивают с исходными данными.

*Рекомендации:* зарисовать схему рефлекторной дуги полученного рефлекса Данини – Ашнера.

*Оценка полученных знаний.* Урежение пульса от 2 до 8 ударов считается оптимальным. При более выраженном замедлении пульса (более 8 ударов) рефлекс положительный со значительной парасимпатической реактивностью. Неизменный пульс – рефлекс считается отрицательным, значит, преобладает выраженная симпатико-тоническая реакция.

## ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

**1. Вегетативный ганглий – это место переключения нейронов:**

а) в спинном мозге;
б) за пределами ЦНС;
в) в головном мозге;
г) в чувствительном ганглии.

**2. Высшим центром регуляции произвольных движений является:**

а) спинной мозг;
б) мозжечок:
в) ствол мозга;
г) кора больших полушарий.

**3. Парасимпатические ганглии находятся:**

а) в области задних корешков спинного мозга;
б) внутри органов (интрамурально);
в) в симпатическом стволе;
г) в боковых рогах спинного мозга.

**4. Рефлекторная дуга вегетативной системы состоит, как минимум, из:**

а) одного нейрона;

б) двух нейронов;

в) трех нейронов;

г) четырех нейронов.

**5. Спинальный уровень организации движений обеспечивает:**

а) примитивные двигательные реакции;

б) произвольные движения;

в) сложные познотонические рефлексы;

г) координацию двигательных реакций.

**6. Медиатором нервно-мышечного синапса в соматической нервной системе является:**

а) норадреналин;

б) ацетилхолин;

в) серотонин;

г) глицин.

**7. Преганглионарные вегетативные нейроны расположены:**

а) в передних корешках спинного мозга;

б) в боковых рогах спинного мозга;

в) внутри органов (интрамурально);

г) в симпатическом стволе.

**8. Метасимпатическая нервная система – это комплекс:**

а) нервных образований, расположенных в полых внутренних органах;

б) нейронов соматической системы спинного мозга;

в) вегетативных нейронов спинного мозга;

г) нейронов головного мозга.

**9. В состав метасимпатической системы входят клетки:**

а) Реншоу;

б) Догеля;

в) Дейла;

г) Пуркинье.

**10. Функцией вегетативной нервной системы является:**

а) регуляция сокращений скелетных мышц;

б) осуществление произвольных движений;
в) регуляция обменных процессов;
г) поддержание позы.

**11. Во время сна снижается уровень обменных процессов, так как:**

а) повышен тонус симпатической системы;
б) повышен тонус парасимпатической системы;
в) повышен тонус соматической системы;
г) снижен тонус парасимпатической системы.

**12. При раздражении парасимпатической нервной системы отмечается:**

а) сужение зрачка, брадикардия;
б) расширение зрачка, тахикардия;
в) тахикардия, повышение артериального давления;
г) сужение зрачка, тахикардия.

**13. Во время стресса повышается активность симпатической системы, так как она:**

а) вызывает торможение деятельности сердечно-сосудистой системы;
б) обладает адаптационно-трофическим действием;
в) повышает секреторную активность желудочно-кишечного тракта;
г) понижает уровень артериального давления.

**14. Спинномозговые центры вегетативной нервной системы находятся в:**

а) спинномозговом ганглии;
б) передних рогах;
в) задних рогах;
г) боковых рогах.

**15. Основными медиаторами эфферентной части вегетативной нервной системы являются:**

а) ацетилхолин, дофамин;
б) норадреналин, глицин;
в) ацетилхолин, норадреналин;
г) гамма-аминомасляная кислота, глицин.

# Тема 6. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ РЕЦЕПЦИИ. ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР. СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР

**Цель:**

1. Знать структуру и основные принципы деятельности анализаторов.

2. Знать особенности структуры и функции различных анализаторных систем.

**Вопросы для самоподготовки:**

1. Учение И.П. Павлова об анализаторах. Основные принципы организации. Кодирование информации на разных уровнях ЦНС. Классификация анализаторных систем.

2. Рецепторный отдел анализаторов: классификация рецепторов; функции рецепторов; свойства рецепторов; механизм образования рецепторного потенциала.

3. Проводниковый отдел анализаторов, значение.

4. Роль коркового отдела анализаторов.

5. Характеристика зрительного анализатора: общий принцип строения, роль различных элементов в светопроведении, светопреломлении, а также свето- и цветовосприятии, физиологические механизмы рефракции и аккомодации; механизмы свето- и цветовосприятия.

6. Характеристика слухового анализатора: общий принцип строения (звукоулавливающий, звукопроводящий, звуковоспринимающий аппараты); механизм восприятия и обработки звуковой информации.

**Домашнее задание:**

1. Описать общий принцип строения анализаторных систем.

2. Выписать классификацию рецепторов.

3. Описать свойства рецепторов.

**Практическая часть:**

1. Сенсибилизация и адаптация обонятельных рецепторов.

2. Определение пространственного порога.

3. Определение разностного порога.

4. Наблюдение контрастных цветов.

5. Бинокулярное зрение.

## ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Организм непрерывно получает информацию с помощью органов чувств об изменениях внешней и внутренней среды, при этом каждый из органов воспринимает только их определенный параметр. Раздражитель представляет комплекс признаков, при оценке которых возникает ощущение формы, цвета, температуры, запаха и других свойств. Подобное выделение характеристик раздражителя осуществляется благодаря наличию специализированных структур – анализаторов. Учение о них было создано И.П. Павловым. Он рассматривал анализаторы как систему, состоящую из трех отделов: периферического, проводникового и коркового, построенных по общему принципу и выполняющих строго определенные функции.

### Анализатор

*Анализатор* – совокупность образований, обеспечивающих восприятие энергии раздражителя, ее трансформацию в процессы возбуждения, их проведение по структурам ЦНС к специфическим зонам коры, где происходят высший анализ и синтез, в результате которого формируется ощущение.

В настоящее время термин «анализатор» сменяется более широким понятием «сенсорная система», представляющим совокупность всех структур ЦНС, связанных с рецепторами и включающим механизмы регуляции деятельности отделов анализатора с помощью обратных связей (между мозговыми анализирующими структурами и воспринимающим рецептивным аппаратом). Для сенсорных систем характерен процесс адаптации к раздражению.

***Выделяют четыре основные группы сенсорных систем:***

1) *сенсорные системы внешней среды,* возбуждение которых вызывает формирование субъективных ощущений (зрение, слух, обоняние, вкус, температурная и тактильная чувствительность). Благодаря этим системам происходит познание внешней среды и приспособление к ней, поддержание тонуса ЦНС;

2) *сенсорные системы внутренней среды,* воспринимают и анализируют изменения внутренней среды организма и показатели деятельности различных органов, осуществляют регуляцию их функций, поддерживают гомеостаз, обеспечивают приспособление организма в разных условиях жизнедеятельности;

3) *сенсорные системы положения тела,* воспринимают и анализируют изменения положения тела в пространстве и частей тела относительно друг друга (вестибулярная, проприоцептивная). Значение этих систем – регуляция мышечного тонуса, поддержание естественной позы, ее восстановление при нарушении, координация движений;

4) *система боли,* информирует организм о повреждающих действиях и патологических процессах.

***Анализатор состоит из трёх отделов:***

1) *периферический* – рецепторы, воспринимающие раздражение и превращающие его в нервное возбуждение;

2) *проводниковый* – проводящие нервные пути, передающие нервный импульс;

3) *центральный* – участок коры больших полушарий головного мозга, анализирующий поступившую сенсорную информацию и строящий сенсорный образ.

***В анализаторах происходят следующие процессы:***

1. *Анализ* – разложение целого на составные части, выделение главного. В центральном отделе анализаторов происходит высший анализ, или различение действующих на организм раздражителей с помощью возникающих ощущений.
2. *Синтез* – объединение различных элементов в единое целое, в систему. За счет синтеза происходит узнавание объекта, явления или формирование образа впервые встречаемого объекта, явления, а также осуществление ответной реакции организма.
3. *Сохранение информации* в виде кратковременной и долговременной памяти (лежит в основе узнавания объекта или явления на основе чувственных представлений).
4. *Воспроизведение* информации.

## Рецепторный отдел

Рецепторный отдел отвечает за преобразование энергии раздражителя в электрический сигнал (рецепторный и генераторный потенциалы, потенциал действия).

*Рецепторы* – чувствительные нервные окончания или специализированные клетки, воспринимающие раздражения из внешней или внутренней среды и преобразующие их в нервное возбуждение, передаваемое в виде нервных импульсов в ЦНС.

