

КЫРГЫЗСКО-РОССИЙСКИЙ СЛАВЯНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

ГУМАНИТАРНЫЙ ФАКУЛЬТЕТ

Кафедра психологии

ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

**Методическое пособие
для студентов-психологов**

Издательство Кыргызско-Российского
Славянского университета

Бишкек 2005

Ф 48

ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ: Методическое пособие для студентов-психологов / Сост. О.К. Обидина. – Бишкек: Изд-во КРСУ, 2005. – 68 с.

Составитель канд. мед. наук, доц. *О.К. Обидина*

Рекомендовано к изданию решением кафедры психологии гуманитарного факультета и РИСО КРСУ

Введение

Основными функциями центральной нервной системы являются объединение деятельности различных систем организма и осуществление взаимодействия целостного организма с внешней средой. Центральная нервная система осуществляет свои функции по механизму рефлекторного акта (рефлекса) при тесном и согласованном взаимодействии всех отделов мозга. И.П. Павлов экспериментально доказал, что рефлекторный акт является физиологическим механизмом и для психической деятельности, осуществляемой корой больших полушарий головного мозга. Однако для изучения сложной нервной деятельности приходится рассматривать работу каждого отдела, искусственно выделяя его из всей системы. При таком аналитическом изучении функций различных отделов центральной нервной системы не следует забывать об их взаимодействии в естественных условиях жизнедеятельности.

Настоящее методическое пособие «Анатомия ЦНС» является логическим продолжением предыдущего.

Тема 1. Общая физиология возбудимых структур

Вопросы для самоподготовки

- I. Биомембраны. Транспорт веществ через мембраны.
 1. Биологические мембраны, определение, функции, строение.
 2. Свойства клеточных мембран (асимметричность, селективная проницаемость, изменчивость, электрогенез).
 3. Транспорт веществ через мембраны. Виды транспорта веществ (активный, пассивный), их характеристика.

- II. Биоэлектрические явления в живых тканях.
 1. Понятия о раздражимости, возбудимости и возбуждении. Сравнительная характеристика возбудимости и раздражимости. Меры измерения возбудимости.
 2. Понятие о биоэлектрических потенциалах. История их открытия. Методы регистрации биопотенциалов.

3. Основные положения мембранной теории биотоков (селективная проницаемость клеточной мембраны, ионная асимметрия).
4. Виды потенциалов:
 - потенциал покоя (определение, механизм образования);
 - потенциал действия (определение, компоненты ПД, механизм образования).
5. Изменение возбудимости при возбуждении. Соотношение фаз изменения возбудимости с потенциалом действия (ПД).
6. Местное возбуждение и волна возбуждения (условия их возникновения, особенности).

III. Физиология нейрона. Физиология синапса.

1. Нейрон (особенности строения, функции его составных частей).
2. Нервные волокна (строение, функции, классификация).
3. Механизм проведения возбуждения по нервным волокнам.
4. Законы проведения возбуждения по нерву (их характеристика).
5. Синапс (понятие, строение, классификация).
6. Механизм передачи возбуждения через синапс.
7. Постсинаптический потенциал (особенности, виды).
8. Основные свойства синапсов.

Основополагающий материал

Живые клетки отграничены от окружающей их среды плазматической мембраной. Основной матрикс мембраны состоит из липидов, главным образом фосфолипидов. Они представлены головной гидрофильной группой, к которой присоединены длинные гидрофобные углеводные цепи. Клеточные мембраны представляют собой липидные бислои, где гидрофильные группы обращены к водной среде, а гидрофобные – друг к другу, образуя безводную липидную фазу.

Главными функциональными элементами, погруженными в сравнительно инертный липидный матрикс мембраны, являются белки. Белок по массе составляет от 25 до 75% в различных мембранах. Одни белки пронизывают мембрану от ее наружной до внутренней поверхности, другие же закреплены в каком-то одном слое. При этом гидрофобные группы белковых молекул погружены в липидную мембрану, а гидрофильные группы на поверхности мембраны погружены в водную среду. Углеводы занимают незначительную часть структуры мембраны. Порядок расположения белков, жиров и углеводов в мембранах различных тканей разнообразен. В мембране имеются ионные каналы. Они об-

разованы молекулами белков и обладают специфичностью (проницаемы только для определенных веществ, ионов).

Биомембраны выполняют следующие *функции*:

- 1) *барьерную*, которая включает в себя отграничение клетки от окружающей среды, ограничение органоидов клетки и избирательную проницаемость веществ для поддержания гомеостаза;
- 2) *транспортную* – организация обмена веществ между клеткой и окружающей средой;
- 3) *участие в межклеточном взаимодействии*, состоящее в способности воспринимать сигналы и участвовать в иммунных реакциях;
- 4) *рецепторную*;
- 5) *генерацию биопотенциалов*.

Толщина мембраны колеблется от 4 до 10 мк.

Основные свойства клеточных мембран:

- 1) асимметричность (структурная, ионная и электрическая);
- 2) избирательная проницаемость для веществ;
- 3) изменчивость;
- 4) электрогенез.

Клетку нельзя считать статичным образованием, так как здесь происходит постоянный обмен веществами между внутриклеточными элементами и окружающей средой. При этом структура мембраны находится в динамическом состоянии.

Транспорт веществ через мембрану осуществляется двумя путями: активным и пассивным.

Пассивный транспорт веществ идет по градиенту (разница параметра между двумя точками пространства) и без затрат энергии АТФ.

Пассивный транспорт характеризуется следующими механизмами:

- 1) диффузия – передвижение веществ по концентрационному градиенту (растворимые вещества – ионы, O₂, CO₂, жирорастворимые вещества);
- 2) осмос – диффузия воды как растворителя по осмотическому градиенту;

3) фильтрация – механическое разделение раствора через мембранные поры (по гидростатическому градиенту).

Активный транспорт – перенос веществ через клеточную мембрану с затратой биологической энергии молекул АТФ, протекающий против электрохимического градиента.

Активный транспорт реализуется с помощью нескольких типов молекулярных машин – насосов (Na^+ , K^+ , Ca^{++}), переносчиков, а также эндо- и экзоцитоз.

Общим свойством всех живых организмов является раздражимость. *Раздражимостью* называется способность организма отвечать на изменения внешней и внутренней среды изменением интенсивности обмена веществ. Воздействующие на организм факторы называются раздражителями, которые можно разделить на три большие группы: физические (световые, звуковые, механические, термические, электрические и т.д.), химические (щелочи, кислоты, соли, яды и т.д.) и раздражители биологического происхождения. Раздражители могут различаться также по силе, скорости нарастания в единицу времени и длительности воздействия на организм.

Однако ответная реакция некоторых тканей на раздражение характеризуется важными качественными особенностями. Наиболее анатомически и функционально дифференцированные ткани (нервная, мышечная, железистая) реагируют на раздражение строго определенным, специализированным процессом – *возбуждением*. Способность высокодифференцированных тканей отвечать на раздражение специфической ответной реакцией (сокращением, образованием и выделением секрета, генерацией и проведением нервного импульса) называется *возбудимостью*.

Возбудимость величина непостоянная и зависит от вида ткани (у нервной ткани выше, чем у мышечной и железистой) и ее состояния (при утомлении возбудимость ткани снижается). Возбудимость тканей измеряется *порогом* раздражения и *полезным временем*.

Порог раздражения – это та минимальная сила раздражителя, которая способна вызвать минимальную регистрируемую ответную реакцию. Раздражители, сила которых меньше пороговой, называются допороговыми; больше пороговой – сверхпороговыми.

Полезное время – это минимальное время, в течение которого раздражитель должен действовать на возбудимую структуру, чтобы вызвать ответную реакцию.

Мышечная и железистая ткани могут находиться в состояниях покоя, возбуждения, а нервная еще и в состоянии торможения. Электрически такие состояния проявляются в виде *мембранного потенциала (потенциала покоя – ПП)* и *потенциала действия (ПД)*.

Предположения о наличии электричества в живом организме были высказаны еще в конце XVIII века Л. Гальвани. Далее его опыты были продолжены такими учеными, как А. Вольта, К. Маттеучи, Г. Гельмгольц и др. В 1896 году русский ученый В.Ю. Чаговец предложил гипотезу об ионном механизме биопотенциалов. Он предположил и обосновал экспериментально, что наличие электрических потенциалов в клетках обусловлено неравенством концентрации ионов Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Cl^- внутри и вне клетки, и различной проницаемостью для них поверхностной мембраны.

В 1902 году Ю. Бернштейн развил мембранно-ионную теорию, которую модифицировали А. Ходжкин, А. Хаксли и Катц (1949–1952). Эта теория и в настоящее время пользуется всеобщим признанием.

Мембранный потенциал (потенциал покоя – ПП) – это разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностями мембраны клетки в состоянии физиологического покоя. У разных видов тканей этот потенциал варьирует от -60 до -100 мВ, за исключением гладко-мышечных клеток (-30 мВ).

В основе механизма образования ПП лежат следующие свойства мембраны:

ионная асимметрия и избирательная проницаемость. Известно, что концентрация некоторых ионов (Na^+ , K^+ , Cl^-) неодинакова внутри и вне клетки. Так, например, ионов K^+ внутри клетки в 50–100 раз больше, чем во внеклеточной жидкости. Ионов Na^+ , наоборот, вне клетки в 8–15 раз больше, чем внутри. Следует также учитывать и разность концентраций анионов (Cl^-), кислотных остатков и радикалов белка. Трансмембранный градиент концентраций основных ионов (Na^+ и K^+) создается и поддерживается калий-натриевым насосом.

Избирательная (селективная) проницаемость мембраны. Известно, что мембрана клетки, находясь как в состоянии покоя, так и в состоянии возбуждения, пропускает не все, а только определенные ионы. В покое клетка более проницаема для ионов K^+ , чем для других ионов. Ионы K^+ пассивно, по концентрационному градиенту выходят во внеклеточную жидкость и создают вместе с другими катионами (Na^+) избыток положительных зарядов на внешней поверхности мембраны. Поскольку отрицательные ионы не могут проходить через каналы клеточной мембраны, они остаются внутри клетки и локализуются в основном на вну-

тренней поверхности мембраны, тем самым увеличивая внутренний отрицательный заряд. Транспорт других ионов (Na^+ , Cl^-) через мембрану покоящейся клетки очень незначителен и поэтому не учитывается в механизме формирования ПП.

Величина ПП в различных тканях обусловлена степенью избирательной проницаемости.

Потенциал действия (ПД) – это быстрое колебание заряда на мембране клетки. Раздражение клетки (механическое, химическое, электрическое и т.д.) приводит к резкому увеличению проницаемости мембраны в месте раздражения для ионов Na^+ . Натрий начинает входить в клетку сначала медленно по концентрационному и электрохимическому градиентам. Вход ионов Na^+ внутрь клетки изменяет заряд внутренней мембраны в возбужденной области, что повышает возбудимость клетки и пропускную способность натриевых каналов. При достижении внутреннего заряда мембраны критического (порогового) уровня открываются «быстрые» каналы ионов натрия и Na^+ лавинообразно устремляются внутрь клетки. При этом происходит изменение внутреннего заряда мембраны с «-» на «+». Величина положительного пика составляет у нерва примерно +30 мВ. Поскольку ионы Cl^- остаются снаружи, то и заряд на внешней стороне мембраны становится отрицательным. Этот процесс перезарядки мембраны возбужденной клетки называется *деполяризацией*. Но каждая клетка может принять только определенное количество ионов Na^+ , после чего наступает инактивация натриевых каналов – они закрываются. Далее увеличивается активность калиевых каналов и K^+ начинает быстро выходить из клетки. Он выходит пассивно по концентрационному и электрохимическому градиентам, что приводит к восстановлению мембранного потенциала покоя. Эта фаза ПД называется *реполяризацией*. Однако несмотря на восстановление ПП полная асимметрия остается нарушенной. Для ее восстановления активизируется Na^+ - K^+ насос, который активно, против градиента выводит Na^+ из клетки, а K^+ вводит внутрь клетки, в результате чего возникают *следовые потенциалы* (следовая деполяризация и следовая гиперполяризация). Длительность потенциала действия составляет 0,5–5 мс в нервах, 10 мс в скелетной мышце и более 200 мс в миокарде (рис. 1).

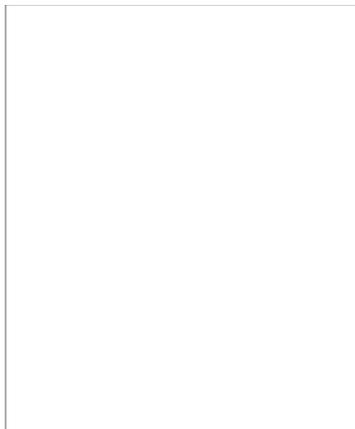
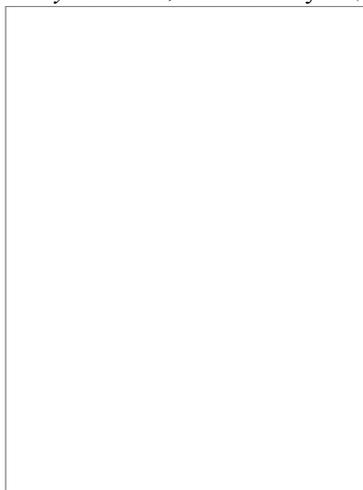


Рис. 1. Изменение мембранного потенциала клетки (А) при действии электрического тока различной силы (Б). *ЭП* – электротонический потенциал, *ЛО* – локальный ответ, *ПД* – потенциал действия.

Потенциал действия, возникнув в возбужденной области мембраны, приводит к нарушению ионного равновесия в соседних областях. Происходит распространение возбуждения. Но возбуждение приобретает распространяющийся характер при определенных условиях. Обязательным условием является достаточная возбудимость ткани. Кроме того, сила раздражающего стимула должна быть равна или превышать порог возбуждения. Если сила раздражающего стимула меньше пороговой величины, возникает *местное возбуждение* (локальный ответ) в области действия раздражителя. Местное возбуждение характеризуется развитием небольшой начальной деполяризации (уменьшением исходного мембранного потенциала). Местное возбуждение самопроизвольно затухает, если действие слабого раздражителя прекратилось. Амплитуда локального ответа прямо пропорциональна величине стимула. Если величина раздражающего стимула превышает порог, местное возбуждение достигает критического уровня и переходит в распространяющееся возбуждение.