Классификация рецепторов

***I. По расположению:***

*1) экстерорецепторы* – воспринимают раздражители из внешней среды организма, делятся на: а) контактные: рецепторы воспринимают возбуждение при непосредственном контакте с раздражителем (например, осязательные, обонятельные, вкусовые); б) дистантные: воспринимают раздражение на некотором расстоянии (например, зрительные, слуховые);

*2) интерорецепторы* – воспринимают раздражители из внутренней среды организма, к ним относятся: а) висцерорецепторы внутренних органов и сосудов (хемо-, баро-, осмо-, волюморецепторы и др.); б) проприорецепторы опорно-двигательного аппарата (мышечные веретена, тельца Гольджи); в) вестибулорецепторы вестибулярного аппарата.

***II. По характеру раздражителя:***

*1. Хеморецепторы* – воспринимают воздействие растворенных или летучих химических веществ: химические изменения состава крови (сосудистые рецепторы), состава пахучих веществ (обоняние), питательных веществ (вкус), тканевой жидкости (тканевые рецепторы).

*2. Фоторецепторы* – воспринимают видимый и ультрафиолетовый свет.

*3. Механорецепторы* – воспринимают механические стимулы: осязательные (прикосновение, давление, вибрация), слуховые (фонорецепторы – колебания воздуха или воды), гравитационные, вестибулярные (изменение положения тела в пространстве), тензорецепторы (воспринимают растяжение мышцы или сухожилия), барорецепторы (воспринимают механическое рас-

тяжение стенки полого органа, обусловленное давлением его содержимого); осморецепторы – воспринимают изменения осмотической концентрации жидкости (как правило, внутренней среды).

*4. Терморецепторы* – воспринимают понижение (холодовые) или повышение (тепловые) температуры.

*5. Ноцицепторы* – их стимуляция приводит к возникновению боли. Такого физического стимула, как боль, не существует, поэтому выделение их в отдельную группу по природе раздражителя в некоторой степени условно. В действительности они представляют собой высокопороговые сенсоры различных (химических, термических или механических) повреждающих факторов. Однако уникальная особенность ноцицепторов, которая не позволяет отнести их, например, к «высокопороговым терморецепторам», состоит в том, что многие из них полимодальны: одно и то же нервное окончание способно возбуждаться в ответ на несколько различных повреждающих стимулов;

***III. По функциональным характеристикам:***

1) *мономодальные* – приспособлены для восприятия только одного вида раздражителя (фоторецепторы – световые волны, фонорецепторы – звуковые колебания, вкусовые рецепторы – различные оттенки вкуса);

2) *полимодальные* – приспособлены для восприятия различных видов раздражителей (например, прикосновение, холод и боль воспринимается рецепторами кожи);

***IV. По механизму восприятия раздражителя:***

1) *первичночувствующие* – это проприорецепторы, висцерорецепторы, болевые, обонятельные, температурные, тактильные; при действии раздражителя в таких рецепторах (окончаниях чувствительных нейронов) возникает рецепторный потенциал (он сам является генераторным), который вызывает генерацию ПД в афферентном нерве;

2) *вторичночувствующие* – это рецепторы зрения, слуха, вестибулярные, вкусовые, в данных рецепторах (специализированных рецепторных клетках, синаптически связанных с окончаниями афферентных нервов) возникший

рецепторный потенциал вызывает выделение из клетки медиатора, который действует на окончание нервного волокна. В результате развивается возбуждающий постсинаптический потенциал, который называется генераторным потенциалом. Именно он и будет вызывать генерацию ПД в нервном волокне;

***V. По скорости адаптации различают:***

1) *быстро адаптирующиеся рецепторы* (обоняния, тельца прикосновения Мейснера, рецепторы вибрации Пачини);

2) *рецепторы, адаптирующиеся со средней скоростью* (фоторецепторы глаза, фонорецепторы уха и терморецепторы кожи);

3) *медленно адаптирующиеся рецепторы* (механорецепторы растяжения легких и некоторые тактильные рецепторы);

4) *очень медленно адаптирующиеся рецепторы* (болевые, вестибуло-, проприорецепторы);

***VI. По качеству вызываемых ощущений:***

*1) слуховые;*

*2) зрительные;*

*3) обонятельные;*

*4) вкусовые;*

*5) осязательные.*

**Свойства рецепторов**

1. *Специфичность* – высокая чувствительность к адекватным раздражителям и низкая чувствительность к неадекватным. Большинство рецепторов приспособлены для восприятия только одного вида раздражителей (только одной модальности). Так, фоторецепторы сетчатки возбуждаются при действии света.

2. *Сенсибилизация* (сенситивность) – повышение чувствительности при восприятии раздражителя (например, повышение чувствительности слухового анализатора при действии звука в тишине, т. е. в условиях действия слабых раздражителей). Также это свойство может наблюдаться при возбуждении симпатической нервной системы, при увеличении количества катехоламинов, тироксина в крови.

3. *Адаптация* – ослабление возбуждения в рецепторе при длительном действии раздражителя постоянной силы.

4. *Функциональная мобильность* – увеличение или уменьшение количества функционирующих рецепторов в зависимости от условий окружающей среды и функционального состояния организма, например, уменьшение числа и активности вкусовых рецепторов при наполнении желудка.

5. *Пороги ощущений:*

- абсолютный – минимальная сила раздражения, вызывающая возбуждение, которое субъективно воспринимается в виде ощущения. Абсолютные пороги: низкие – для адекватных раздражителей, высокие – для неадекватных;
- порог различения (разностный, или дифференциальный) – минимальное изменение силы действующего раздражителя, воспринимаемое субъективно в виде изменения интенсивности ощущения. В 1834 году Вебер сформулировал следующий закон: ощущаемый прирост раздражения должен превышать на определенную долю раздражение, действовавшее ранее (3–8 % от фона – исходной силы). Так, усиление ощущения давления на кожу руки возникает лишь в том случае, когда накладывают дополнительный груз, составляющий определенную часть груза, положенного ранее: если ранее лежала гирька массой 100 г, то, чтобы человек ощутил эту добавку, надо дополнительно положить 3 г, а если лежала гирька массой 200 г – 6 г.
- пространственный – минимальное расстояние между двумя раздражителями в пространстве, когда они вызывают два различных ощущения (если это расстояние меньше, то воспринимается одно ощущение). Пространственный порог зависит от плотности рецепторов. Чем она больше, тем меньше данный порог. Например, для тактильных рецепторов пространственный порог минимален на кончике пальцев, губах, кончике языка и сравнительно большой в плечевой области, на спине.
- порог времени (или движения) – минимальное время между двумя раздражителями, следующими друг за другом, когда они вызывают два различных ощущения.

Так, в зрительном анализаторе максимальная частота вспышек света, которые воспринимаются раздельно, составляет около 20 мельканий в секунду.

### Проводниковый отдел анализатора

Проводниковый отдел анализатора (канал связи) имеет следующие особенности:

- *Многоканальность* – каждый нейрон сенсорного пути образует контакты с несколькими нейронами более высоких уровней. Поэтому нервные импульсы от одного рецептора проводятся к коре по нескольким цепочкам нейронов (параллельным каналам). Многоканальное проведение информации обеспечивает высокую надежность работы даже в условиях утраты отдельных нейронов (в результате заболевания или травмы), а также высокую скорость обработки информации.
- *Многослойность* – последовательная обработка информации на каждом уровне в местах переключения, причем каждый уровень ЦНС, передавая информацию дальше, может и сам сформировать и выдать ответ.
- *Наличие сенсорных воронок* (суживающихся и расширяющихся). Физиологический смысл «суживающейся воронки» заключается в уменьшении избыточности информации на входе, а «расширяющейся» – в обеспечении дробного и сложного анализа разных признаков сигнала.

### Корковый отдел анализатора

Корковый (центральный) отдел анализатора – отвечает за ощущение и восприятие раздражителя, т.е. отражение и субъективное опознание сенсорного образа. В коре происходит высший анализ и синтез поступившей информации от рецепторов, в результате которого мы различаем действующие раздражители и узнаем известные, а также формируем образы впервые встречаемого явления или предмета.

По морфофункциональным особенностям выделяют шесть главных анализаторных систем:

1. Зрительный анализатор (обрабатывает 60 % информации).
2. Слуховой анализатор (35 % информации).
3. Вестибулярный анализатор.
4. Вкусовой анализатор.
5. Обонятельный анализатор.
6. Сомато-висцеральный анализатор (тактильная, проприоцептивная, температурная, болевая и висцеральная формы чувствительности).