Еще одним важным свойством возбудимости является то, что в период генерации ПД происходит развитие *рефрактерности* мембраны. В период деполяризации возбудимость ее падает до нуля вследствие инактивации натриевых каналов. Возбуждение на мембране не возникает даже при действии на нее раздражителя сверхпороговой силы. Такое состояние полной невозбудимости называется *абсолютным рефрактерным периодом*. За ним следует *относительный рефрактерный период*, когда действием раздражителя сверхпороговой силы все же можно вызвать ПД, хотя его амплитуда и будет снижена по сравнению с нормой. Этот период соответствует фазе реполяризации. Возвращение к нормальной возбудимости проходит еще период *супернормальной возбудимости*, соответствующий отрицательному следовому потенциалу, и



период *субнормальной возбудимости*, соответствующий положительному следовому потенциалу (рис. 2).

Рис. 2. Изменение мембранного потенциала (**A**), интенсивности калиевого и натриевого трансмембранного тока (**Б**) и возбудимости клетки (**В**) в разные фазы потенциала действия.

D – фаза деполяризации,

P_б – фаза быстрой реполяризации,

P_м – фаза медленной реполяризации,

Г – фаза гиперполяризации,

H – период нормальной возбудимости,

P_а – период абсолютной рефрактерности,

P_о – период относительной рефрактерности,

H_* – период супернормальной возбудимости,

H_- – период субнормальной возбудимости.

Большое значение в фазных колебаниях возбудимости имеет период абсолютной рефрактерности, который ограничивает максимальную частоту генерирования потенциалов действия. Т.е., если абсолютный рефрактерный период завершается через 2 мс после начала ПД, то клетка может возбуждаться с частотой максимум 500/с. Существуют клетки и с более коротким рефрактерным периодом – 1000/с.

Основной структурно-функциональной единицей ЦНС является **нейрон**, который состоит из тела и отростков – дендритов и аксона (полный план строения которых изложен в предыдущем методическом пособии «Анатомия ЦНС»). Аксоны нейронов образуют нервные волокна, которые, объединяясь, формируют нервы (периферический отдел нервной системы). Каждый нерв состоит из большого числа (до нескольких десятков тысяч) нервных волокон, диаметр которых колеблется от 0,5 до 25 мк. Нервы включают в себя чувствительные, двигательные и вегетативные волокна, и поэтому в большинстве своем являются смешанными.

Нервные волокна, составляющие нервные стволы, разделяются на две группы: мякотные (миелиновые) и безмякотные. Мякотные нервные волокна состоят из осевого цилиндра, который покрыт миелиновой оболочкой разной толщины (рис. 3). Миелиновая оболочка является электрическим изолятором и выполняет трофическую функцию. Через определенные промежутки миелиновая оболочка прерывается, обнажая осевой цилиндр. Эти открытые участки (до 1 мк) называются перехватами Ранвье и играют большую роль в скорости проведения возбуждения.

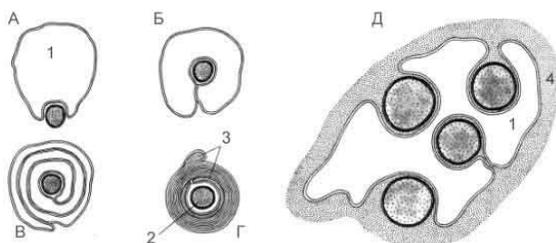


Рис. 3. Формирование миелиновой оболочки вокруг аксона на разных стадиях его развития (А–Г); соотношение леммоцита и безмиелиновых волокон (Д) (по Судакову, 2000).

1 – леммоцит, 2 – миелиновое волокно, 3 – миелиновая оболочка, 4 – безмиелиновое волокно.

Безмякотные нервные волокна покрыты только шванновской оболочкой. Внутри осевого цилиндра – в аксоплазме – проходит множество нейрофибрилл диаметром от 100 до 400 Å (ангстрем). По ним транспортируются различные вещества (медиаторы, нейропептиды, гормоны, питательные вещества и др.) от тела нейрона к нервному окончанию и наоборот.

Плазматическая мембрана осевого цилиндра нервного волокна имеет очень сложное строение и приспособлена к генерации и проведению нервных импульсов.

Возбужденный участок нервного волокна вызывает ионный сдвиг с последующей генерацией ПД, который, в свою очередь, является сверхпороговым стимулом для соседних участков. Вследствие этого в них также возникает ионный сдвиг и возбуждение. При этом волна возбуждения в безмякотных волокнах распространяется вдоль мембраны непрерывно (рис. 4.1). В миелиновых волокнах возбуждение (ПД) распространяется от одного перехвата Ранвье к другому или даже через несколько перехватов. Таким образом, по мякотным волокнам передача возбуждения передается скачкообразно (сальтаторно) и тем самым определяет высокую скорость проведения возбуждения (рис. 4.2).

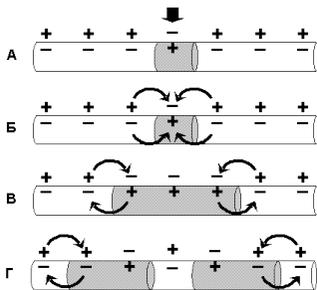


Рис. 4.1. Механизм распространения возбуждения по безмиелиновому нервному волокну.

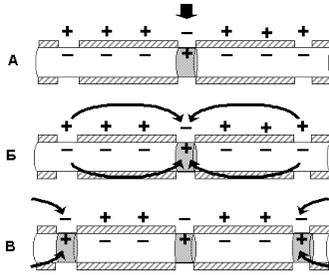


Рис. 4.2. Механизм распространения возбуждения по миелиновому нервному волокну.

Гассер и Эрлангер показали, что не только наличие миелиновой оболочки, но и толщина нервного волокна влияют на скорость проведения возбуждения (табл. 1).

Таблица 1

Классификация нервных волокон по Эрлангеру – Гассеру

Тип волокна	Функции (выборочно)	Средний диаметр, мкм	Средняя скорость проведения, м/с
А α	Первичные афференты мышечных веретен, двигательные волокна скелетных мышц	15 (12–22)	100 (70–120)
А β	Кожные афференты прикосновения и давления	8 (8–12)	50 (30–70)
А γ	Двигательные волокна мышечных веретен	5 (4–8)	20 (15–30)
А δ	Кожные афференты температуры и боли	< 3	15 (12–30)
В	Вегетативные преганглионарные волокна	3	7 (3–15)
С	Кожные афференты боли. Симпатические постганглионарные волокна	1 (немиелинизированные)	1 (0,5–2)

Законы проведения возбуждения по нервному волокну

1. *Закон анатомической и физиологической целостности.* Как перерезка нервных волокон, так и любая травма поверхност-

ной мембраны нарушают проводимость. Непроводимость наблюдается также при нарушении физиологической целостности волокна (блокада натриевых каналов мембраны местными анестетиками, резкое охлаждение и т.п.). Проведение нарушается и при стойкой деполяризации мембраны нервного волокна ионами калия, накапливающимися при ишемии в межклеточных щелях. Механическая травма, сдавление нерва при воспалительном отеке тканей также могут сопровождаться нарушением функции проведения.

2. *Закон изолированного проведения.* Нервные стволы состоят из тысяч двигательных, чувствительных и вегетативных волокон, которые иннервируют разные, иногда далеко отстоящие друг от друга и разнородные по структуре и функциям клетки и ткани. Поэтому особенное значение приобретает тот факт, что возбуждение, проходящее по одному нервному волокну, не может переходить на другое волокно. Это обусловлено наличием миелиновой оболочки и жидкости, которая заполняет межклеточные щели. Они препятствуют перескакиванию биотока с возбужденной мембраны на соседние волокна.

3. *Закон двустороннего проведения возбуждения.* При раздражении среднего участка нервного волокна возбуждение распространяется по нему в обоих направлениях (что можно зафиксировать при помощи электродов). Однако в рефлекторной дуге возбуждение всегда распространяется в одном направлении – от рецепторов к эффекторам. Этот принцип распространения возбуждения в нейронных цепях определяется физиологическими свойствами особого нервного образования – *синапса*.

Синапсом называется структурное образование, обеспечивающее переход возбуждения с нервного волокна на иннервируемую им клетку (нервную, мышечную или железистую).

Синапс состоит из трех элементов:

- пресинаптическая мембрана, расположенная на синаптической бляшке терминального отдела аксона;
- синаптическая щель, заполненная гликокалексом и межклеточной жидкостью;

- постсинаптическая мембрана, расположенная на иннервируемой клетке. На ней имеются хеморецепторы, чувствительные к определенному виду медиатора. Постсинаптическая мембрана также имеет ферменты, разрушающие медиатор после его взаимодействия с хеморецептором.

Медиатор – биологически активное вещество, выделяемое нервным окончанием и осуществляющее передачу возбуждения в химических синапсах. Медиатор синтезируется в теле нейрона и, благодаря механизмам аксонального транспорта, поступает в синаптическую бляшку. В синаптической бляшке медиатор находится в везикулах в строго определенном количестве.

Когда нервный импульс достигает пресинаптической мембраны, в ней активизируются кальциевые каналы. Ca^{++} входит в синаптическую бляшку и способствует прилипанию везикул с медиатором к пресинаптической мембране. Везикулы лопаются и медиатор выходит в синаптическую щель. Выделение медиатора происходит определенными дозами (квантами) и пропорционально количеству нервных импульсов, приходящих к пресинаптической мембране. Выделившийся медиатор диффундирует к постсинаптической мембране, где взаимодействует с ее хеморецепторами (по принципу «ключ к замку»). Постсинаптическая мембрана отвечает изменением проницаемости для ионов Na^+ и K^+ , что приводит к развитию местной деполяризации постсинаптического потенциала (ПСП). По мере высвобождения медиатора деполяризация достигает критического уровня, возникает ПД (ВПСП), который затем уже механизмом круговых токов распространяется по иннервируемой структуре.

В тормозных синапсах ионные каналы открываются для ионов K^+ и Cl^- , в результате чего развивается процесс гиперполяризации постсинаптической мембраны – тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП). Но выделение медиатора может происходить не только под действием нервного импульса, но и в покое спонтанно, небольшими порциями. При этом образуются *миниатюрные потенциалы*, которые повышают возбудимость постсинаптической мембраны и участвуют в обменных процессах иннервируемой клетки.

Синапсы центральной нервной системы имеют следующие *основные свойства*:

1. Односторонняя передача возбуждения – от пресинаптической мембраны к постсинаптической. Это обусловлено особенностью строения и тем, что постсинаптическая мембрана нечувствительна к электрическим импульсам.

2. Специфичность синапсов – хеморецепторы чувствительны только к определенному виду медиатора.
3. Синаптическая задержка проведения возбуждения (основная составляющая времени рефлекса) – замедление скорости распространения возбуждения в синапсе, в связи с длительностью процессов выделения медиатора из пресинаптического окончания, диффузии его по синаптической щели и процесса взаимодействия его с постсинаптической мембраной. Скорость этих процессов в 10 и более раз меньше, чем скорость распространения возбуждения по нерву и в химических синапсах (0,2–0,5 м/с).
4. Низкая лабильность – обусловлена синаптической задержкой и высокой утомляемостью. Лабильность синапса составляет 50–100 имп/с.
5. Высокая утомляемость – результат высокого обмена веществ и истощаемости запасов медиатора при продолжительной стимуляции нервного окончания.

Тема 2. Общая физиология центральной нервной системы

Вопросы для самоподготовки

- I. Рефлекс и рефлекторная дуга.
 1. Рефлекс (определение, классификация, биологическая роль).
 2. Рефлекторная дуга (строение, локализация и функции составных частей).
 3. Время рефлекса (определение; факторы, определяющие его продолжительность; роль центральной задержки).
- II. Торможение в центральной нервной системе.
 1. Торможение (определение, история открытия, эволюция и онтогенез, функции).
 2. Общие и отличительные черты процессов возбуждения и торможения.
 3. Виды центрального торможения .

- 3.1. Пресинаптическое торможение (механизм возникновения торможения, эффекты).
 - 3.2. Постсинаптическое торможение (механизм возникновения торможения, эффекты).
 - 3.3. Торможение в нейронных цепях (реципрокное, возвратное).
- III. Процессы интеграции и координации в ЦНС.
1. Интегративная деятельность ЦНС, ее уровни (рецепторный, нейрональный, центральный и межцентральный).
 2. Координация (определение, факторы ее определяющие).
 3. Принципы координации (конвергенция, дивергенция, обратные связи, их характеристика).
 4. Эффекты ритмической стимуляции в нейронных цепях.
 - 4.1. Суммация допороговых ритмических стимулов (последовательная, пространственная).
 - 4.2. Оклюзия сверхпороговых стимулов (последовательная, пространственная).
 5. Взаимодействие рефлексов (общий конечный путь, иррадиация, доминанта).

Основополагающий материал к теме

Человеческий организм представляет собой живую систему, которая функционирует по высочайшему принципу *саморегулирования*. Механизмы саморегуляции организованы иерархически, как, в общем, и уровни организации всех живых систем.

Однако выделяют *местную* (клеточную, тканевую, органную) и *центральную* (нервную и гуморальную) *виды регуляции*. В данной работе мы не будем рассматривать механизмы этих видов регуляции. Остановимся лишь на том, что главным регуляторным механизмом в организме высших животных и человека является нервная система и главный принцип ее деятельности – рефлекс.

Рефлексом называют любую ответную реакцию организма, осуществляющуюся с участием центральной нервной системы. Морфологической основой рефлекса является *рефлекторная дуга* (рис. 5), а время, необходимое для проведения возбуждения от рецептора до эффектора, называется *временем рефлекса*. Его продолжительность зависит от количества вставочных нейронов – *синаптической (центральной) задержки* (см. «Анатомия ЦНС», тема 1).