## Зрительный анализатор

*Зрительный анализатор* – совокупность структур, воспринимающих световое излучение (электромагнитные волны длиной 390–700 нм) и формирующих зрительные ощущения. Он позволяет различать освещенность предметов, их цвет, форму, размеры, характеристики передвижения, расстояние, на котором они расположены, пространственную ориентацию в окружающем мире. Доставка в мозг зрительной информации обеспечивается благодаря:

- световосприятию – способности воспринимать действие световых волн как специфического раздражителя и приспосабливаться к восприятию окружающего пространства при различных уровнях освещенности и контраста,
- цветовосприятию – способности дифференцировать волны по их длине.

Зрительный анализатор обеспечивает:

- центральное предметное зрение (различение формы, деталей, величины предметов);
- периферическое зрение (восприятие части пространства вокруг фиксированной точки);
- стереоскопическое зрение (восприятие объема, расстояния между объектами, между наблюдателем и объектом);
- динамическое зрение (восприятие деталей объектов при их движении относительно друг друга и/или относительно наблюдателя).

**Глаз состоит из следующих систем:**

1) оптической (обеспечивает преломление и фокусировку лучей на сетчатке, является фильтром для инфракрасных лучей, пропускает к сетчатке только видимую часть спектра);

2) фоторецепторной (обеспечивает восприятие световых сигналов).

**Оптическая система глаза** – это система линз, формирующая на сетчатке перевернутое и уменьшенное изображение внешнего мира. Задача оптической системы глаза – фокусировать изображение на сетчатке. Существуют следующие преломляющие среды глаза: роговица, влага передней и задней камер глаза, радужная оболочка со зрачком, хрусталик и стекловидное тело. Из общей оптической силы глаза примерно 1/3 приходится на хрусталик, а 2/3 – на роговицу.

Сужение или расширение *зрачка* регулируют световой поток в зависимости от освещенности, что позволяет обеспечивать оптимальную величину светового потока, падающего на сетчатку. Регуляция просвета зрачка осуществляется за счет мышц радужной оболочки, которые иннервируются вегетативными нервами: суживающие зрачок циркулярные мышцы иннервируются парасимпатическими волокнами, а расширяющие его радиальные мышцы – симпатическими. Сужение зрачка происходит также при рассматривании близко расположенных предметов, а расширение зрачка может возникать при некоторых функциональных состояниях организма (боль, страх, гнев), при удушье, наркозе.

Основную физиологическую роль в фокусировании изображения предмета на сетчатку играет *хрусталик*, так как он способен к аккомодации – изменению своей кривизны при изменении расстояния до объекта. Это позволяет четко видеть как отдаленные, так и близкие предметы. Хрусталик представляет собой прозрачное эластичное тело в форме двояковыпуклой линзы, которая заключена в капсулу. Она подвешена на натянутых волокнах цинновой связки, отходящих от ресничного тела (волокна ресничной мышцы). При сокращении ресничной (цилиарной) мышцы натяжение цинновых связок уменьшается, и хрусталик

(за счет своей эластичности) становится более выпуклым. Его кривизна и преломляющая сила увеличиваются, и глаз видит близко расположенные предметы. Когда человек смотрит вдаль, ресничная мышца расслаблена, цинновые связки натянуты, что приводит к растягиванию капсулы хрусталика. Он уплощается, его кривизна и преломляющая сила уменьшаются, и глаз видит далеко расположенные предметы. В связи с потерей эластичности хрусталика, ослаблением цилиарной мышцы и ригидностью цинновых связок у людей старшего возраста (после 60 лет) развивается *пресбиопия* (старческая дальнозоркость). В результате хрусталик теряет способность изменять свою кривизну, и преломляющая сила оптической системы глаза снижается.

Преломляющая сила глаза без явления аккомодации называется *рефракцией*. При нормальной рефракции глаза лучи от далеко расположенных предметов после прохождения через оптическую систему фокусируются на сетчатке в центральной ямке. Нормальная рефракция глаза называется *эмметропией.*

*Аномалии рефракции* – нарушения оптической системы глаза, при которых лучи не фокусируются на сетчатке и изображение становится нечетким. Различают следующие виды:

1. Дальнозоркость (гиперметропия) – при этом состоянии лучи от предмета в силу слабой преломляющей способности глаза или при малой длине глазного яблока фокусируются за сетчаткой. Нечеткость зрения возникает при рассмотрении близко расположенных предметов. Для исправления данного дефекта применяют двояковыпуклые (фокусирующие) линзы.
2. Близорукость (миопия) – при этом состоянии лучи от предмета фокусируются перед сетчаткой, а на нее падают уже рассеянные лучи. Это нарушение рефракции связано с большой длиной глазного яблока. Нечеткость зрения возникает при рассматривании отдаленных предметов. Для исправления этого дефекта применяют двояковогнутые (рассеивающие) линзы.
3. Астигматизм – нарушение рефракции глаза, обусловленное различной кривизной роговицы

и хрусталика в разных меридианах. В результате лучи от предмета не могут сходиться в одной точке, в фокусе. Поэтому предметы воспринимаются искаженными. Коррекцию осуществляют цилиндрическими рассеивающими или собирательными линзами.

***Фоторецепторная система глаза.*** Фоторецепторным отделом глаза является сетчатка. В ней содержатся два вида фоторецепторов – палочки и колбочки, которые распределены по сетчатке неравномерно. В центральной части (желтое пятно) расположены в основном колбочки, число которых по направлению к периферии сетчатки уменьшается. Количество палочек по направлению к периферии, наоборот, возрастает. Периферия сетчатки содержит исключительно палочки. Центр желтого пятна называется центральной ямкой (здесь находятся только колбочки). Место выхода зрительного нерва из сетчатки не содержит фоторецепторов и поэтому нечувствительно к свету. Его называют слепое пятно. Палочки функционируют при слабом освещении, поэтому обеспечивают сумеречное зрение, т.е. хорошее видение в темноте, а также черно-белое и периферическое зрение. Колбочки работают при ярком свете и могут различать цвета, поэтому их основной функцией является цветовое восприятие и обеспечение центрального зрения и остроты зрения (т.е. способность различать мелкие детали). Когда яркость света невелика, функционируют и палочки, и колбочки, обеспечивая мезопическое зрение. В сетчатке происходит не только преобразование световых раздражителей в электрические сигналы, но и процессы первичной обработки зрительной информации. В фоторецепторах содержатся светочувствительные зрительные пигменты, состоящие из белка опсина и ретиналя (альдегид витамина $A_1$). Палочки содержат родопсин, а колбочки – йодопсин.

В темноте фоторецепторы постоянно выделяют тормозной медиатор глутамат, действующий на биполярные клетки сетчатки. На свету происходит поглощение кванта света ретиналем. Он изомеризуется, что приводит к распаду пигмента на опсин и ретиналь. В результате снижается проницаемость натриевых каналов и возникает РП, который является гиперполяризующим

за счет уменьшения входа натрия в клетку. Под действием РП из фоторецепторов уменьшается выделение глутамата. Поэтому при освещении биполярная клетка деполяризуется и выделяет медиатор ацетилхолин, вызывающий появление ГП на мембране ганглиозной клетки. Данный потенциал приводит к генерации ПД, который передается по зрительному нерву в кору.

В условиях постоянного и равномерного освещения распад и ресинтез пигментов находятся в равновесии. В темноте равновесие сдвигается в сторону ресинтеза пигмента; глаз становится более чувствительным к свету. При ярком освещении происходят обратные процессы, вследствие чего чувствительность фоторецепторов уменьшается. При недостатке в организме витамина А или его предшественника β-каротина, может развиваться гемералопия («куриная слепота») – нарушение темновой адаптации, проявляющееся в снижении ночного и сумеречного зрения.

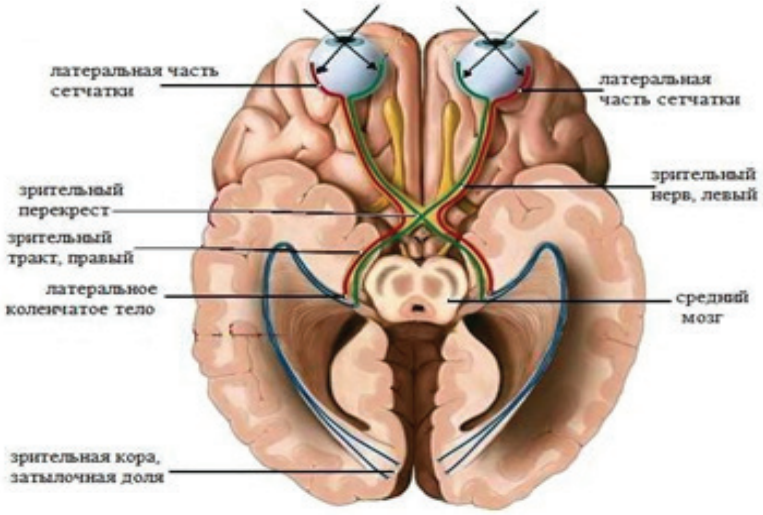



Рисунок 33 – Зрительные тракты

Зрительные нервы, идущие от двух глаз, соединяются в основании черепа (перекрест зрительных нервов): причем их медиальные волокна перекрещиваются, а латеральные – нет. В результате образуются два зрительных тракта (рисунок 33), от которых нервы расходятся к следующим отделам:

- стволу мозга (верхние холмики и ядро покрышки) для первичного реагирования и управления вспомогательными системами глаза (зрительные рефлексы и ориентировочные реакции);
- супрахиазмальному ядру гипоталамуса (регуляция биоритмов и циркадных ритмов организма);
- к латеральным коленчатым телам таламуса, от которых волокна расходятся веером через теменную и височную доли и оканчиваются в затылочной доле коры головного мозга (первичная сенсорная зона). Каждому участку коры соответствует определенный участок сетчатки. В ней происходит формирование зрительных образов. Повреждение затылочных долей вызывает у человека слепоту. Вторичная сенсорная зона располагается спереди от первичной зрительной зоны и осуществляет распознавание сложных образов, их анализ, цвет, движение предметов. Из зрительной зоны информация поступает в ассоциативные зоны – лобную и теменную, благодаря чему происходит окончательное формирование и распознавание зрительного образа и ощущения. Если у человека повреждены теменные ассоциативные участки мозга, то он перестает узнавать знакомые предметы – развивается зрительная агнозия.

***Цветовосприятие.*** Наличие в колбочках йодопсина позволяет человеку воспринимать и различать разные длины световых волн в виде субъективного ощущения цвета. Это называется цветовым зрением. Согласно трехкомпонентной теории цветовосприятия в сетчатке есть три типа колбочек (эритролаб, хлоролаб, цианолаб), каждый из которых воспринимает соответствующую длину волны: красную (700 нм), зеленую (546 нм) и синюю (435 нм). Комбинация возбуждений данных рецепторов приводит к ощущению разных цветов и оттенков. Нарушение восприятия цвета называется цветовой слепотой и связано с отсутствием

или недостатком какого-либо вида колбочек. Различают три вида нарушений цветового зрения:

1) протанопия – слепота на красный цвет;

2) дейтеранопия – невосприятие зеленого цвета;

3) тританопия – цветовая слепота на фиолетовый цвет и дефектное зрение на синий;

4) полная цветовая слепота – ахромазия, или монохроматия, встречается редко.

Цветоаномалии чаще встречаются среди мужчин (у 8–10 %), чем у женщин (0,5 %) и связаны с отсутствием определенного гена в Х-хромосоме.

## Слуховой анализатор

Система слуха воспринимает звуковые колебания и формирует звуковые ощущения. Восприятие звуков позволяет человеку ориентироваться в пространстве, формировать соответствующие поведенческие реакции, воспринимать разговорную и вокальную речь, музыкальные произведения. При полном исключении звукового раздражения у человека развиваются галлюцинации и расстройства психической деятельности. Орган слуха состоит из наружного, среднего и внутреннего уха (рисунок 34). Наружное и среднее ухо отвечают за проведение звуковых волн, внутреннее ухо – за сенсорное преобразование.

***Наружное ухо*** включает ушную раковину, наружный слуховой проход и барабанную перепонку.

***Среднее ухо*** включает барабанную полость, в которой расположены слуховые косточки (молоточек, наковальня, стремечко), образующие цепь, которая соединяет наружное ухо с внутренним: рукоятка молоточка соединена с барабанной перепонкой, а основание стремечка вплетено в мембрану овального окна – отверстие, открывающееся в преддверие внутреннего уха. Помимо овального окна, барабанная полость граничит с внутренним ухом посредством круглого окна. Барабанная полость соединяется с глоткой посредством евстахиевой (слуховой) трубы, благодаря которой в полости поддерживается давление, равное атмосферному. Когда звуковые волны достигают уха, они проходят через наружный слуховой

проход к барабанной перепонке, которая вибрирует с частотой и силой, определяемой величиной и тоном звука. Вибрация перепонки заставляет двигаться слуховые косточки, в результате чего ножка стремечка сдвигает овальное окно в основании улитки, вызывая в ней движение жидкости.

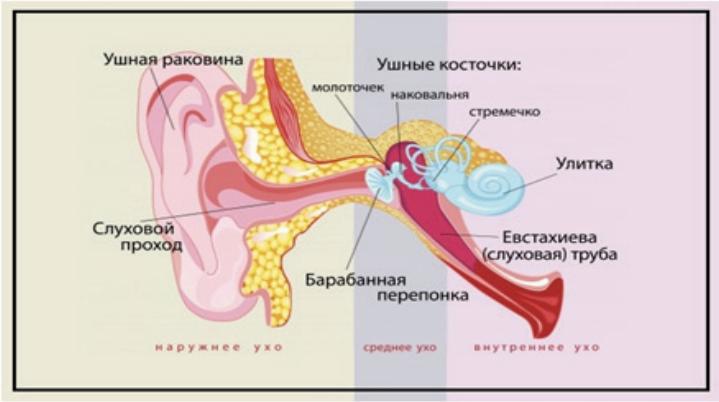



Рисунок 34 – Отделы органа слуха

***Внутреннее ухо***, или лабиринт, представляет собой полость сложной формы внутри височной кости, которое включает в себя улитку, а также вестибулярные органы, ответственные за поддержание равновесия. Улитка – спирально закрученный костный канал длиной около 3 см и имеющий 2,5 завитка, которая разделена основной (базилярной) и вестибулярной (Рейснеровой) мембранами на три канала (лестницы): верхний (вестибулярная лестница) – начинается от овального окна, нижний (барабанная лестница) – начинается от круглого окна. Оба канала соединяются на вершине улитки через отверстие (геликотрему) и заполнены перилимфой, сходной по составу со спинномозговой жидкостью. Средний канал (средняя лестница) изолирован и заполнен эндолимфой, сходной по составу с внутриклеточной жидкостью. Внутри среднего канала на основной мембране находится звуковоспринимающий аппарат – кортиев орган с рецепторными клетками. Слуховые рецепторы – это специализированные ме-

ханорецепторы, называемые волосковыми клетками. Они представлены двумя типами клеток: внутренними, формирующими один ряд, и более многочисленными наружными, размещенными в три ряда на основной мембране. Звуковые колебания передаются от стремечка на овальное окно, вызывая колебания перилимфы верхнего и нижнего каналов. Эти колебания распространяются на основную мембрану и вызывают колебания находящихся на ней волосковых клеток. В результате их волоски, упирающиеся в покровную мембрану, сгибаются. Деформация волосков приводит к открытию ионных каналов клеток. Ионы К+, которых в эндолимфе больше, проникая в клетки, приводят к деполяризации мембраны. Возникает РП, который вызывает выделение медиатора в базальной части волосковых клеток, деполяризующего чувствительные нервные окончания. В результате на постсинаптической мембране окончания дендрита возникает ГП, обеспечивающий возникновение ПД чувствительного нервного волокна. Звуковые сигналы передаются через сложное последовательное соединение ядер в стволе мозга и таламусе, в итоге достигая первичной слуховой коры в височной доле.

## ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### Работа 1. Сенсибилизация и адаптация обонятельных рецепторов

*Цель работы:* убедиться, что при восприятии обонятельных ощущений имеет место чередование фаз сенсибилизации и адаптации.

*Оборудование:* два флакона с различными ароматическими растворами одинаковой интенсивности (например, духи и ацетон).

*Ход работы.* Открывают флакон с духами и медленно с расстояния вытянутой руки подносят к носу испытуемого, пока он не почувствует отчетливый запах духов. Повторяют опыт и убеждаются, что ощущение запаха усиливается: он воспринимается с более далекого расстояния (сенсибилизация). Многократно повторяют опыт, пока ощущение запаха духов не ослабевает (адаптация). После этого проводят опыт со вторым

флаконом, заполненным ацетоном. Запах воспринимается отчетливо и с большего расстояния, что указывает на отсутствие адаптации для другого вида обонятельных рецепторов.

*Выводы.*

**Работа 2. Определение пространственного порога**

*Цель работы:* оценить остроту осязания по величине пространственного порога в разных участках кожи.

*Оборудование:* эстезиометр (циркуль Вебера), вата, спирт.