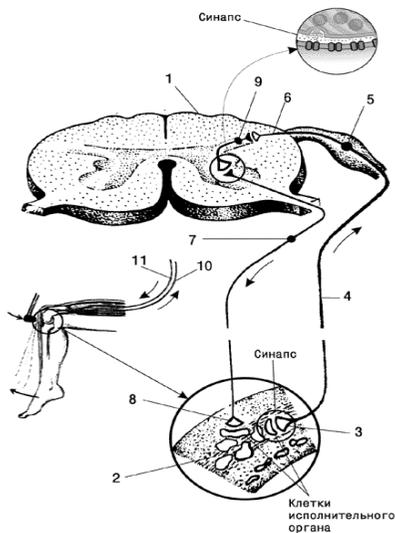


Рис. 5. Схема рефлекторной дуги.
 1 – спинной мозг (поперечный срез); 2 – ткань (мышца и т.п.); 3 – окончание чувствительного нейрона; 4 – отросток чувствительного нейрона; 5 – тело чувствительного нейрона; 6 – отросток чувствительного нейрона; 7 – двигательный нейрон; 8 – окончание двигательного нейрона в органе; 9 – вставочный нейрон; 10 – чувствительное нервное волокно; 11 – двигательное нервное волокно.

Одним из фундаментальных свойств ЦНС является способность к торможению. Явление центрального торможения было открыто в 1863 г. И.М. Сеченовым, обнаружившим возникновение торможения спинальных центров лягушки при раздражении структур таламуса кристаллами соли. Впоследствии торможение изучали Н.Е. Введенский, Ч. Шеррингтон, братья Вебер, Р.М. Экклс и др. Важным шагом в выяснении природы центрального торможения оказалось выявление самостоятельного значения торможения для работы нервных центров.

Торможение – это самостоятельный нервный процесс, вызываемый возбуждением и проявляющийся в подавлении другого возбужде-

ния. Как и процесс возбуждения, торможение является активным процессом и, соответственно, ответной реакцией. В отличие от процесса возбуждения, который может проявляться в двух основных формах – распространяющихся потенциалов действия и локальных потенциалов, торможение развивается только в форме *локального процесса* и связано с существованием специфических вставочных тормозных нейронов (клетки Дейла и Реншоу). В онто- и филогенетическом аспекте торможение является более молодым свойством нервной системы, чем возбуждение.

Центральное торможение выполняет две главные функции: охранительную и координационную.

В зависимости от расположения тормозных синапсов, вида медиатора и хеморецепторов различают следующие виды торможения в ЦНС: пресинаптическое и постсинаптическое.

Пресинаптическое торможение. Одна из коллатералей, чаще всего афферентного нейрона, подходит к вставочному тормозному нейрону (клетке Дейла и др.). Аксон последнего образует синапс на другой терминали возбуждающего нейрона. В таком аксональном синапсе возникает деполяризация, которая блокирует прохождение импульсов по этой ветви афферентного нейрона. Предполагается, что деполяризация вызывает уменьшение амплитуды ПД, приходящего в возбуждающее окончание, а это уменьшает количество выделяемого им медиатора, вследствие чего амплитуда возбуждающего постсинаптического потенциала падает. Пресинаптическое торможение особенно эффективно при обработке многочисленной информации, поступающей к нейрону. В этом случае возбуждение, поступающее по одному из синаптических выходов, может быть избирательно уменьшено или полностью подавлено. Это способствует увеличению гибкости ответной реакции нейронов. Пресинаптический вид торможения обнаружен в различных отделах ЦНС, но наиболее часто он встречается в структурах мозгового ствола и спинного мозга.

Постсинаптическое торможение. При этом виде торможения тормозной вставочный нейрон контактирует с иннервируемым нейроном и вызывает гиперполяризацию на постсинаптической мембране. В этом случае резко понижается возбудимость нейрона и он не отвечает (или отвечает слабо) на любые сигналы, поступающие с других синапсов. Создаются условия для уменьшения дивергенции. Этот тип тормозных нейронов (клетки Реншоу и др.) был зарегистрирован в промежуточных нейронах спинного и продолговатого мозга, ретикулярной формации, коры больших полушарий, мозжечка и таламических ядер.

Торможение в нервных цепях может носить характер реципрокного, прямого и возвратного. *Реципрокное торможение* возникает без предшествующего возбуждения, сразу. Коллатерали одного и того же афферентного нейрона контактируют с возбуждающими и тормозящими вставочными нейронами. Объединение мотонейронов на синергисты и антагонисты лежит в основе координационного акта (ходьба, бег, чередование вдоха и выдоха и т.д.). Реципрокное торможение облегчает осуществление рефлекторных актов. *Возвратное торможение* возникает чаще в мотонейроне по принципу обратной отрицательной связи.

Центральная нервная система **координирует** деятельность всех органов и систем, обеспечивает эффективное приспособление организма к изменениям окружающей среды, формирует целенаправленное поведение. Эти жизненно важные задачи решаются благодаря интегративной деятельности ЦНС.

Интегративная деятельность ЦНС – это ее способность объединять, обобщать все поступающие сигналы, отрабатывать их в связи с прошлым опытом. В результате формируется определенная реакция организма, биологически или социально наиболее важная в данной ситуации.

В интегративной деятельности условно выделяют четыре основных уровня:

1. *Интеграция на уровне рецептора.* Рецептор, воспринимая информацию, осуществляет ее первичный отбор по интенсивности, продолжительности, модальности и формирует нервные импульсы.
2. *Интегративная деятельность нейрона* – это способность нейрона воспринимать возбуждение и торможение, обрабатывать их с учетом генетической и приобретенной памяти нейрона и вырабатывать временную последовательность потенциалов действия. Интегративная деятельность нейрона базируется на конвергентных свойствах нейрона и его структурных изменениях, лежащих в основе обучения и памяти.
3. *Интеграция на уровне центра.* Нервный центр – это совокупность нервных клеток, расположенных на различных уровнях ЦНС и обеспечивающих определенную физиологическую реакцию организма. Иерархический принцип строения нервных центров создает возможность тонко дифференцировать ответные реакции.

4. *Межцентральная интеграция* обеспечивает согласование деятельности различных нервных центров и формирование сложных поведенческих, эмоциональных и адаптивных реакций, организовывая деятельность организма как единого целого.

В естественных условиях любой рефлекторный акт является результатом интегративной деятельности. В основе интегративной деятельности ЦНС лежат механизмы координации.

Координация – это согласованное взаимодействие процессов возбуждения и торможения в ЦНС. Координация процессов в нервных центрах происходит при осуществлении любого рефлекторного акта. Этот процесс базируется на принципах конвергенции, дивергенции и обратной связи.

Конвергенция – схождение различных путей (тормозящих, возбуждающих) проведения нервных импульсов на одной нервной клетке. Это обуславливает интегративную функцию нейрона. Принцип конвергенции лежит в основе таких процессов, как общий конечный путь, пространственная суммация и окклюзия (см. ниже).

Дивергенция – это способность нейрона устанавливать многочисленные синаптические связи с другими нервными клетками. Благодаря процессу дивергенции один нейрон может участвовать в различных нервных реакциях и контролировать большое число других нейронов, а также каждый нейрон может обеспечивать широкое перераспределение импульсов, что приводит к иррадиации возбуждения.

Обратные связи – поступление нервных импульсов в ЦНС с иннервируемого органа или клетки. Обратные связи разделяют на центральные (кольцевой тип связи между нейронами) и рефлекторные (импульсы возвращаются в нервный центр с рецепторов иннервируемого органа). По эффекту обратные связи могут быть положительными и отрицательными.

В нервные центры от рецепторов обычно поступает ритмическая импульсация. При этом ответная реакция ЦНС не всегда линейно зависит от силы и частоты раздражителя. В нервных центрах можно наблюдать явление *суммации* допороговых стимулов и *окклюзии* сверхпороговых.

Суммация. Различают пространственную и последовательную суммацию. *Последовательная суммация* возникает при ритмической стимуляции одного рецептивного поля. В основе ее лежит механизм облегчения. *Пространственная суммация* допороговых стимулов происхо-

дит при одновременной стимуляции различных рецептивных полей. Она базируется на принципах облегчения и конвергенции.

Окклюзия – это процесс, при котором общая ответная реакция нервных центров на сверхпороговые стимулы меньше, чем алгебраическая сумма отдельных эффекторов каждого. *Последовательная окклюзия* происходит при быстрой повторной стимуляции нейрона. При этом нейрон не воспроизводит все поступающие к нему сигналы, в результате чего происходит уменьшение сильных сигналов.

В основе *пространственной окклюзии* лежит процесс конвергенции, который приводит к уменьшению количества суммарно реагирующих нейронов.

Различные рефлекторные реакции могут взаимодействовать между собой. Примером такого взаимодействия являются феномены иррадиации возбуждения, доминанта и принцип общего конечного пути.

Общий конечный путь. Данный принцип введен в физиологию Ч. Шеррингтоном и основан на способности различных проводящих путей создавать синаптические контакты на одной и той же эффекторной клетке. В основе этого лежит принцип конвергенции. К мотонейронам спинного мозга кроме первичных афферентных волокон конвергируют волокна различных нисходящих трактов, идущих из центральных структур мозга, а также аксоны возбуждающих и тормозных вставочных нейронов спинного мозга. Вследствие этого Ч. Шеррингтон именно мотонейроны рассматривал как *общий конечный путь* многочисленных структур мозга, связанных с регуляцией моторных функций. Принцип общего конечного пути показывает, каким образом одна и та же конечная реакция может быть получена при раздражении различных структур мозга. Этот принцип имеет важное значение для анализа рефлекторной деятельности нервной системы.

Иррадиация возбуждения – это широкое распространение возбуждения по различным нервным центрам. В основе этого процесса лежит большая продолжительность и сила поступающих стимулов в ЦНС, высокая возбудимость нейронов и ослабление центрального торможения. Механизм иррадиации – дивергенция.

Иррадиация возбуждения по нервным центрам способствует возможности одних нейронов участвовать в различных нервных реакциях и контролировать деятельность других нейронов. Однако иррадиация возбуждения может стать патологической в связи с возникновением сильного очага возбуждения и с изменением свойств нервной ткани, усиливающим распространение возбуждения по ней, как это бывает при эпилепсии.

Доминанта – временно господствующий очаг возбуждения в ЦНС, обуславливающий интегральный характер функционирования нервных центров в каждый данный период времени и определяющий целесообразное поведение человека.

Доминантный очаг возбуждения притягивает к себе возбуждение из других нервных центров и одновременно подавляет их деятельность. Доминантный очаг обладает также и свойством притягивания сигналов с других рецептивных полей.

Доминанта может исчезнуть при возникновении более сильной доминанты, реализации доминантного рефлекса или ее затухания вследствие истощения энергетических ресурсов.

Различают следующие виды доминанты: физиологическую и патологическую. Физиологическая доминанта обусловлена биологическими и социальными потребностями (мотивами). Патологическая – проявляется в виде вредных привычек (табакокурение, алкоголизм, наркомания) или при психических расстройствах.

И.П. Павлов указывал также на то, что принцип доминанты лежит в основе формирования временной функциональной связи (условного рефлекса). Таким образом, явление доминанты является одним из важнейших принципов работы ЦНС.

Тема 3. Частная физиология центральной нервной системы

Вопросы для самоподготовки

- I. Спинальный мозг.
 1. Строение спинного мозга (расположение белого и серого вещества, понятие «сегмент», отделы, оболочки).
 2. Функции спинного мозга.
 - 2.1. Проводниковая функция (проводящие пути спинного мозга).
 - 2.2. Рефлекторная функция. Рефлексы спинного мозга.
 - 2.3. Спинальный шок.
- II. Продолговатый мозг.
 1. Строение продолговатого мозга (границы, пирамиды, оливы, особенности расположения белого и серого вещества, ядра продолговатого мозга).
 2. Функции продолговатого мозга.
 - II.1. Проводниковая функция продолговатого мозга.
 - II.2. Рефлекторная деятельность продолговатого мозга:
 - центры жизненноважных рефлексов (дыхательный, сердечно-сосудистый);

- защитные рефлексы (мигание, чихание, кашель, рвотный акт и др.);
 - рефлексы, связанные с пищеварительной деятельностью (глотание, отделение пищеварительных соков и др.);
 - рефлексы, связанные с функциями ядер черепно-мозговых нервов, расположенных в продолговатом мозге (в том числе и вегетативные);
3. Участие продолговатого мозга в регуляции мышечного тонуса и рефлексов позы.
 4. Ретикулярная формация ствола мозга:
 - строение РФ (расположение, ядра РФ, афферентные и эфферентные связи, виды нейрональных контактов);
 - функции РФ (контроль сна и бодрствования, участие в регуляции вегетативных функций, фазный и тонический мышечный контроль, участие в механизмах формирования целостных условно-рефлекторных реакций организма).
- III. Средний мозг.
1. Строение среднего мозга (границы, ядра).
 2. Функции среднего мозга.
 - Проводниковая функция.
 - Рефлекторная деятельность среднего мозга:
 - роль ядер бугров четверохолмия («старт-рефлексы»);
 - роль красных ядер и черной субстанции в распределении мышечного тонуса (синдром Паркинсона и дечеребрационная ригидность).
 3. Роль среднего мозга в сохранении нормального положения тела в пространстве (выпрямительные и статокINETические рефлексы).
- IV. Мозжечок.
1. Строение мозжечка (червь, полушария, кора и белое вещество, ножки, ядра; связи мозжечка с другими структурами ЦНС).
 2. Функции мозжечка:
 - участие в координации движений;
 - регуляция мышечного тонуса;
 - сохранение позы и равновесия тела;
 - участие в регуляции вегетативных функций (функций внутренних органов);
 - влияние мозжечка на образование условных рефлексов.