*Ход работы.* Минимальное расстояние между двумя точками, при котором возникают их раздельные ощущения, называется пространственным порогом различения. Испытуемый сидит с закрытыми глазами, положив руку на стол. Эстезиометром с максимально сведенными ножками прикасаются к определенному участку кожи. Необходимо следить за тем, чтобы обе ножки эстезиометра прикасались одновременно и с одинаковым давлением. Повторяют прикосновения, постепенно раздвигая бранши эстезиометра (каждый раз увеличивая на 1 мм) до безошибочного возникновения двух раздельных ощущений. Определяют пространственный порог кожи на кончиках пальцев. ладони. тыльной стороне кисти, предплечья, плеча, шеи, спины. Оценивают остроту осязания, которая является величиной, обратной порогу различения. Сравнивают остроту осязания при раздражении отдельных участков кожной поверхности.

Данные оформляют в виде следующей таблицы.

| Участок кожи | Пространственный порог |
|---|---|
| 1. Пальцы | |
| 2. Ладонь | |
| 3. Тыльная сторона кисти | |
| 4. Предплечье | |
| 5. Плечо | |
| 6. Шея | |
| 7. Спина | |

**Работа 3. Определение разностного порога**

*Цель работы:* экспериментально подтвердить законы Вебера – Фехнера; определить ощутимый прирост силы раздражения.

Оборудование: набор грузов, пинцет, картонка размером 12 × 18 см.

*Ход работы.* Испытуемый сидит с закрытыми глазами, вытянув ладони вверх. На ладонь помещают картонку с грузом 100 г, добавляют пинцетом гирьки массой 1, 2, 5 г и т. д. до тех пор, пока у испытуемого не появится безошибочное ощущение прироста тяжести груза. Минимальный прирост массы груза, который вызывает ощущение прироста тяжести груза, называется разностным (дифференциальным) порогом различения. Находят разностные пороги для исходной величины груза 200 г, 300 г, 500 г. Определяют зависимость разностного порога от исходной величины груза. Данные представляют в виде следующей таблицы.

| Исходная величина груза, г | Разностный порог |
|---|---|
| 100 | |
| 200 | |
| 300 | |
| 500 | |

*Выводы.*

## Работа 4. Наблюдение контрастных цветов

*Цель работы:* исследовать реакцию глаз на контрастные вещества.

*Оборудование:* набор таблиц с изображением квадратов, окрашенных в основные цвета – красный, зеленый, синий, а также в черный цвет, белый экран, центрифуга, диски со съемными секторами различного цвета.

*Ход работы.* Испытуемый после длительного рассматривания цветного квадрата переводит глаза на белый экран. При этом образ рассматриваемого предмета сохраняется, но цветовые ощущения меняются: после разглядывания черного квадрата на экране появляется его высветленный контур. Если сосредоточить взгляд на цветном квадрате на белом фоне, вокруг

рассматриваемого предмета виден дополнительный цвет. При вращении на центрифуге окрашенных дисков, в зависимости от набора цветных секторов, возникают различные цветовые ощущения. Объясните особенности восприятия цветов на основе собственных ощущений.

*Выводы.*

### Работа 5. Бинокулярное зрение

*Цель работы:* доказать участие обоих глаз в восприятии образа предмета.

*Оборудование:* ручка или карандаш.

*Ход работы:*

1. Смещение идентичных точек. Наблюдая за карандашом, пальцем слегка сместить ось одного из глаз, надавливая на него сбоку. При этом появится второе изображение предмета, двигающееся в направлении, противоположном смещению глаза.

2. Согласование движений. Фиксируют взглядом карандаш на расстоянии 1 м. Приближая предмет к глазам, можно видеть изменения положения осей глаз – в смысле движение конвергенции к одной точке. Когда предмет приближен на расстояние 0,3 м, то его переводят через поле зрения с одной стороны на другую, при этом наблюдают согласованное движение осей глаз в одну сторону.

*Выводы.*

## ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

**1. К основным свойствам рецепторного потенциала относится:**

а) способность к суммации;

б) подчинение закону «Все или Ничего»;

в) распространение по нерву;

г) наличие рефрактерности.

**2. По механизму восприятия раздражителя рецепторы различают:**

а) хемо-, осмо-;

б) первично чувствующие, вторично чувствующие;

в) контактные, дистантные;

г) экстеро-, интерорецепторы.

**3. Способность рецепторов понижать свою возбудимость при длительном действии раздражителя называется:**

а) адаптацией;

б) сенсибилизацией;

в) функциональной мобильностью;

г) пространственным порогом.

**4. Абсолютным порогом рецептора называется:**

а) наименьшая сила раздражителя, вызывающая ощущение;

б) наибольшая сила раздражителя, вызывающая ощущение;

в) наименьшее время между действием двух раздражителей, которое воспринимается как новое ощущение;

г) наименьшее расстояние между действием двух раздражителей, которое воспринимается как новое ощущение.

**5. Минимальным пространственным порогом обладает:**

а) палец руки;

б) предплечье;

в) спина;

г) подошвенная часть стопы.

**6. Температурные рецепторы относятся к:**

а) контактным;

б) дистантным;

в) механорецепторам;

г) фоторецепторам.

**7. Кодирование информации – это:**

а) усиление слабых раздражителей;

б) преобразование энергии раздражителя в нервный импульс;

в) ослабление сильных раздражителей;

г) передача потока импульсов по аксону.

**8. Рецепторы, воспринимающие химические вещества называются:**

а) тактильными;

б) проприорецепторами;

в) хеморецепторами;

г) барорецепторами.

**9. Основными компонентами анализатора являются:**

а) рабочий орган, эфферентный нейрон;

б) рецептор, канал связи, центральный отдел;

в) нейроны коры больших полушарий, нейроглия;

г) пре- и постганглионарные вегетативные нейроны.

**10. В восприятии света принимает участие:**

а) сетчатка глаза;

б) роговица;

в) хрусталик;

г) зрачок.

**11. Для наилучшего видения предмета его изображение должно попадать на:**

а) слепое пятно;

б) желтое пятно;

в) хрусталик;

г) роговицу.

**12. При дальнозоркости изображение предмета фокусируется:**

а) на сетчатке;

б) за сетчаткой;

в) перед сетчаткой;

г) на хрусталике.

**13. В среднем ухе располагаются:**

а) слуховые нервы;

б) полукружные каналы;

в) слуховые косточки;

г) рецепторы слуха.

**14. К звуковоспринимающим элементам слухового анализатора относится:**

а) наружное ухо;

б) слуховой проход;

в) Кортиев орган;

г) полукружные каналы.

**15. Человек приспосабливается к видению предметов на разном расстоянии. Это явление называется:**

а) адаптацией;

б) сенсибилизацией;
в) мобильностью;
г) аккомодацией.

**16. Окончательный анализ слуховой информации происходит в:**

а) височной доле коры;
б) теменной доле коры;
в) таламусе;
г) буграх четверохолмия среднего мозга.

**17. К внутреннему уху относится:**

а) слуховой проход;
б) барабанная перепонка;
в) слуховые косточки;
г) улитка.

**18. К светопроводящим элементам глаза не относится:**

а) зрачок;
б) хрусталик;
в) сетчатка;
г) роговица.

**19. Изображение может исчезнуть, если оно попадает на:**

а) слепое пятно;
б) желтое пятно;
в) центральную ямку;
г) рецепторы сетчатки.

**20. Рецепторы слуха находятся в:**

а) полукружных каналах;
б) буграх четверохолмия;
в) кортиевом органе;
г) височной доле коры.

# Тема 7. СОМАТОВИСЦЕРАЛЬНАЯ РЕЦЕПЦИЯ. ВКУСОВОЙ АНАЛИЗАТОР. ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

**Цель:**

1. Знать структуру и основные принципы деятельности анализаторов.

2. Знать особенности структуры и функции различных анализаторных систем.

**Вопросы для самоподготовки:**

1. Соматовисцеральный анализатор и его особенности:

а) тактильная рецепция;

б) терморецепция;

в) проприорецепция;

г) висцерорецепция;

д) болевая (ноцицептивная) рецепция, виды, боли, механизмы восприятия боли, антиноцицептивная система, ее роль.

2. Вкусовой анализатор.

3. Обонятельный анализатор.

**Домашнее задание:**

1. Написать классификацию видов боли.

## ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### Соматовисцеральный анализатор

Периферический отдел соматовисцерального анализатора включает рецепторы слизистых оболочек и кожи (тактильные, температурные, болевые), проприорецепторы мышц, сухожилий и висцерорецепторы внутренних органов.

**Особенности соматовисцерального анализатора:**

- отсутствие специальных органов чувств, рецепторы распространены по всему телу;
- отсутствие специализированных нервных трактов, афферентные пути входят в многочисленные нервы тела и центральные тракты.

## Тактильная чувствительность

*Тактильная чувствительность* – это вид поверхностной рецепции, обеспечиваемый первично-чувствующими механорецепторами и отвечающий за восприятие таких сигналов, как прикосновение, давление, вибрация и щекотка. Тактильная чувствительность обеспечивает восприятие контакта при пассивном действии раздражителя на кожу или слизистые и активное ощупывание объекта.

Выделяют две основные группы тактильных рецепторов (рисунок 35):

1) *неспециализированные* – свободные нервные окончания, они отвечают за грубую тактильную чувствительность, так как широко ветвятся и не могут выделять отдельные характеристики раздражителей;

2) *специализированные* – обеспечивают тонкую тактильную чувствительность, к ним относятся (рисунок 35):

- тельца Мейснера (рецепторы прикосновения или датчики скорости) – расположены в сосочках кожи, многочисленны на подушечках пальцев и на кончике языка;
- тельца Фатера – Пачини – рецепторы вибрации или ускорения, расположены в жировой ткани подкожной клетчатки, лишенной волос, и коже, покрытой волосами, а также в пищеварительном тракте;
- диски Меркеля – регистрируют продолжительность давления, очень чувствительны, реагируют даже на очень слабые прикосновения;
- окончания Руффини (рецепторы растяжения) – обеспечивают более грубую чувствительность, чем тельца Меркеля;
- рецепторы волосяных луковиц – реагируют на отклонение волоса.

Острота ощущений зависит от плотности рецепторов и скорости их адаптации. Самая большая плотность рецепторов – на кончике языка, пальцах, губах. От скорости адаптации зависит чувствительность рецептора к временным характеристикам раздражителя: есть быстроадаптирующиеся рецепторы (тельца Па-

чини и Мейснера), регистрирующие силу и появление сигнала, и медленно адаптирующиеся рецепторы (тельца Меркеля, окончания Руффини, рецепторы волосяных луковиц) воспринимающие продолжительность воздействия.

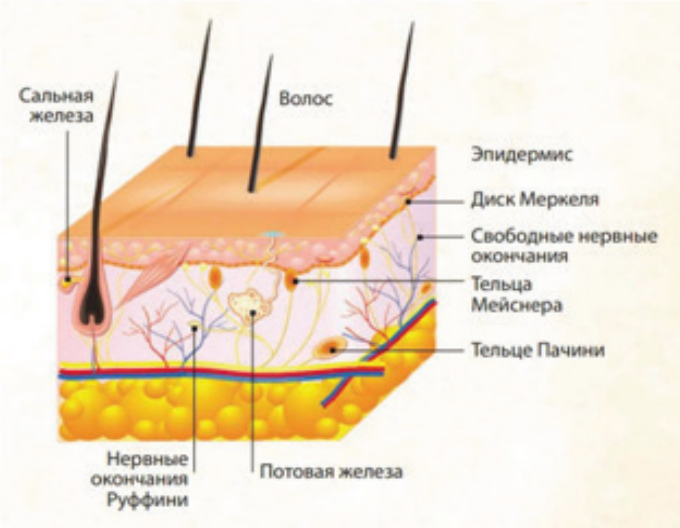



Рисунок 35 – Тактильные рецепторы

Афферентные волокна от большинства тактильных рецепторов переключаются в ядрах заднего столба, далее идут к ядрам таламуса, здесь начинается новая группа аксонов, которые заканчиваются в первичной соматической проекционной зоне коры головного мозга. Участки тела с наиболее обильной рецепцией (например, рука, рот, язык) имеют большой объем проекции в центрах мозга.

**Температурная чувствительность**

*Температурная чувствительность* обеспечивается тепловыми (тельца Руффини) и холодовыми терморецепторами (колбы Краузе). Всего холодовых рецепторов насчитывают 250 000, а тепловых – только 30 000. В некоторых участках кожи, где отсутствуют колбы Краузе и тельца Руффини, холод и тепло воспринимаются свободными нервными окончаниями, благодаря

чему очень сильное тепловое или холодовое раздражение может вызывать боль. Колбы Краузе расположены в некоторых слизистых оболочках, в поверхностном, или сосочковом, слое дермы, в языке, среди мышечных волокон и реагируют на движение молекул воздуха. Тельца Руффини расположены в глубоких слоях кожи, в соединительной ткани.

Ощущения, возникающие при изменении температуры кожи, зависят от ее исходных значений, скорости ее изменения и площади, на которую действует температурный фактор. Исходная температура кожи изменяет пороги ощущения тепла и холода. При низкой температуре кожи (например, 20 °С) ощущение тепла появляется при высоком пороге раздражения, а ощущение холода – при низком. При высокой температуре кожи тепловые пороги становятся меньше, а холодовые – больше. Если скорость изменения температуры превышает 6 °С в минуту, то это не влияет на пороги ощущения тепла и холода, а когда скорость изменения снижается, то оба порога возрастают. Информация от холодовых рецепторов распространяется с большей скоростью, чем от тепловых.

Распределение в коже терморецепторов неравномерно: тепловые и холодовые рецепторы находятся в областях, распределенных в дерме по принципу мозаики. Кожа открытых частей тела (лицо и кисти рук) менее чувствительна к теплу и холоду по сравнению с другими областями (так как концентрация рецепторов в этих зонах ниже). Самой большой температурной чувствительностью обладает кожа живота, а наименьшей – кожа нижних конечностей. От температурных рецепторов сигналы идут к таламусу и гипоталамусу – в центр терморегуляции, далее – в сенсорную кору.

### Проприорецепторы

*Проприорецепторы* воспринимают информацию о положении частей тела относительно друг друга и в пространстве, а также о его изменении. Поступление сигналов от мышц обеспечивается мышечными веретенами, а от сухожилий – тельцами Гольджи. Мышечные веретена находятся в каждой поперечнополосатой мышце и расположены в ее толще параллельно обычным

мышечным волокнам. Мышечное веретено представляет набор из 2–12 миниатюрных волокон скелетной мышцы, заключенных в капсулу соединительной ткани. Сухожильные тельца Гольджи располагаются в местах соединения мышечных волокон коллагеновыми пучками сухожилий.

Сигналы от проприоцепторов идут в составе проприоцептивных путей Голля и Бурдаха к вестибулярным ядрам продолговатого мозга, к красным ядрам среднего мозга, таламусу и затем в сенсорную зону коры. Параллельно сигналы от проприоцепторов поступают по спиномозжечковым путям Флексига и Говерса к мозжечку.

**Висцеральная система**

Рецепторы висцеральной системы воспринимают изменения внутренней среды организма, посылают информацию в ЦНС, участвуя, таким образом, в работе внутренних органов и поддержании гомеостаза (химического состава, осмотического давления, температуры внутренней среды, давления крови в сосудах, давления и наполнения полых органов). Периферический отдел висцеральной системы представлен висцерорецепторами, расположенными во внутренних органах, тканях, сосудах (механо-, хемо-, термо- и осморецепторы).

- *Механорецепторы* (баро- и волюморецепторы) расположены в сосудах, легких, ЖКТ и др., реагируют на растяжение, деформацию стенок органов.
- *Хеморецепторы* находятся в аортальных и каротидных клубочках, в слизистых оболочках пищеварительного тракта, органов дыхания, в серозных оболочках, в головном мозге.
- *Осморецепторы* локализованы в аортальном и каротидном синусах, в интерстициальной ткани вблизи капилляров, внутри сосудов артериального русла, в печени и других органах, а также в гипоталамусе (нейрорецептивные нейроны).
- *Терморецепторы* находятся в слизистой оболочке пищеварительного тракта, органов дыхания, мочевого пузыря, в серозных оболочках, в стенках артерий и вен, в каротидном синусе, а также в ядрах гипоталамуса.

Все рецепторы висцеральной системы являются первично-чувствующими (за исключением вторично-чувствующих хеморецепторов каротидного клубочка).

Проводниковый отдел представлен в основном чувствительными волокнами вегетативных и соматических нервов, частично-смешанными нервами, в состав которых входят вегетативные волокна. Чувствительные нейроны находятся в спинальных ганглиях или ганглиях черепно-мозговых нервов, промежуточные – в спинном мозге или в стволе мозга. Восходящие пути от них поступают к таламусу, от него – к лимбической системе. Проекции висцеральных нервов обнаружены также в мозжечке. Центральный отдел локализуется в соматосенсорной области и в орбитальной части коры. На уровне коры замыкаются натуральные вегетативные условные рефлексы, являющиеся важным приспособительным ответом организма в различных условиях жизнедеятельности (например, повышение АД у спортсмена на старте обеспечивает заблаговременное усиление кровоснабжения скелетных мышц).