3. Симптомы нарушения функций мозжечка (астазия, атаксия, астения, атония, дистония и др.).
- V. Промежуточный мозг.
 1. Составные части промежуточного мозга (эпиталамус, метаталамус, таламус и гипоталамус).
 2. Таламус.
 - 2.1. Нейронная организация.
 - 2.2. Функции таламуса:
 - роль специфических (переключательных и ассоциативных) ядер, моторных и неспецифических ядер;
 - регуляция важных физиологических состояний (смена сна и бодрствования, сохранение сознания, развитие процессов внутреннего торможения и др.).
 3. Гипоталамус.
 - 3.1. Нейронная организация.
 - 3.2. Аfferентные и эfferентные связи гипоталамуса.
 - 3.3. Функции гипоталамуса:
 - роль гипоталамуса в регуляции вегетативных функций;
 - участие в регуляции поведенческих реакций;
 - гипоталамо-гипофизарная система.
 - 3.4. Функциональные расстройства у людей с повреждениями гипоталамуса.
- VI. Базальные ядра.
 1. Структуры, входящие в состав базальных ядер и их связи.
 2. Функции базальных ядер:
 - обеспечение миостатических реакций (плавности движений);
 - обеспечение автоматизма движений – бессознательного их выполнения;
 - обеспечение движения мимических мышц и участие в формировании эмоциональных реакций;
 - формирование защитных ориентировочных рефлексов.
 3. Патофизиология базальных ганглиев:
 - гиподисфункция медиаторных систем (болезнь Паркинсона);
 - гиперфункциональные симптомы (ригидность, баллизм, атетоз, хоря, тремор).
- VII. Кора больших полушарий.
 1. Организация коры больших полушарий (клеточные слои, доли, области, поля).
 2. Древняя и старая кора.

- 2.1. Структуры, входящие в состав (обонятельный мозг и лимбическая область).
- 2.2. Функции древней и старой коры:
 - обеспечение реакций настроения и внимания;
 - регуляция вегетативных функций;
 - осуществление видоспецифического (инстинктивного) поведения;
 - формирование эмоций;
 - осуществление социального поведения;
 - участие в процессах сохранения памяти.
3. Функции новой коры.
 - 3.1. Чувствительные зоны коры большого полушария.
 - 3.2. Моторные зоны коры большого полушария.
 - 3.3. Электрические явления в коре больших полушарий (электроэнцефалография – ЭЭГ).

Основополагающий материал

Спинальный мозг представляет собой низший и филогенетически наиболее древний отдел ЦНС. Спинальный мозг характеризуется выраженным сегментарным строением, отражающим сегментарное строение тела позвоночных. От каждого спинномозгового сегмента отходят две пары передних и задних корешков. Задние корешки образованы центральными отростками афферентных нейронов, тела которых находятся в спинномозговых ганглиях. В передних корешках проходят аксоны α – и γ –мотонейронов, а также преганглионарных нейронов ВНС. Такое распределение афферентных и эфферентных волокон получило название *закона Белла – Мажанди*. После перерезки передних корешков происходит нарушение двигательной функции определенных мышц. При перерезке же задних корешков происходит потеря чувствительности определенного участка тела. Двигательная функция при этом не нарушается.

В спинном мозге замыкается огромное количество рефлекторных дуг, с помощью которых регулируются как соматические, так и вегетативные функции организма. К числу наиболее простых рефлекторных реакций относятся *сухожильные рефлексы* и *рефлексы растяжения*. Более сложно организованы сгибательные и разгибательные рефлексы, ритмические и позные рефлексы, к которым относятся чесательный, потирательный и шейные тонические рефлексы. Важной функцией мотонейронов спинного мозга является поддержание тонуса мышц (постоянное слабое их напряжение и незначительное укорочение). Благодаря то-

нису все рефлекторные двигательные акты протекают мягко и плавно. Но тонус центров спинного мозга регулируется высшими отделами ЦНС. В крестцовом же отделе спинного мозга располагаются центры актов дефекации, мочеиспускания и половой деятельности.

Спиной мозг обеспечивает также проводниковую функцию. Белое вещество, образованное мякотными волокнами, образует систему проводящих путей, где каждый тракт занимает вполне определенное положение. Более подробно о проводящих путях изложено в методическом пособии «Анатомия ЦНС».

При поражении спинного мозга наблюдается возникновение *спинального шока*, который характеризуется уменьшением или исчезновением рефлекторной активности ниже места повреждения. Длительность и сила его зависят от уровня филогенетического развития животного и от уровня повреждения спинного мозга (чем выше уровень повреждения, тем тяжелее протекает спинальный шок). Существует два основных предположения относительно развития спинального шока. Согласно одному шок возникает вследствие выпадения преимущественно возбуждающего влияния со стороны высших центров на активность различных спинальных уровней ниже места повреждения. Согласно второму – перерезка устраняет подавляющее влияние высших моторных центров на спинальное торможение.

Продолговатый мозг. Продолговатый мозг посредством черепно-мозговых нервов связан с разнообразными рецепторами и эффекторами организма, а через восходящие и нисходящие проводящие пути – с другими отделами ЦНС.

Продолговатый мозг осуществляет рефлекторную и проводниковую функции. Рефлексы продолговатого мозга сложнее и разнообразнее рефлексов спинного. *Функции продолговатого мозга имеют жизненно важное значение*: в нем находятся дыхательный и сосудистый центры; продолговатый мозг оказывает вегетативное рефлекторное влияние на внутренние органы и сосуды (X пара ч.м.н.). Кроме того, продолговатый мозг осуществляет ряд защитных рефлексов (мигание, чихание, кашель, рвотный акт и др.), ряд рефлексов, связанных с пищеварительной деятельностью (глотание, отделение пищеварительных соков и др.), и тонические рефлексы на скелетную мускулатуру.

Большой интерес вызывают *рефлексы позы*, осуществляемые с уровня продолговатого мозга.

В процессе эволюции у животного и человека выработалась нормальная поза, характеризующаяся положением головы теменем вверх.

Поэтому у организма возникла и закрепились группа тонических рефлексов, направленных на сохранение равновесия при угрозе его нарушения и на восстановление нормальной позы в тех случаях, когда она уже нарушена. Рефлексы позы возникают при изменении положения головы в пространстве и по отношению к туловищу. Так, при наклоне или при повороте головы в ту или другую сторону можно наблюдать рефлекторное увеличение тонуса разгибателей с соответствующей стороны и снижение его на противоположной. При опускании головы животного происходит снижение разгибательного тонуса передних конечностей при некотором повышении тонуса задних. При подъеме головы кверху происходит повышение тонуса мышц-разгибателей передних конечностей и снижение – на задних.

Рефлексы позы осуществляются с рецепторов вестибулярного аппарата, с проприорецепторов мышц и сухожилий шеи, а также с экстерорецепторов кожи шеи.

Отчетливое проявление позных рефлексов можно наблюдать на больных людях при нарушении у них деятельности вышележащих отделов мозга. У здорового человека при изменении положения головы методом рентгенокимографии было обнаружено повышение тонуса диафрагмы с той стороны, куда была повернута голова.

Средний мозг. Средний мозг состоит из четверохолмия и ножек мозга. Связи среднего мозга с другими отделами нервной системы очень богаты. Через средний мозг проходят различные восходящие пути к таламусу и мозжечку, нисходящие пути из коры больших полушарий, полосатого тела, гипоталамуса к самому среднему мозгу и к ядрам продолговатого и спинного мозга.

В среднем мозге замыкается ряд рефлексов. Так, при участии нейронов бугров четверохолмия осуществляются ориентировочные зрительные и слуховые рефлексы («старт-рефлексы»).

Черная субстанция участвует в сложной координации движений. Ее нейроны, содержащие дофамин, своими аксонами связаны с передним мозгом (участие в регуляции эмоционального поведения) и ядрами полосатого тела (контроль сложных двигательных актов). Повреждения черной субстанции приводят к нарушению тонких движений пальцев рук, развитию мышечной ригидности и тремору (болезнь Паркинсона).

В составе среднего мозга также имеются важные эффекторные образования – красные ядра. Они принимают значительное участие в осуществлении мышечного тонуса и нормальной позы тела. При перерезке ствола мозга ниже уровня красного ядра у животных наблюдается

резкое повышение тонуса мышц-разгибателей. Конечности при этом сильно вытянуты, голова запрокинута назад, хвост приподнят. Это состояние называется *децеребрационная ригидность*. Развитие децеребрационной ригидности связано с выключением импульсации, поступающей в спинной мозг по кортико-, ретикуло- и руброспинальному трактам, которые активируют мотонейроны мышц-сгибателей. При этом начинает преобладать активность вестибулоспинальной системы, повышающей тонус мотонейронов мышц-разгибателей. Децеребрационная ригидность наблюдается и у человека при травмах среднего мозга.

Средний мозг осуществляет также ряд установочных тонических рефлексов – выпрямительных и статокINETических (см. табл. 2).

Ретикулярная формация – протяженная структура в стволе мозга – важная интегративная область неспецифической системы. Это образование связано со многими отделами ЦНС. В РФ идут афференты в составе спинноретикулярного тракта, пути от всех черепно-мозговых нервов и практически от всех чувствительных путей. Дополнительная афферентация поступает от многих других отделов головного мозга – от моторных и сенсорных областей коры, от таламуса и гипоталамуса. Во множестве имеются также эфферентные связи – нисходящие к спинному мозгу и восходящие через неспецифические таламические ядра к коре, гипоталамусу и лимбической системе.

Функции РФ еще не вполне изучены. Считается, что она участвует в ряде процессов:

- регуляция возбудимости коры: уровня осознания стимулов и реакций, ритма сон–бодрствование (восходящая активирующая ретикулярная система);
- придание аффективно-эмоциональной окраски сенсорным стимулам, особенно болевым, за счет передачи афферентной информации в лимбическую систему;
- двигательная регуляция функций, в том числе жизненно важных рефлексов (кровообращения, дыхания, глотания, кашля и чихания), при которых должны взаимно координироваться разные афферентные и эфферентные системы;
- участие в регуляции позных и целенаправленных движений в качестве важного компонента двигательных центров ствола мозга.

Мозжечок. Строение мозжечка подробно изложено в нашем предыдущем методическом пособии («Анатомия ЦНС»), поэтому здесь мы на нем останавливаться не будем.

Многое из того, что известно о функциях мозжечка, связано с наблюдениями неврологов-клиницистов. Больные с его повреждениями не парализованы и у них не нарушена чувствительность, хотя мозжечок получает в основном сенсорные сигналы и дает проекции к двигательным центрам. Симптоматика мозжечковых патологий характеризуется аномальным выполнением движений и исчезновением сопряжения между ними и позой. Следовательно, мозжечок участвует в *сенсомоторной интеграции* и выполняет важную *функцию координации движения*.

Таблица 2

Установочные тонические рефлексы
(реакции, направленные на сохранение нормального положения тела в пространстве)



Функциональная двойственность мозжечка соответствует его структурной и филогенетической двойственности. То есть его филогенетически более древние медиальные структуры (червь) получают спинальные, вестибулярные и зрительные сигналы и тесно связаны с двигательной системой ствола и спинного мозга. К развившимся позже латеральным структурам (полушариям) информация идет прежде всего от коры мозга, к которой от них в свою очередь направляются восходящие пути. Эти особенности приводят к выводу, что червь осуществляет главным образом *регуляцию* и *координацию* движений в ходе их выполнения, а его полушария больше участвуют в *подготовке*, *программировании движений*. Кроме того, недавно выявлены долговременные изменения синаптической передачи сигналов в мозжечке. Полагают, что такая пластичность играет роль в долговременной *двигательной адаптации* и *двигательном обучении*.

Связь мозжечка с ретикулярной формацией ствола мозга, по-видимому, обеспечивает его висцеральные (адаптационно-трофические) функции, а с корой больших полушарий – влияние на образование условных рефлексов.

Основные функции мозжечка определяют и характер патологических симптомов при нарушении его деятельности.

Атония – характеризуется ослаблением мышечного тонуса и неспособностью поддерживать определенную позу. Обычно атония сопровождается симптомом *астении*, которая характеризуется слабостью и быстрой утомляемостью мышц. Очевидно, атония и астения связаны с выпадением функции мозжечка контролировать познотонические рефлексы.

Астазия – проявляется в способности мышц давать колебательные и дрожательные движения. Мышечный тремор особенно выражен в начале и конце движения, что в значительной мере препятствует завершению целенаправленного движения.

Асинергия – страдают содружественные движения, происходит как бы распад программы движения и целостное движение состоит не из одновременных содружественных актов, а из последовательности ряда простых движений. Так, например, касание кончика носа мозжечковый больной осуществляет в три приема. Асинергия сочетается с *дисметрией*, или утратой соразмерности движения. Движения становятся преувеличенно размахистыми и теряют свою точность, в результате чего цель достигается только после многократных ошибок.

У мозжечковых больных деформируется походка – *атаксия*. Больным трудно стоять и ходить, особенно в темноте; им приходится

хвататься за что-нибудь руками, походка становится шатающейся, как будто в состоянии опьянения. Для них также характерно головокружение, тошнота и рвота.

Серьезные трудности возникают при попытках быстро «изменить программу», например быстро поворачивать руку то ладонью вверх, то ладонью вниз. Такие движения совершаются неритмично и медленно (*адиадохокинез*). Нарушена также координация мышц лица, необходимая для четкого произнесения слов (*дизартрия*). Речь становится медленной, невыразительной, монотонной.

Промежуточный мозг. Топографически и функционально промежуточный мозг подразделяется на эпителиум, таламус и гипоталамус.

Эпиталамус, или надталамическая область, состоит из расположенного под мозолистым телом свода и из железы внутренней секреции *эпифиза*.

Таламус, или зрительный бугор (парный орган), представляет собой скопление серого вещества. Он является, пожалуй, единственным коллектором различного вида чувствительности, идущей в кору больших полушарий, а также в другие образования ЦНС. Нервные клетки таламуса группируются в большое количество ядер (до 60), которые топографически разделяют на переднюю, медиальную и латеральную группы. По функции таламические ядра можно дифференцировать на специфические (переключательные и ассоциативные), неспецифические и моторные.