Восприятие некоторых интероцептивных стимулов может сопровождаться возникновением четких локализованных ощущений: например, при растяжении стенок желудка, мочевого пузыря или прямой кишки. Но висцеральная импульсация от сердца, печени, почек обычно не вызывает ощущений, что является сигналом о благополучии в организме. При развитии патологических процессов возникают различные неприятные ощущения, в том числе и болевые. В любом случае изменение деятельности внутренних органов оказывает влияние на эмоциональное состояние и характер поведения человека.

## Болевая система

Ноцицептивная (болевая) чувствительность формирует ощущение боли при повреждающих воздействиях на организм. Отличия данного ощущения от других в том, что оно не информирует мозг о качестве раздражителя, а указывает на его повреждающее действие. Боль в целом пропорциональна степени этого повреждения. Болевые рецепторы (ноцицепторы) – свободные нервные окончания чувствительных нервных волокон,

расположенные в коже, слизистых оболочках, мышцах, суставах, надкостнице, внутренних органах, зубах.

По механизму возбуждения ноцицепторы делят на:

1. *Механоноцицепторы* – находятся преимущественно в коже, фасциях, сухожилиях, суставных сумках и слизистых оболочках. Проводят быструю механическую и термическую боль. Реагируют на деформацию и повреждение мембраны при сжатии или растяжении ткани, сдавливании, термическом воздействии.
2. *Хемоноцицепторы* – находятся в коже и в слизистых оболочках, но больше во внутренних органах. Проводят медленную плохо локализованную боль и медленно адаптируются. Реагируют на действие алгогенов, которые нарушают процессы окисления в тканях. Это тканевые алгогены – серотонин, гистамин, ацетилхолин и др., образующиеся при распаде клеток, тахикинины (например, вещество Р), которые выделяются из окончаний нервов при повреждающих воздействиях, плазменные алгогены – брадикинин, каллидин, простагландины, которые повышают чувствительность хемоноцицепторов к болевым факторам.

Наиболее часто встречаются полисенсорные ноцицепторы (механо-, термо- и хемоноцицепторы).

## Классификация боли

***I. По скорости возникновения и активации нервных элементов:***

1. *Эпикрическая* (первичная, начальная) – возникает быстро, четко локализована, имеет резкий колющий характер, возникает при активации болевых механорецепторов, проводит сигналы по быстрым А-волокнам, связана с распространением возбуждения в проекционные зоны коры.

2. *Протанопическая* (вторичная, поздняя) – характеризуется медленным возникновением, нечеткой локализацией, имеет ноющий характер, возникает при активации хемоноцицепторов с передачей информации по медленнопроводящим С-волокнам. Затем возбуждение распространяется в неспецифические ядра

таламуса и далее во многие зоны коры. Такая боль сопровождается многокомпонентными проявлениями, которые включают висцеральные, моторные и эмоциональные реакции.

***II. В зависимости от поврежденной части тела:***

1. *Соматическая боль* – поверхностная (кожная: ранняя, поздняя) и глубокая (в мышцах, суставах, соединительной ткани костей, головная боль).

2. *Висцеральная боль* – возникающая во внутренних органах: печеночные, почечные колики, язвенная болезнь, боль при приступе аппендицита. Она связана с раздражением брюшины, брыжейки, натяжением капсулы печени, почек, селезенки, спазмом сосудов, сильным изометрическим сокращением мышц.

***III. В зависимости от локализации боли и повреждающего воздействия:***

1. *Местная* – локализуется непосредственно в очаге ноцицептивного воздействия.

2. *Проецируемая* – возникает в дистальных областях иннервации нерва при повреждающем воздействии в его проксимальных участках.

3. *Иррадиирующая* – локализуется в области иннервации одной ветви нерва при болевом воздействии в зоне иннервации другой ветви того же нерва.

4. *Отраженная* – когда ее ощущение возникает не во внутренних органах, где она локализована, а на поверхностных областях тела, например, боль – в сердце, а ощущение ее – в левом плече, под левой лопаткой, на медиальной поверхности руки (в зонах Захарьина – Геда). Возможная причина – кожные и болевые афференты конвергируют на одних и тех же нейронах в спинном мозге.

**Особые виды боли:**

- *фантомная* – возникает после удаления органа или его части (например, болевые ощущения в пальцах ампутированной конечности или в депульпированном зубе). Обычно фантомной боли предшествует длительный патологический процесс в органе, обеспечивающий формирование доминанты в соответствующем нервном

центре, которая может поддерживаться рубцом, раздражающим нервное окончание в области операции;

- *психогенная* – возникает без видимой связи с патологическим процессом и обусловлена эмоциональными, социальными факторами и нарушениями психических функций.

Болевые ощущения передаются в мозг с помощью двух систем – медиальной и латеральной. ***Медиальная система*** проходит через центральные участки ствола, завершается в таламусе, отвечает за стойкую тоническую боль, вовлекает лимбическую систему, придает эмоциональный компонент, вегетативную окраску, медленно проводит сигналы, не приспособлена для точного и быстрого реагирования. ***Латеральная система*** состоит из нервных трактов, которые проецируются в соматосенсорную кору, она активна при резкой боли с четкой локализацией.

Болевые ощущения вызывают защитную двигательную реакцию – формируют поведение, направленное на ликвидацию боли и лечение повреждения. Отрицательные эмоции при боли изменяют вегетативные реакции организма, его гормональные и метаболические процессы; происходит активация механизмов памяти, направленных на извлечение опыта по устранению болевых ощущений и опыта лечения повреждения.

Адаптации к боли не существует, но хорошо выражена сенсибилизация – повышение чувствительности, однако ощущение боли может изменяться в зависимости от общего настроя организма – под влиянием самовнушения, гипноза.

Кроме этого, в организме существует ***антиноцицептивная система.*** Ее функции: 1) ослабляет болевые ощущения, делает их более терпимыми; 2) позволяет осуществлять рефлекторные реакции вопреки болевым ощущениям; 3) ослабляет психовегетативный, негативный компонент боли; 4) препятствует возникновению избыточного болевого возбуждения, чреватого развитием болевого шока при действии слабых и относительно сильных болевых раздражителей.

На нейронах имеются специфические опиатные рецепторы (мю-, дельта-, каппа- и сигма-), взаимодействуя с которы-

ми препараты опия (морфий и его производные) вызывают аналгезию. В организме обнаружены естественные аналоги морфина: небольшие пептиды, образующиеся в структурах головного мозга, аденогипофиза, мозгового слоя надпочечников, ЖКТ, плаценте и получившие название эндорфинов, энкефалинов, динарфинов. На уровне спинного мозга формируется пресинаптическое торможение передачи возбуждения от ноцицептивных афферентных волокон, а также происходит формирование постсинаптического торможения нейронов, образующих спиноталамический тракт. При этом в обоих случаях роль тормозных медиаторов играют эндорфины и энкефалины.

В обезболивающих реакциях также участвуют серотонинэргические, адренэргические и дофаминэргические нейроны вместе с соответствующими медиаторами и неопиоидные пептиды: нейротензин, ангиотензин II, окситоцин, кальцитонин, бомбезин, холецистокинин.

В головном мозге антиноцицептивная система образует три уровня:

1) структуры продолговатого и среднего мозга, которые посредством опиоидного, серотонинэргического и адренэргического механизмов оказывают нисходящее тормозное влияние на активность ноцицептивных нейронов задних рогов спинного мозга и ядер тройничного нерва, что приводит к ослаблению болевых потоков в высшие отделы мозга.

2) ядра гипоталамуса стимулируют анальгезию через опиоидные и адренэргические механизмы (последние приводят к стресс-анальгезии). Этот уровень осуществляет дифференцирование реакции организма на полезные и вредные раздражители.

3) сенсорная зона коры головного мозга способна модулировать активность структур антиноцицептивной системы и формировать адекватную реакцию на повреждающие воздействия.

Ощущение боли зависит от активности болевой сенсорной системы, а также определяется торможением антиноцицептивной системы.

### Вкусовой анализатор

Обрабатывает информацию о веществах, попадающих в ротовую полость, участвует в формировании аппетита и эмоций, в регуляции пищеварения. Вкусовые рецепторы являются вторично-чувствующими и относятся к хеморецепторам, расположены на языке, задней стенке глотки, миндалинах и надгортаннике во вкусовых почках. Вкусовые ощущения – кислое, сладкое, горькое, соленое, а также ощущения вкуса воды, вкуса острого и жгучего. Кончик языка наиболее чувствителен к сладкому, боковые поверхности – к соленому и кислому, корень – к горькому. В ротовой полости также находятся тактильные, температурные и болевые рецепторы. Афферентные волокна идут в составе лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов в продолговатый мозг, затем в таламус и далее к сенсорной зоне коры (в области представительства языка). Большая часть корковых нейронов этих областей мультисенсорна, т.е. реагирует не только на вкусовые, но и температурные, механические и ноцицептивные раздражители.