Для специфических (проеекционных) ядер характерна отчетливая топографическая и функционально разграниченная проекция к различным областям коры мозга, по которой с периферии поступают раздражения определенной модальности. Что касается ассоциативных ядер, то они не могут быть отнесены к какой-либо одной сенсорной системе и получают афферентные импульсы от специфических проекционных ядер. Три ядра этой группы имеют связи с главными ассоциативными областями коры (теменной, височной, лобной), а четвертое – с лимбической корой больших полушарий и гипоталамусом (мотивационные влияния). По-видимому, ассоциативные ядра участвуют в высших интегративных процессах. Неспецифические таламические ядра не связаны с проведением раздражения какой-либо одной модальности. К ним приходит афферентация в основном из ретикулярной формации мозгового ствола, и они обнаруживают диффузные проекции во все области коры. Этой структурной особенностью обусловлена их способность регулировать возбудимость корковых нейронов – усиливать (реакция вовлече-

ния) или угнетать разряды корковых нейронов. Двигательное моторное ядро участвует в регуляции движений, так как имеет вход от мозжечка и базальных ганглиев, и одновременно дает проекции в моторную зону коры больших полушарий. При перерезке мозга ниже таламуса происходит нарушение локомоции и сложных двигательных рефлексов типа глотания, жевания и сосания. Кора, в свою очередь, может оказывать тормозные и облегчающие влияния на таламические ядра, т.к. между корой и таламусом имеются двусторонние циклические связи. Поэтому не случайно таламокортикальная система связана с регуляцией таких физиологически важных состояний, как смена сна и бодрствования, сохранение сознания, развитие процессов внутреннего торможения, в условнорефлекторной деятельности и поведении.

Таламус также является высшим подкорковым центром болевой чувствительности (неспецифические ядра). При некоторых повреждениях таламуса появляются мучительные болевые ощущения, которые могут быть спровоцированы прикосновением к коже, звуковым или световым раздражением. Иногда при поражении таламуса может наступить, наоборот, состояние полной аналгезии. Таким образом, таламус, являясь коллектором практически всех чувствительных путей, принимает участие в формировании ощущений, в механизме эмоций и психорефлексов (смех, плач).

Гипоталамус – филогенетически старый отдел промежуточного мозга, который играет важную роль в поддержании постоянства внутренней среды организма и обеспечении интеграций функций вегетативной, эндокринной и соматической систем.

В гипоталамусе можно выделить несколько десятков ядер, большинство из которых имеют плохо очерченные границы и, за малым исключением, их трудно рассматривать как центры с узкой локализацией специфических функций. Более перспективным является деление гипоталамуса на области и зоны, обладающие определенной функциональной спецификой. Так, например, некоторые ядра *преоптической* и *передней групп* объединяются в *гипофизотропную область*, нейроны которой продуцируют рилизинг-факторы (либерины) и ингибирующие факторы (статины), которые регулируют деятельность передней доли гипофиза (аденогипофиз).

Срединная группа ядер формирует *медиальный гипоталамус*, где имеются нейрорецептивные клетки, реагирующие на различные изменения внутренней среды организма (температуру крови, водно-электролитный состав плазмы, содержание гормонов в крови). Посредством

нервных и гуморальных механизмов медиальный гипоталамус управляет деятельностью гипофиза.

Латеральный гипоталамус представляет собой безъядерную зону, в которой сосредоточены проводниковые элементы, формирующие пути к верхним и нижним отделам стволовой части мозга. Нервные клетки в латеральном гипоталамусе расположены диффузно.

В целом гипоталамус имеет богатые двусторонние (афферентные и эфферентные) связи с таламусом и через передние таламические ядра – с корой больших полушарий; афферентный вход от лимбической системы мозга и ретикулярной формации среднего мозга; гипоталамус связан с базальными ганглиями переднего мозга и мозжечком. Эфферентные связи гипоталамуса с вегетативными и соматическими ядрами головного и спинного мозга осуществляются через полисинаптические пути РФ ствола мозга.

Благодаря своим обширным связям со многими структурами ЦНС гипоталамус обеспечивает стыковку нервного, эндокринного и гуморального механизмов регуляции деятельности организма, результатом чего является его участие в регуляции вегетативно-висцеральных функций, направленных на обеспечение различных форм деятельности (пищевое и сексуальное поведение, процессы сохранения вида) в регуляции систем, обеспечивающих сон и бодрствование, внимание, эмоциональную сферу, процессы памяти (т.е. в осуществлении сомато-вегетативной интеграции).

У человека нарушения деятельности гипоталамуса бывают связаны главным образом с опухолевыми, травматическими или воспалительными поражениями. У таких больных наблюдаются сложные функциональные расстройства (табл. 3). При этом расстройства восприятия, памяти и цикла сон–бодрствование частично связаны с повреждением восходящих и нисходящих путей, соединяющих гипоталамус с лимбической системой.

Таблица 3

Функциональные расстройства
при повреждениях гипоталамуса у человека

Отделы	Передний отдел гипоталамуса и преоптическая область	Промежуточный отдел гипоталамуса	Задний отдел гипоталамуса
Функция	Регуляция цикла сон–бодрствование, терморегуляция, регуляция эндокринных функций	Восприятие сигналов, энергетический и водный баланс, регуляция эндокринных функций	Восприятие сигналов, поддержание сознания, терморегуляция, интегра-

			ция эндокринных функций
Отделы	Передний отдел гипоталамуса и преоптическая область	Промежуточный отдел гипоталамуса	Задний отдел гипоталамуса
Поражения: острые	Бессонница, гипертермия, несахарный диабет	Гипертермия, несахарный диабет, эндокринные нарушения	Сонливость, эмоциональные и вегетативные нарушения, пойкилотермия
хронические	Бессонница, сложные эндокринные расстройства (например, раннее половое созревание), эндокринные расстройства, связанные с поражением срединного возвышения, гипотермия, отсутствие чувства жажды	<i>Медиальный:</i> нарушение памяти, эмоциональные расстройства, гиперфагия, ожирение, эндокринные нарушения. <i>Латеральный:</i> эмоциональные нарушения, потеря аппетита, отсутствие чувства жажды	Амнезия, эмоциональные нарушения, пойкилотермия, вегетативные расстройства, сложные эндокринные нарушения (например, раннее половое созревание)

Базальные ядра. Этот крупный комплекс ядер расположен под корой больших полушарий, в глубине большого мозга. К базальным ганглиям относятся хвостатое, чечевицеобразное (скорлупа и две части бледного шара) ядра, миндалевидное ядро и ограда. Скорлупа и хвостатое ядра образуют *полосатое тело* (стриатум) – входную структуру базальных ганглиев. Из *стриатума* информация поступает в ядра таламуса либо через бледный шар, либо ретикулярную формацию черной субстанции среднего мозга. Открытие дофаминсинтезирующих нейронов в черной субстанции привело к пониманию причины болезни Паркинсона.

Важнейшая входная (афферентная) информация поступает в базальные ганглии от коры больших полушарий (особенно от лобных долей). К настоящему времени накоплены анатомические данные о существовании связующего звена между ассоциативными и двигательными областями коры головного мозга. Эти «сложные» петли начинаются и заканчиваются в лобных ассоциативных областях коры (префронтальной, поясной), пройдя через ассоциативные ядра таламуса. Поскольку эти зоны коры играют определенную роль в формировании общего побуждения (драйва) и в регуляции *конкретных драйвов* (голода, полового влечения и др.), *в контроле мотивации, выборе стратегии и когнитивной деятельности*, то и от базальных ганглиев принципиальным об-

разом зависит проявление подобных функций и их включение в нормальную двигательную активность. Собранные на сегодняшний день данные говорят о важной роли базальных ганглиев (БГ) *в переходе от замысла (фазы подготовки) к выбранной программе действия (фазе выполнения)*.

Основной поток двигательной информации через скорлупу, бледный шар и черную субстанцию (через двигательные ядра таламуса) идет от премоторной, моторной и соматосенсорной областей коры мозга. При этом наблюдаются четкая топографическая организация: активность нейронов строго определенной области БГ всегда соответствует специфическим движениям конкретных частей тела. Кроме того, она во многих случаях строго коррелирует с особыми параметрами движений – силой, амплитудой и направлением. Регистрация активности клеток показала также, что путь от стриатума через латеральную область РФ черной субстанции управляет главным образом *движениями лица, рта и направлением взгляда*.

Патологические изменения в базальных ганглиях обычно сопровождаются серьезными нарушениями произвольных движений. Их можно разделить на две категории – гипофункциональные и гиперфункциональные. К первым относят акинезию (ограничение движений); ко вторым – ригидность (повышение мышечного тонуса), баллизм (крупноразмашистый гиперкинез конечностей), атетоз («червеобразные» движения), хорю (быстрые подергивания), тремор (дрожание).

Из всех этих нарушений наиболее известен синдром Паркинсона (дрожательный паралич), который включает ригидность, тремор и акинезию. Больных с этой патологией легко узнать по маскообразному лицу, отсутствию или резкому уменьшению жестикуляции, осторожной походке мелкими шажками и дрожанию рук. Больной часто не в состоянии выполнить два или несколько движений одновременно (например, сжимая кисть, согнуть руку в локте). Каждое из них завершается до начала следующего, т.е. можно считать, что главным дефектом при болезни Паркинсона является нарушение планирования движений.

Кора больших полушарий. Кора головного мозга представляет собой многослойную нейронную ткань со множеством складок общей площадью примерно 2200 см². Ее толщина колеблется от 1,3 до 4,5 мм. В состав коры входит 10⁹–10¹⁰ нейронов и множество глиальных клеток.

На основании формы и расположения клеток в новой коре (неокортекс) выделяют шесть слоев. Более древний тип коры – аллокортекс – в основном трехслойный. Он расположен в глубине височных долей и с по-

верхности мозга не виден. В состав аллокортекса входят зубчатая фасция, аммонов рог и основание гиппокампа, а также производные коры – ограда и миндалина. Можно говорить также о древней и старой коре, которую составляют обонятельный мозг и лимбическая область. Комплекс структур, входящих в состав древней и старой коры, характеризуется обилием двусторонних связей с другими отделами мозга (в том числе и с высшими интегративными корковыми структурами) и внутри самой системы (круг Папеса). Эти связи обеспечивают и соответствующие функции: контроль эмоционального поведения, управляя тем самым всей совокупностью внутренних факторов, мотивирующих деятельность животных и человека; обеспечение приспособления организма к изменяющимся условиям окружающей среды; регуляция вегетативных функций; участие в процессах сохранения памяти.

Хотя структура неокортекса однородна, ей свойственна значительная пространственная изменчивость. По цитоархитектонике, т.е. плотности, расположению и форме нейронов, Бродман разделил кору головного мозга примерно на 52 поля. Эти выделенные по гистологическим признакам поля в известной степени совпадают с зонами, которым на основании физиологических и клинических данных приписывают определенные функции. Так, например, кору делят на «чувствительную» и «двигательную». В двигательной зоне коры (прецентральная извилина и дополнительная двигательная область на медиальной поверхности коры) имеются комплексы гигантских пирамидных клеток, осуществляющих регуляцию тонких произвольных движений и мышечного тонуса скелетных мышц.

Чувствительная зона коры включает корковые концы анализаторов (см. «Анатомия ЦНС»).

Афферентные и эфферентные связи коры больших полушарий также можно подразделить на несколько основных типов. К корковым эфферентам относятся: проекционные волокна к подкорковым структурам (кортикоспинальный, кортикопонтинный и кортикоталамический пути); ассоциативные волокна, идущие к другим областям коры того же полушария; комиссуральные волокна, соединяющие корковые области разных полушарий (по 100 млн. волокон в каждом направлении).

Корковые афференты включают как ассоциативные и комиссуральные волокна от других областей коры, так и таламокортикальные волокна (главные, если не единственные, афферентные пути от подкорковых структур).

Связи корковых нейронов друг с другом и с входящими в кору афферентами организованы следующим образом. В слое I располагаются

преимущественно апикальные дендриты пирамидных клеток и аксоны звездчатых клеток, проходящие параллельно поверхности. Эти аксоны обеспечивают местные внутрикоровые связи между близко расположенными нейронами. В слоях II и III находятся мелкие пирамидные клетки, аксоны которых идут в другие области коры; аксоны из других областей, в свою очередь, входят в слои II и III в качестве афферентов. Таким образом, эти слои обеспечивают «межкоровую» передачу информации. Главный вход слоя IV – специфичные афференты от таламуса, оканчивающиеся на звездчатых клетках, иногда на пирамидных. Информация, поступающая сюда от таламуса, передается в другие слои. За обратную ее передачу – от коры к таламусу – отвечают главным образом нейроны слоя IV. Слои IV и VI обеспечивают таламокортикальный и кортикоталамический потоки информации. Неспецифичные таламокортикальные волокна оканчиваются также в слоях I и II. Наконец, в слое V находятся крупные пирамидные клетки (клетки Беца), аксоны которых направляются к нижележащим структурам – базальным ганглиям, стволу и спинному мозгу.

Согласно теории функционального строения коры и корковой локализации, выделяют различные корковые зоны, представляющие собой корковые концы анализаторов. Проекции анализаторов занимают поверхность коры больших полушарий и расположены в затылочных, височных и теменных отделах: корковые представительства зрительной, слуховой, вестибулярной и общей чувствительности соответственно. Выделяют проекционные корковые зоны – первичные, вторичные и ассоциативные – третичные. Первичные корковые зоны получают сигналы одной модальности, но не могут полностью обеспечить интегративную функцию восприятия. Такую роль выполняют вторичные и третичные зоны. В частности, вторичные, также получающие сенсорные сигналы преимущественно одной модальности, имеют большое число и мультисенсорных нейронов. Третичные (ассоциативные) зоны – это зоны перекрытия анализаторов. У человека эти зоны занимают около 1/3 всей поверхности полушарий. Ассоциативные зоны представлены в передних отделах полушарий (префронтальные отделы коры) и на стыке главных анализаторов: зрительного, слухового и кожно-кинестетического (нижнетеменные отделы коры). Нервные клетки этих зон реагируют на стимулы многих модальностей, причем их ответы возникают не на отдельные элементы объекта, а на целые его комплексы. Получив максимальное развитие у человека, эти (третичные) зоны и отвечают за специфически человеческие функции: речь, письмо, счет, интеллект, контроль мотиваций и поведенческих реакций.

По своим биофизическим свойствам нейроны коры сходны с другими нервными клетками.

Потенциал покоя пирамидных клеток составляет от -50 до -80 мВ, а потенциала действия – +60 +100 мВ.

Регистрация этих ПД с коры головного мозга называется *электроэнцефалография (ЭЭГ)*. У бодрствующего человека в расслабленном состоянии преобладают волны частотой 8–13 Гц (альфа-волны), более выраженные в затылочной коре. Когда человек открывает глаза, они исчезают и сменяются бета-волнами с большей частотой (14–30 Гц) и меньшей амплитудой. Существуют и другие, более медленные и высокоамплитудные колебания: тета-ритм – 4–7 Гц и дельта-ритм – 0,5–3,5 Гц. В норме у бодрствующих взрослых они не выявляются, но наблюдаются во время сна (фаза дельта-сон) или при травмах, интоксикациях, эпилептической настроенности.

Тема 4. Нервная регуляция вегетативных функций

Вопросы для самоподготовки

- I. Общий план строения и основные физиологические свойства вегетативной нервной (автономной) системы (ВНС).
 1. Общие данные о ВНС.
 - 1.1. Морфофункциональное отличие ВНС от соматической нервной системы.
 - 1.2. Центральная и периферическая части ВНС (нервные центры симпатического и парасимпатического отделов; ганглии, их виды);
 - 1.3. Свойства волокон вегетативной нервной системы.
 - 1.4. Передача импульсов в синапсах ВНС.
 2. Вегетативная (автономная) иннервация тканей и органов.
 - 2.1. Значение вегетативной иннервации.
 - 2.2. Влияние симпатического и парасимпатического отделов на функцию органов.
 - 2.3. Функциональный антагонизм и синергизм симпатической и парасимпатической нервной системы.
 - 2.4. Адаптационно-трофическая функция ВНС.
 3. Вегетативные рефлексы и центры регуляции вегетативных функций.
 - 3.1. Виды вегетативных рефлексов:
 - висцеро-висцеральные;
 - висцеро-дермальные;

- дермо-висцеральные;
- сомато-висцеральные;
- участие ВНС в приспособительных реакциях организма.

3.2. Центры регуляций вегетативных функций:

- в спинном, продолговатом, среднем мозге;
- значение гипоталамуса в регуляции вегетативных функций;
- значение РФ, мозжечка и подкорковых ядер;
- значение коры больших полушарий.

Основополагающий материал

Вегетативная (автономная) нервная система (ВНС), иннервирующая гладкую мускулатуру всех органов, сердце и железы, отвечает за нервную регуляцию *внутренней среды*, рост и размножение организма. Влияние этой системы обычно не находится под непосредственным контролем со стороны сознания. В этом состоит отличие ВНС от соматической системы, которая ответственна за афферентные и эфферентные связи с окружающей средой и в большинстве случаев управляется сознанием.

Вегетативная и соматическая нервные системы действуют в содружестве. Их нервные центры, особенно на уровне ствола и полушарий головного мозга, невозможно разделить морфологически. Однако периферические отделы этих двух систем различны. Анатомические отличия вегетативной нервной системы от соматической (анимальной) изложены в методическом пособии «Анатомия ЦНС», поэтому здесь мы на них останавливаться не будем.

Функции ВНС заключаются в поддержании гомеостаза и приспособлении его к изменяющимся условиям окружающей среды (например, механической работе, приему пищи, недостатку воды, жаре и холоду). В то же время ВНС регулирует деятельность органов и систем, не участвующих непосредственно в поддержании гомеостаза (например, половых органов и внутриглазных мышц).

В ВНС различают парасимпатическую, симпатическую и интрамуральную (метасимпатическую) нервную систему. В симпатической и парасимпатической нервной системе различают два отдела: *центральный (надсегментарный и сегментарный)*, расположенный в головном и спинном мозге, и *периферический*, состоящий из ганглиев, нервов, нерв-

ных сплетений и нервных окончаний. Обе части ВНС имеют нейронный принцип строения.

Симпатическая система. Тела преганглионарных нейронов лежат в боковых рогах грудных (Th I – XII) и поясничных (L 1–2–4) сегментов спинного мозга. Аксоны этих нейронов тонкие, хотя многие из них миелинизированы; скорость проведения по ним составляет 1–20 м/с. Эти аксоны покидают спинной мозг в составе передних корешков и белых соединительных ветвей и оканчиваются в узлах парного симпатического ствола или непарных превертебральных ганглиях. От симпатических стволов отходят более тонкие немиелинизированные постганглионарные аксоны, которые либо направляются к периферическим органам в составе серых соединительных ветвей, либо образуют специальные нервы, снабжающие органы головы, брюшной и тазовой полостей. Постганглионарные волокна от превертебральных ганглиев (чревного, верхнего и нижнего брыжеечных) идут через сплетения или в составе особых нервов к органам брюшной полости и полости таза.

К эфферентам, снабжаемым симпатической системой, относятся гладкие мышцы всех органов, сосудов, волос и зрачка), сердце и некоторые железы (потовые, слюнные и пищеварительные). Кроме того, симпатические волокна иннервируют клетки подкожной жировой клетчатки и печени и, возможно, канальцы почек и лимфатические образования (вилочковая железа, селезенка, пейеровы бляшки и лимфатические узлы). Поскольку окончания симпатических постганглионарных нейронов выделяют в качестве нейромедиатора *норадреналин*, эти нейроны называются *адренергическими*. В эффекторах же находятся два основных вида адренорецепторов, с которыми взаимодействует как адреналин, так и норадреналин: α - и β -адренорецепторы. В ряде органов находятся оба вида адренорецепторов, которые могут вызывать либо разные, либо одинаковые реакции, или же имеется только один из них. В кровеносных сосудах имеются α - и β -адренорецепторы. Соединение симпатического медиатора с α -адренорецепторами вызывает сужение артериол, а соединение с β -адренорецепторами – расширение. В сердце и бронхах нет α -адренорецепторов и взаимодействие медиатора происходит только с β -адренорецепторами. В результате этого происходит усиление сердечных сокращений и расширение бронхов. В кишечнике же имеются α - и β -адренорецепторы – воздействие и на те, и на другие вызывает расслабление гладкой мускулатуры.

Парасимпатическая система. Тела преганглионарных нейронов лежат в стволе мозга (III, VII, IX и X пары черепно-мозговых нервов) и в крестцовом отделе спинного мозга. Волокна, иннервирующие глазные

мышцы и железы головы, покидают ствол мозга в составе III, VII и IX пар; к органам грудной и брюшной полости преганглионарные парасимпатические волокна идут в составе блуждающих нервов (X пара); а к органам полости таза – в составе тазовых нервов.

Парасимпатические ганглии расположены лишь в области головы и вблизи тазовых органов; все остальные постганглионарные парасимпатические клетки разбросаны по поверхности или в толще органов желудочно-кишечного тракта (ЖКТ), сердца и легких, образуя *интрамуральные ганглии*. Парасимпатическая система иннервирует гладкую мускулатуру и железы ЖКТ, выделительные и половые органы и легкие, а также предсердия, слезные и слюнные железы и глазные мышцы. Парасимпатические нервы не снабжают гладкие мышцы кровеносных сосудов (за исключением артерий половых органов), мочеточников и надпочечники.

Многие внутренние органы получают и симпатическую, и парасимпатическую иннервацию. Влияние этих двух отделов часто носит противоположный характер. Так, раздражение симпатических нервов приводит к увеличению частоты сокращений сердца, снижению двигательной активности кишечника, расслаблению желчного пузыря и бронхов и сокращению сфинктеров ЖКТ. При стимуляции же парасимпатических волокон частота сокращений сердца снижается, моторика кишечника усиливается, желчный пузырь и бронхи сокращаются, а сфинктеры ЖКТ расслабляются. В физиологических условиях деятельность всех этих органов зависит от преобладания тех или иных влияний.

Однако взаимоотношение двух отделов ВНС не может быть выражено понятиями «антагонизм» и «синергизм». Каждая из систем выполняет свою собственную функцию в организме. Симпатический отдел играет адаптационно-трофическую роль, т.е. активизирует процессы, связанные с расходом энергии: мобилизация сил и резервов организма при активном его взаимодействии с окружающей средой. При этом также активизируются деятельность мозга, защитные реакции: процессы терморегуляции, иммунные реакции, механизмы свертывания крови, барьерные механизмы. Возбуждение симпатической системы является начальным звеном включения цепи гормональных реакций, характерных для стресса. И, как следствие, симпатический отдел нередко нарушает постоянство внутренней среды. Задачу восстановления энергии и сохранения гомеостаза выполняет парасимпатический отдел. Парасимпатические нервные волокна при этом могут как стимулировать, так и тормозить функцию регулируемых ими органов, обеспечивая все процессы регуляции, необходимые для сохранения гомеостаза. Известно, что выделяемый окончаниями парасимпатической системы ацетилхолин может

тормозить секрецию норадреналина окончаниями симпатической нервной системы и понижать чувствительность адренорецепторов к действию катехоламина (адреналина). Таким образом, парасимпатическая система играет роль и регулятора симпатических влияний, являясь своеобразным «антистрессорным» фактором.

Вегетативные рефлексы. Нейроны ВНС участвуют в осуществлении многих рефлекторных реакций. Они могут быть вызваны раздражением как экстеро-, так и интерорецепторов. В практике врача и психолога имеют большое значение *висцеро-висцеральные, висцеро-дермальные и дермо-висцеральные рефлексы.*

Висцеро-висцеральные рефлексы – это реакции на раздражение рецепторов внутренних органов, которые заканчиваются изменением деятельности также внутренних органов. К этому виду рефлексов относятся рефлекторные изменения сердечной деятельности, тонуса сосудов, кровенаполнение селезенки в результате повышения или понижения давления в аорте, каротидном синусе или легочных сосудах; рефлекторная остановка сердца при раздражении органов брюшной полости (рефлекс Гольца).

Висцеро-дермальные рефлексы возникают при раздражении внутренних органов и проявляются в изменении потоотделения, электропроводимости и чувствительности кожи на ограниченных участках поверхности тела, топография которых различна в зависимости от раздраженного органа. При некоторых заболеваниях внутренних органов в ограниченных участках кожи наблюдается повышение тактильной и болевой чувствительности. Это зоны Захарьина–Геда. Так, изменение кожной чувствительности в левой руке, под лопаткой, подключичной области наблюдается при заболеваниях сердца, в правой поясничной области – при воспалительных процессах в мочеполовой системе.

Дермо-висцеральные рефлексы выражаются в том, что при раздражении некоторых участков кожи наступают сосудистые реакции и изменения деятельности определенных внутренних органов. На этом основано применение, например, местного согревания или охлаждения кожи при болях во внутренних органах. Также, местное раздражение определенного кожного сегмента может изменить деятельность внутренних органов, связанных с этим сегментом, причем эффект будет зависеть от характера применяемого раздражителя. Это явление использовалось с древних времен в китайской медицине в виде иглоукалывания и прижигания. Известны 664 точки на теле человека, раздражая которые, можно корригировать функции организма.

Вид вегетативных рефлексов используется для определения состояния ВНС. Известно, что в норме должно быть взаимодействие между тонусами обоих отделов ВНС, т.е. уравнивание влияния симпатической системы влиянием парасимпатической. Постоянное повышение тонуса одного из отделов приводит к появлению двух крайних типов вегетативного реагирования – симпатотоников и парасимпатотоников (ваготоников). Симпатотоники и ваготоники неодинаково реагируют на изменение факторов внешней среды и на введение различных препаратов. Люди с высоким тонусом парасимпатической системы – ваготоники, как правило, обладают гиперстенической конституцией. У них реже частота сердечных сокращений (брадикардия), влажная кожа на конечностях, и движения у таких людей медлительные, неторопливые. Симпатическая нервная система мобилизует резервы организма для активного взаимодействия организма со средой; что требует напряжения многих органов и структур. Симпатотоники обычно сухощавы, астеничны, для них характерна тахикардия, высокое артериальное давление, сухая и горячая кожа.

Симпато- и ваготоники – это два полярных психологических типа. Так, симпатотоники живут, используя весь резерв энергетического запаса, на верхней планке своих возможностей. Эти люди подвижны, активны, речь у них быстрая, энергичная, им легко даются решения насущных задач. Однако при предъявлении им требований, пролонгированных во времени, адаптационные механизмы у них могут находиться под угрозой срыва. В противоположность им ваготоники живут, экономя свою энергию. Им нелегко резко активизироваться в короткий срок, но они хорошо переносят длительные нагрузки.

Участие ВНС в приспособительных реакциях организма. Самые различные акты поведения всегда сопровождаются изменениями функций внутренних органов (кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения, внутренней секреции). При всякой мышечной работе происходит учащение и усиление сердечных сокращений, перераспределение крови (сужение сосудов внутренних органов и расширение сосудов работающих мышц), увеличение количества циркулирующей крови за счет выброса ее из кровяных депо, усиление и углубление дыхания, мобилизация сахара из депо и т.д. Все эти и многие другие приспособительные реакции, способствующие мышечной деятельности, формируются высшими отделами ЦНС, влияния которой реализуются через вегетативную нервную систему.

Важное значение имеет участие вегетативной нервной системы в сохранении постоянства внутренней среды организма при различных из-

менениях окружающей среды и его внутреннего состояния. Повышение температуры воздуха сопровождается рефлекторным потоотделением, рефлекторным расширением периферических сосудов и усиленной отдачей тепла, способствующей поддержанию температуры тела на постоянном уровне и препятствующей перегреванию. Тяжелая кровопотеря сопровождается учащением сердечного ритма, сужением сосудов, выбросом в общий круг кровообращения депонированной в селезенке крови. В результате этих сдвигов в гемодинамике кровяное давление поддерживается на относительно высоком уровне и обеспечивается более или менее нормальное кровоснабжение органов.