### Обонятельный анализатор

Воспринимает химические раздражители из внешней среды, способствует ориентации в окружающей среде и ее познании, участвует в формировании пищевого поведения и эмоций. На запахи реагируют обонятельный эпителий верхней задней полости носа с обонятельными рецепторами (это первично-чувствующие хеморецепторы), а также свободные окончания тройничного нерва. Окончания обонятельных нервов посылают сигналы к обонятельным луковицам в лимбическую систему, к автономным ядрам гипоталамуса.

## ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

**1. К соматовисцеральной чувствительности относятся:**

а) слуховая;

б) вкусовая;

в) зрительная;

г) болевая.

**2. Проприорецепторы находятся:**

а) во внутренних органах;

б) на коже;

в) в суставах и мышцах;

г) в сетчатке.

**3. Ноцицепция – это восприятие такого вида чувствительности, как:**

а) тактильная;

б) слуховая;

в) висцеральная;

г) болевая.

**4. В коже находятся следующие рецепторы:**

а) температурные, болевые, тактильные;

б) хемо-, осмо-, барорецепторы;

в) проприорецепторы;

г) зрительные, слуховые.

**5. Висцеральная боль возникает при раздражении:**

а) суставов;

б) мышц;

в) внутренних органов;

г) кожи.

**6. Болевые рецепторы – это:**

а) тельца Мейснера;

б) колбы Краузе;

в) свободные нервные окончания;

г) тельца Руффини

**7. Наиболее чувствительная часть языка к сладкому вкусу – это:**

а) корень;

б) боковая часть;

в) кончик;

г) центральная часть.

**8. Рецепторы, расположенные в мышцах и связках, называются:**

а) тактильными;

б) проприорецепторами;

в) хеморецепторами;
г) барорецепторами.

**9. Острота ощущений тактильных рецепторов зависит от:**

а) плотности рецепторов и скорости их адаптации;
б) скорости изменения температуры;
в) исходной температуры кожи;
г) площади контактируемой поверхности.

**10. За восприятие тепла отвечают:**

а) колбы Краузе;
б) диски Меркеля;
в) тельца Руффини;
г) тельца Мейснера.

# ЛИТЕРАТУРА


1. http://www.sgafkst.ru/images/studentu/obrazov_resyrs/anatomia/lecture-1_vns_Sulimov.pdf
2. https://do2.vsmu.by/mod/page/view.php?id=32829&forceview=1
3. https://stgmu.ru/userfiles/depts/biotech_biochem/sdo/mozh/lekcii/Tema-12.pdf
4. Анатомия человека. Нервная система: учеб.-метод. пособие / сост. Е.Г. Смирнова, В.И. Казанцева. – Минск : ИВЦ Минфина, 2018. – 110 с.
5. *Бурак Г.Г.* Анатомия нервной системы: учеб. пособие / Г.Г. Бурак, И.В. Самсонова. 2-е изд., испр. и доп. – Витебск: Изд-во ВГМУ, 2012. – 387 с. (ил.).
6. *Дерюгина А.В.* Физиология центральной нервной системы и физиология сенсорных систем / А.В. Дерюгина, М.А. Шабалин, Н.А. Щелчкова. – Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2019. – 61 с.
7. Краткие сведения о проводящих путях центральной нервной системы: учеб.-метод. пособие / О.Л. Жарикова, Л.Д. Чайка, Л.А. Давыдова. – Минск: Изд-во БГМУ, 2018. – 15 с.
8. *Кузнецов А.П.* Физиология центральной нервной и эндокринной систем: учеб. пособие / А.П. Кузнецов, Л.Н. Смелышева, Н.В. Сажина. – Курган: Изд-во Курган. гос. ун-та, 2006. – 466с.
9. Методические рекомендации к выполнению практических занятий по нормальной физиологии для студентов медицинского факультета специальности «педиатрия» / Д.Р. Долгова, Н.Л. Михайлова, Л.В. Полуднякова, Т.В. Абакумова, Т.П. Генинг. – Ульяновск: Изд-во УлГУ, 2019. – Ч. I. – 87 с.
10. Методические рекомендации к практическим занятиям и самостоятельной работе по нормальной физиологии для студентов 2-го курса лечебного факультета / сост.: Л.Д. Цатурян, В.Д. Перхурова, Е.В. Елисеева, Д.А. Андросова, Е.О. Меликбекян, Р.Х. Кувандыкова. – Ставрополь: Изд-во СтГМУ, 2015. – Ч. I. – 96 с.

11. *Михайлова Н.Л.* Физиология центральной нервной системы: учеб. пособие / Н.Л. Михайлова, Л.С. Чемпалова. 2-е изд. – Ульяновск: Изд-во УлГУ, 2010. – 164 с.
12. Нейрофизиология: учеб. пособие / О.И. Дорогина; М-во науки и высш. образования РФ, Урал. федер. ун-т. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2019. – 100 с.
13. Нервная система и органы чувств: учеб. пособие для студентов мед. вузов / сост. В.С. Пикалюк, С.А. Кутя, Н.В. Кирсанова Т.Л. Свербилова, Н.А. Новосельская, И.А. Верченко, Л.Р. Шаймарданова, А.В. Еремин. 6-е изд., испр. и доп. – Симферополь, 2019. – 191 с.
14. Нормальная физиология: курс лекций / В.И. Кузнецов [и др.]; под ред. В.И. Кузнецова. 4-е изд. – Витеб.: ВГМУ, 2017. – 611 с.
15. Нормальная физиология. Ч. I: Курс лекций для студентов специальности “Стоматология” / сост.: А.Г. Зарифьян, Т.Н. Наумова. – Бишкек: Изд-во КРСУ, 2008. – 216 с.
16. Сборник тестов по нормальной физиологии / под ред. А.Г. Зарифьяна, Э.А. Джайлобаевой. – Бишкек: Изд-во КРСУ, 2017. – 204 с.
17. Специальный практикум. Модуль: Физиология сенсорных систем: учеб.-метод. пособие / О.В. Яковлева, Е.В. Герасимова, Г.Ф. Ситдикова. – Казань: Изд-во КФУ, 2020. – 140 с.
18. Учебно-методическое пособие к лабораторным занятиям по дисциплине «Физиология сенсорных систем» / сост.: С.В. Морякина, В.А. Анзоров. – Грозный: Изд-во Чечен. гос. ун-та, 2015. – 154 с.
19. Физиология анализаторов: учеб. пособие / А.Г. Зарифьян, Т.Н. Наумова, В.П. Ильичев. – Бишкек: Изд-во КРСУ, 2010. – 152 с.
20. Физиология сенсорных систем: учеб.-метод. пособие / сост. А.Ф. Каюмова, Г.С. Тупиневич, О.С. Киселев, А.О. Курмаева, Л.Н. Шафиева. – Уфа: Изд-во ГОУ ВПО «БГМУ Росздрава», 2011. – 115 с.
21. Физиология центральной нервной системы и высшей нервной деятельности: учеб. пособие / О.А. Ведясова, И.Д. Романова, Р.А. Зайнулин. – Самара: Изд-во Самар. ун-та, 2017. – 128 с.

22. Физиология центральной нервной системы: учеб. пособие для студентов стоматол. фак. / сост.: Л.И. Корытов, В.А. Талалаева, А.В. Сидоров. – Иркутск, 2009
23. Частная физиология центральной нервной системы: учеб. пособие / сост.: А.Ф. Каюмова, О.В. Самоходова, Г.Е. Инсарова, И.Р. Габдулхакова. – Уфа: Изд-во ГБОУ ВПО БГМУ Минздрава России, 2015. – 52 с.

***К.В. Горбылёва***

ФИЗИОЛОГИЯ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ
И АНАЛИЗАТОРОВ

Учебное пособие

Редактор *И.В. Верченко*
Компьютерная верстка *С. Боконбаева*

Подписано в печать 31.03.2023.
Печать офсетная. Формат 60×84 $^{1}/_{16}$.
Объем 9,0 п. л. Тираж 100 экз. Заказ 39.

Издательство КРСУ
720000, г. Бишкек, ул. Киевская, 44.

Отпечатано в типографии КРСУ
720048, г. Бишкек, ул. Анкара, 2а.