Особенно ярко обнаруживается участие вегетативной нервной системы в общих реакциях организма как целого и ее приспособительное значение в тех случаях, когда имеется угроза самому существованию организма, например, при повреждениях, вызывающих боль, удушении и т.д. В таких ситуациях возникают реакции напряжения – «стресс» с яркой эмоциональной окраской (ярость, страх, гнев и т.д.). Они характеризуются широко распространенным возбуждением коры больших полушарий головного мозга и всей ЦНС, приводящим к интенсивной мышечной деятельности и вызывающим сложный комплекс вегетативных реакций и эндокринных сдвигов. Происходит мобилизация всех сил организма для преодоления грозящей опасности. Участие вегетативной нервной системы обнаруживается при физиологическом анализе эмоциональных реакций человека, чем бы они не были вызваны. Для иллюстрации укажем на ускорение ритма сердца, расширение кожных сосудов, покраснение лица при радости, побледнение кожных покровов, потоотделение, появление гусиной кожи, торможение желудочной секреции и изменение кишечной перистальтики при страхе, расширение зрачков при гневе и т.п.

Многие физиологические проявления эмоциональных состояний объясняются как непосредственным влиянием вегетативных нервов, так и действием адреналина, содержание которого в крови при эмоциях возрастает вследствие усиленного выхода из надпочечников.

При некоторых общих реакциях организма, например, вызванных болью, в результате возбуждения высших центров вегетативной нервной системы усиливается секреция гормона задней доли гипофиза – вазопрессина, что приводит к сужению сосудов и прекращению мочеобразования.

Центры регуляции вегетативных функций. Высшие центры ВНС делятся на сегментарные и надсегментарные. К сегментарным относятся описанные выше ствольные и крестцовые парасимпатические центры и

грудно-поясничные центры симпатической нервной системы. Надсегментарные вегетативные центры расположены в коре больших полушарий, в подкорковых структурах, в мозжечке, в стволе мозга. Их особенностью являются:

- отсутствие морфофункциональной специфичности;
- отсутствие деления на симпатический и парасимпатический отделы;
- отсутствие непосредственных связей с чувствительными, а также с эфферентными волокнами, оканчивающимися на эфферентных органах;
- координация функций рабочего органа через несколько сегментарных центров;
- регуляция взаимоотношения между различными отделами;
- осуществление интеграции с соматической нервной системой;
- определение в целом поведения человека и животных.

Одним из основных центров ВНС является *гипоталамус*. Гипоталамус связан с таламусом, с лимбической системой и ретикулярной формацией. Обширные нервные и сосудистые связи существуют между гипоталамусом и гипофизом, вследствие чего их объединяют в гипоталамо-гипофизарную систему. Эта система осуществляет интегрирование нервной и гормональной регуляции функций многих органов и систем. Таким образом, гипоталамус, регулируя функции симпатического и парасимпатического отделов ВНС, а также секреторные функции эндокринных желез, обеспечивает вегетативный компонент всех сложных реакций организма.

Ретикулярная формация оказывает активирующее и тормозящее влияние на различные отделы ЦНС, тем самым повышает активность вегетативных нервных центров, оказывая на них тонизирующее действие. Ретикулярная формация обеспечивает высокий уровень активности центральных нейронов.

Существенное влияние на вегетатику оказывает *мозжечок*. Удаление мозжечка ведет к угнетению периодической деятельности ЖКТ и секреторной деятельности желез желудка и кишечника, что связывают с изменением состояния симпатической нервной системы. Исследования Орбели показали, что мозжечок участвует в регуляции таких вегетативных реакций, как зрачковый рефлекс, трофика кожи, сокращение мышц, поднимающих волосы. Мозжечок оказывает стабилизирующее влияние на рефлексы, делая их точными и согласованными в плане вегетативного обеспечения.

Особое место среди высших вегетативных центров занимает *лимбическая система*, обеспечивающая интеграцию вегетативных, соматических, эмоциональных реакций. Лимбическая система – это висцеральный мозг, регулирующий все вегетативные функции в поведенческой реакции организма.

В регуляции вегетативных функций большую роль играют *лобные доли коры* больших полушарий. Раздражение этих долей вызывает изменение дыхания, пищеварения, кровообращения, половой деятельности, поэтому считается, что в передних отделах коры больших полушарий находятся высшие вегетативные центры. Черниговский создал почти полную картину коркового представительства висцеральных систем. Так, моторные зоны иннервации внутренних органов находятся в прецентральной и лобной областях. Здесь же расположены корковый конец интерорецептивного анализатора, центры потоотделения, обмена веществ. Моторные центры находятся в височной области и регулируют деятельность сердца, органов брюшной полости. Представительство системы парасимпатических нервов (блуждающего и тазового) занимает в коре преимущественное положение по сравнению с представительством симпатической системы. Оказалось, что зоны представительства афферентов внутренних органов расположены рядом с проекцией соматических систем, перекрывают их, обеспечивая двигательные акты соответствующими вегетативными реакциями.

Влияние коры головного мозга на внутренние органы доказано в опытах с воздействием на человека гипнотического внушения. Внушением можно вызвать учащение или замедление деятельности сердца, расширение или сужение сосудов, усиление мочеотделения, выделение пота и т.д. Ярким примером сознательного воздействия на деятельность внутренних органов может служить феномен йогов.

Таким образом, нервные механизмы регуляции вегетативных функций имеют «многоэтажную» иерархическую структуру. Объем регулирующего влияния тем больше, чем выше положение вегетативного центра в системе. При этом воздействие высших систем опосредуется не только через низшие системы, но и через эндокринную систему, систему кровообращения, вовлекая в сферу своего влияния висцеральные и соматические функции.

Тема 5. Физиология анализаторов

Вопросы для самоподготовки

- I. Общая сенсорная физиология.

1. Учение И.П. Павлова об анализаторах. Основные принципы строения. Кодирование информации на разных уровнях ЦНС.
 2. Рецепторный отдел анализаторов:
 - 2.1. Функции рецепторов.
 - 2.2. Классификация рецепторов.
 - 2.3. Свойства рецепторов.
 3. Проводниковый отдел анализаторов.
 4. Центральный (корковый) отдел анализаторов (роль первичных, вторичных и третичных корковых полей).
- II. Частная физиология анализаторов.
1. Зрительный анализатор.
 - 1.1. Общий принцип строения.
 - 1.2. Физиологические механизмы рефракции и аккомодации.
 - 1.3. Механизмы свето- и цветовосприятия.
 - 1.4. Обработка сигналов в центральных отделах зрительной системы.
 - 1.5. Практические и клинические (психические) аспекты физиологии зрения.
 2. Физиология чувства равновесия.
 - 2.1. Физиология периферического сенсорного аппарата.
 - 2.2. Центральная вестибуляторная система.
 - 2.3. Вестибуляторные рефлексы; клинические тесты.
 - 2.4. Нарушение вестибуляторной системы.
 3. Физиология слухового анализатора.
 - 3.1. Строение слухового анализатора.
 - 3.2. Механизм восприятия звуковой информации.
 - 3.3. Центральная слуховая система (обработка слуховой информации).
 - 3.4. Нарушения слуха:
 - нарушения проведения звука;
 - нарушения восприятия звука;
 - ретрокохлеарные нарушения.
 4. Соматовисцеральный анализатор и его особенности.
 - 4.1. Физиология кожной механорецепции.
 - 4.2. Психифизика терморецепции.
 - 4.3. Висцеральная чувствительность.
 - 4.4. Проприоцепция.
 - 4.5. Передача соматовисцеральной информации в ЦНС.
 - 4.6. Соматосенсорные проекционные области в коре.
 5. Ноцицепция и боль.

- 5.1. Характеристика боли. Виды боли.
- 5.2. Нейрофизиология боли.
 - возбуждение ноцицепторов;
 - периферическое и центральное проведение ноцицептивных сигналов.
- 5.3. Патофизиология ноцицепции и боли.
- 5.4. Эндогенное и экзогенное торможение боли:
 - внутренние системы подавления боли (опиатные рецепторы; роль РФ, центрального серого вещества и гипоталамуса);
 - фармакологические методы;
 - физические методы;
 - психологические методы (психотерапия, гипноз, биологическая обратная связь).
6. Физиология вкуса и обоняния.
 - 6.1. Характеристика химических ощущений.
 - 6.2. Вкус.
 - 6.3. Обоняние.
7. Жажда и голод: общие ощущения.

Основополагающий материал

Без информации, поступающей в мозг, не могут осуществляться как простые и сложные рефлекторные акты, так и психическая деятельность. И.М. Сеченов указывал, что психический акт не может явиться в сознании без внешнего чувствительного возбуждения. В 1909 году И.П. Павлов ввел термин *анализатор* для обозначения совокупности образований, активность которых обеспечивает разложение и анализ в нервной системе раздражителей, воздействующих на организм. *Анализатор* впервые рассматривался И.П. Павловым как единая система, включающая рецепторный аппарат (*периферический отдел анализатора*), афферентные нейроны и проводящие пути (*проводниковый отдел*) и участки коры больших полушарий мозга, воспринимающие афферентные сигналы (*центральный конец анализатора*).

В анализаторах происходит анализ и синтез, хранение и воспроизведение информации. *Анализ* – это расчленение поступающей информации на детали и вычленение главных признаков. *Синтез* – это объединение различных элементов или сторон (предметов, явлений, процессов) в единое целое, т.е. в систему. Хранение информации происходит в виде

кратковременной и долговременной памяти. При деятельности анализаторов поддерживаются основные **морфофункциональные принципы**:

- **многоэтапность** – последовательная обработка информации в сенсорных ядрах на каждом уровне ЦНС (спинной мозг, ствол мозга, таламус и кора больших полушарий);
- **многоканальность** – от каждого рецептивного поля идет несколько афферентных путей на большое количество нейронов. Многоканальность обеспечивает надежность передачи информации;
- **конвергенция** – схождение многих входов информации в верхних этажах анализаторов по типу «сходящейся воронки».

В результате схождения в коре больших полушарий возникают сенсорные ощущения, которые являются конечным продуктом деятельности анализаторных систем. *Ощущение* – сложный интегративный психофизиологический процесс, происходящий на всех этапах анализаторной системы и реализующийся на уровне коры головного мозга. На сенсорные ощущения влияют сила раздражителя, функциональное состояние всех отделов анализаторных систем и их возбудимость, эмоциональный настрой организма, память и т.д.

Периферический отдел анализатора – рецептор – высокоспециализированное образование, предназначенное для восприятия раздражений из внешней и внутренней среды и кодирования их в рецепторный электрический потенциал. Рецепторами могут быть периферические окончания афферентного нейрона, сложные участки мембраны клеток и целые клетки (палочки и колбочки). *Кодирование информации* – это отражение одного сигнала другим. В рецепторах сигнал внешнего мира (свет, звук, запах) кодируется в поток нервных импульсов (ПД).

Классификация рецепторов

1. По локализации:
 - экстерорецепторы (кожные, зрительные, слуховые, обонятельные и др.);
 - интерорецепторы (вестибуло-, висцеро-);
 - проприорецепторы (тельца Гольджи и мышечные веретена).
2. По расстоянию с действующего раздражителя:
 - контактные (тактильные, температурные, болевые);
 - дистантные (зрительные, слуховые, обонятельные).
3. По количеству ощущений:
 - мономодальные (формируется ощущение одного качества);
 - полимодальные (формируется ощущение нескольких качеств).

4. По характеру раздражителя: фото – свет; фоно – звук; термо – температура; хемо – сдвиг рН; осмо – осмотическое давление; баро – давление крови и пр.
5. По механизму рецепции:
 - первичночувствующие;
 - вторичночувствующие.
6. По скорости адаптации:
 - быстроадаптирующиеся (тельца Пачини);
 - средняя скорость адаптации (термо-, фото-, тельца Мейснера);
 - медленноадаптирующиеся (механорецепторы в стенках альвеол);
 - неадаптирующиеся (болевые, вестибулорецепторы, проприорецепторы).

Свойства рецепторов:

- 1) специфичность;
- 2) сенсibilизация и адаптация рецепторов;
- 3) пороги ощущений (абсолютный, разностный, пространственный и временной).

Специфичность – избирательная чувствительность и высокая возбудимость рецепторов к адекватным раздражителям.

Сенсibilизация – повышение чувствительности рецепторов.

Адаптация – снижение чувствительности к длительному действию раздражителя.

Абсолютный порог раздражения – это минимальная сила раздражителя, вызывающая возбуждение рецептора.

Разностный порог раздражения – это способность рецепторов и органов чувств ощущать минимальные изменения в силе действия раздражителя (его прирост в норме составляет 5%).

Пространственный порог – это наименьшее расстояние между точками приложения двух раздражителей, когда возможно их раздельное ощущение.

Порог времени – это способность рецепторов и органов чувств ощутить за единицу времени минимальные изменения в характере действующего раздражителя.

Зрительный анализатор

Зрительная информация является одной из важных форм и составляет примерно 60–90% всей поступающей информации. Зрительный анализатор представлен парным органом чувств и состоит из периферического отдела (глаз), проводникового (зрительный нерв с переключениями) и центрального отдела (корковые поля).

Глаз состоит из двух основных частей: оптическая часть и сетчатка (собственно рецепторная часть), обеспечивающие восприятие света и цвета – *периферическая часть зрительного анализатора*.

Оптическая часть (роговица, влага передней камеры, хрусталик, стекловидное тело) предназначена для преломления и фокусировки лучей для четкого изображения, а также является фильтром для инфракрасных лучей, т.е. пропускает только видимую часть спектра. Оптическая часть обладает свойствами *рефракции и аккомодации*. *Рефракция* – это преломляющая сила глаза для параллельных лучей и сведение их на сетчатку. Благодаря преломлению лучей на сетчатке получается уменьшенное и перевернутое изображение. Нормальная преломляющая сила глаза, равная по длине оси глаза, называется эмметропией – изображение на сетчатке. При нарушении преломляющей силы глаза изображение может располагаться впереди сетчатки (миопия – увеличение длины оси глаза), либо за сетчаткой (гиперметропия – уменьшение длины оси глаза).

Аккомодация – это приспособление глаза к четкому видению разнородных предметов. Обеспечивается за счет изменения кривизны хрусталика.

В сетчатке различают два типа рецепторов: **палочки**, располагающиеся по периферии и обеспечивающие световосприятие, сумеречное и периферическое зрение; **колбочки** – цветовосприятие, дневное и центральное зрение.

Механизм восприятия света. Квант света, проходя через прозрачные среды и фокусируясь на сетчатку, вызывает конформационные изменения в родопсине палочек. Родопсин распадается на белок опсин и транс-ретиаль, в результате чего образуется энергия, которая воспринимается рецепторами 1-го нейрона, а это приводит к образованию рецепторного потенциала. Рецепторный потенциал вызывает образование генераторного потенциала, что в свою очередь образует ПД в первом перехвате зрительного нерва.

Механизм восприятия цвета. Тот же квант света, проходя через прозрачные среды и фокусируясь на сетчатке, вызывает конформационные изменения в иодопсине и хромопротеиде колбочек. Различают три вида иодопсина: 1) эритролаб – красный; 2) цианолаб – синий; 3) хлоро-

лаб – зеленый. Происходит восприятие трех основных цветов, остальные цвета получаются при их смешивании. В колбочках в результате конформации иодопсина возникает рецепторный потенциал.

Проводниковая часть и центральный отдел зрительного анализатора. Зрительный центр состоит из трех этажей: 1 – верхние бугры четверохолмия (в них при обработке зрительной информации возникает ориентировочный зрительный рефлекс); 2 – латеральные коленчатые тела таламуса (зрительная информация дополняется эмоциональными и вегетативными проявлениями); 3 – первичные корковые поля (возникают зрительные ощущения), окруженные вторичными и третичными (обработка информации не только по контуру предмета, яркостям и градиациям цвета, но и оценка направления движений объекта).

Слуховой анализатор

Слуховой анализатор состоит из периферического отдела (ухо), канала слухового нерва и корковых нейронов височной области. Ухо представлено тремя образованиями: наружное ухо (ушная раковина и слуховой проход) – звукоулавливание; среднее ухо (слуховые косточки) – звукопроводение; внутреннее ухо (кортиеv орган – собственно рецепторная часть) – звуковосприятие.

Механизм звуковосприятия. Звук улавливается ушной раковиной и по слуховому проходу достигает барабанной перепонки, вызывая ее колебания, что в свою очередь приводит в движение слуховые косточки. От слуховых косточек колебания передаются через овальное окно на внутреннее ухо и приводят в движение перилимфу, которая в свою очередь, приводит в движение эндолимфу. Движение эндолимфы вызывает смещение волосковых клеток относительно покровной мембраны. Касание волосковых клеток и покровной мембраны вызывает конформационные изменения волосковых клеток, образуя рецепторный потенциал. Рецепторный потенциал вызывает в дендритах ганглиозных клеток генераторный потенциал, приводящий к образованию ПД в слуховом нерве.

Проводниковая и центральная части слухового анализатора состоят так же из трех этажей: 1 – нижние бугры четверохолмия (слуховой ориентировочный рефлекс); 2 – медиальные коленчатые тела таламуса (слуховые эффекты дополняются вегетативными и эмоциональными проявлениями); 3 – первичные корковые поля височной области (слуховые ощущения), вторичные и третичные поля.

Нарушения слуха. Тугоухость и глухота весьма существенно сказываются на психическом статусе человека. Причины этих нарушений можно разделить на три категории.

1. *Нарушения проведения звука.* К ним относятся повреждения среднего уха, при этом тимпально-косточковый аппарат не передает нормального количества звуковой энергии внутреннему уху.
2. *Нарушения восприятия звука.* В этом случае повреждены волосковые клетки кортиева органа, что приводит к нарушению либо преобразования сигнала, либо к выделению нейромедиатора. В результате страдает передача информации из улитки в ЦНС.
3. *Ретрокохлеарные нарушения.* Внутреннее и среднее ухо здоровы, но поражены либо центральная часть первичных афферентных волокон, либо другие компоненты слухового тракта (при опухоли мозга).

Снижение слуха у пожилых – обычное явление в развитых странах. Нарушения при этом кохлеарно-ретрокохлеарного типа. Они затрагивают частоты, важные для понимания речи, от чего человек сильно страдает. Хотя болезнь и называется «старческой», снижение слуха происходит в основном не по возрастным причинам, а в связи с «шумами цивилизации», которые в принципе легко устранить.

Вестибулярный анализатор

Вестибулярный орган – одна из составных частей *перепончатого лабиринта*, образующего внутреннее ухо; другая его составляющая – орган слуха. Перепончатый лабиринт заполнен жидкостью, *эндолимфой* и погружен в другую – *перилимфу*. Вестибулярный орган состоит из двух морфологических субъединиц – *отолитового аппарата* и *полукружных каналов*. Здесь расположен содержащий рецепторы сенсорный эпителий, который покрыт желеобразной массой. В отолитовом аппарате эта масса покрывает сенсорные клетки и содержит отложения карбоната кальция в форме кристаллов *отолитов*. В полукружных каналах эта масса кристаллов не содержит.

Волокна сенсорных клеток образуют афференты вестибулярного нерва, оканчивающиеся в области вестибулярных ядер продолговатого мозга. С каждой стороны тела их по четыре, отличающихся друг от друга как анатомически, так и функционально: верхнее (Бехтерева), медиальное (Швальбе), латеральное (Дейтерса) и нижнее (Роллера). Эти

ядра получают дополнительную импульсацию и от шейных рецепторов (мышц, суставов). Нервные волокна, выходящие из этих ядер, связаны с другими отделами ЦНС, что обеспечивает рефлексы поддержания равновесия. К таким путям относятся: вестибулоспинальный тракт; связи с глазодвигательными ядрами, с вестибулярными ядрами противоположной стороны, с мозжечком, с ретикулярной формацией, с таламусом и гипоталамусом.

Эти связи дают возможность вестибулярной системе регулировать двигательную афферентацию, обеспечивая поддержание нужного положения тела и соответствующие глазодвигательные реакции. При этом вертикальная поза и походка определяются отолитовым аппаратом, а полукружные каналы управляют в основном направлением взгляда.

Вестибулярные рефлексы. Равновесие поддерживается рефлекторно, без принципиального участия в этом сознания. Выделяют статические и статокинетические рефлексы.

Статические рефлексы обеспечивают адекватное взаиморасположение конечностей, а также устойчивую ориентацию в пространстве, т.е. *позные рефлексы* (афферентация от отолитовых органов). Статический рефлекс можно наблюдать при повороте головы. Зрачки при этом все время сохраняют положение, близкое к вертикальному.

Статокинетические рефлексы – это реакции на двигательные стимулы, выражающиеся в движениях. Они вызываются возбуждением рецепторов полукружных каналов и отолитовых органов. Их примеры – вращение тела кошки в падении, обеспечивающее ее приземление на все четыре лапы, или движения человека, восстанавливающего равновесие после того, как он споткнулся.

К статокинетическим рефлексам также относится вестибулярный нистагм. Он состоит из двух фаз – медленной (поворот глаза против направления вращения) и быстрой («перескок» в направлении вращения). Медленная фаза нистагма запускается вестибулярной системой, а быстрый «перескок» взгляда – предмостовой частью ретикулярной формации. Направление нистагма принято определять по его быстрой фазе.

Нарушения вестибулярной системы могут быть вызваны сильными или необычными (на море, в самолете) раздражениями вестибулярного аппарата. Они проявляются неприятными ощущениями: головокружение, рвота, усиленное потоотделение, тахикардия и т.д. Эти проявления называются *кинетозами* (укачивание, «морская болезнь»). У новорожденных и больных с удаленными лабиринтами кинетозы не наблюдаются.

При одностороннем нарушении функции лабиринта может также появляться нистагм, направленный в здоровую сторону, и падение больных в сторону с нарушенной функцией.

Соматическая и проприоцептивная сенсорные системы

Старая физиология предлагала к рассмотрению соматосенсорную систему, включая в это понятие только кожный анализатор. Современная наука, учитывая тесную связь покрова тела с внутренними органами (висцеро-сенсорные связи), предлагает включать в понятие *соматосенсорная система* следующее:

- 1 – болевую, температурную и тактильную сенсорные системы (кожный анализатор),
- 2 – проприоцептивную сенсорную систему (анализатор мышечно-суставного чувства),
- 3 – висцеральную сенсорную систему (интероцептивный анализатор).

Ноцицепция и боль

Болевая (ноцицептивная) чувствительность имеет особое значение для выживания организма, т.к. сигнализирует об опасности при действии любых чрезмерно сильных и вредных агентов.

Как симптом многих заболеваний боль – одно из нервных проявлений патологии и важный индикатор в диагностике.

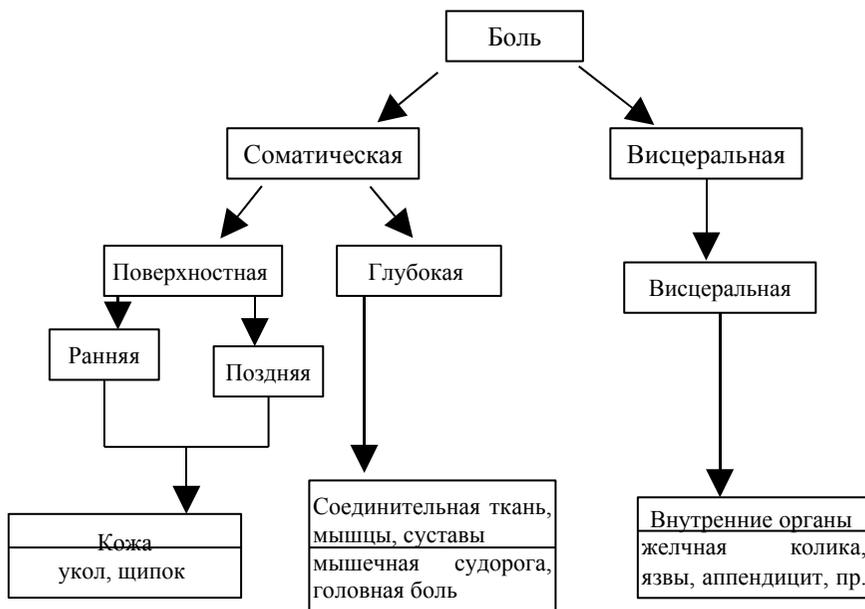
Боль – неприятное сенсорное и эмоциональное переживание, связанное с истинным или потенциальным повреждением ткани или описываемое в терминах такого повреждения.

Боль как модальность можно отнести к тому или иному типу, исходя из места ее возникновения. Эта классификация представлена на рис. 6.

Кроме места возникновения боль характеризуется и по продолжительности. *Острая боль* (например, от ожога кожи) обычно ограничена поврежденной областью, и ее сила прямо зависит от интенсивности повреждающего агента. Но многие виды боли долго сохраняются (например, в спине) либо регулярно повторяются (например, головные боли – мигрень, боли в сердце при стенокардии). Ее *устойчивые* и *рецидивирующие формы* вместе называют *хронической болью*.

Рецепторы боли, или по предложению Ч. Шеррингтона – ноцицепторы (от латинского «nocere» – разрушать) – высокопороговые ре-

цепторы, реагирующие на разрушающие воздействия. Ноцицепторы – это свободные нервные окончания. По механизму возбуждения их можно разделить на две группы: 1) механорецепторы, деполяризация мембраны которых возникает за счет механического смещения мембраны. Химические вещества на них не действуют. В основном они локализируются на коже, фасциях, сухожилиях, суставных сумках, слизистых начала и конца пищеварительного тракта. В большинстве своем они передают импульсацию по волокнам Аβ; 2) хеморецепторы, деполяризация мембраны которых происходит за счет воздействия химических веществ. Они расположены на коже слизистых и в стенках мелких артерий. Возбуждение хеморецепторов вызывают те химические вещества, которые отнимают кислород у тканей, нарушают процессы окисления. Это может быть травма, воспаление и др. В организме также постоянно вырабатывается ряд веществ: гистамин, простагландины, кинины (брадикинин), серотонин, тахикинины, выделение которых при патологических процессах может нарастать каскадно. Эти вещества повышают чувствительность ноцицепторов и их взаимодействующее влияние обуславливает усиление боли. Они получили название «боль стимулирующие вещества».



Импульсы от хеморецепторов проводятся по Аб- и С-афферентам и через задние корешки постушают в спинной мозг – в нейроны заднего рога – первой релейной станции болевой импульсации. Здесь ноцицептивная импульсация переключается и распространяется по ЦНС многими путями.

Прежде всего это пути, идущие из спинного мозга к мотонейронам, которые посылают импульсы к двигательным мышцам. Это обеспечивает формирование *первого компонента* системной болевой реакции организма – *двигательной* защитной реакции от разрушающего раздражителя, еще даже не почувствовав самой боли.

Следующий путь – спинно-таламический, достигающий нейронов задней группы ядер таламуса. Здесь происходит второе переключение ноцицептивной импульсации. Далее импульсация проецируется на нейроны соматосенсорной коры, т.е. корковый центр формирования *второго компонента – болевого ощущения (ноцицепции)*.

От нейронов заднего рога также начинаются неспецифические, диффузные пути, не имеющие четких морфологических границ – спинноретикулоталамические пути – с несколькими станциями переключения. Возбуждение нейронов этих путей влечет за собой вверх и вниз идущие генерализованные активизирующие влияния, что формирует поведенческую реакцию пробуждения – arousal. Т.о., формируется *третий компонент* системной болевой реакции организма – *бодрствование (arousal-реакция)*.

Ноцицептивная импульсация, идущая по неспецифическим путям, активизирует нейроны гипоталамуса – высшего вегетативного центра. Отсюда формируется *четвертый компонент* системной болевой реакции – *вегетативный*: повышается артериальное давление, увеличивается частота дыхания и сердечных сокращений, имеет место выделение гормонов (АКТГ, адреналина, норадреналина), перестраивается обмен веществ и т.д.

Кроме того, известно, что и гипоталамус, и ретикулярная формация являются эмоциогенной зоной; их возбуждение через активацию лимбических структур формирует *отрицательную эмоцию*, т.е. *пятый компонент* системной болевой реакции.

Активацию фронтальной и теменной областей коры больших полушарий связывают с формированием *шестого компонента – мотивации избавления от болевых ощущений*, т.к. операция удаления лобной коры у людей приводит к безразличному отношению к болевым ощущениям, которые могут даже усилиться. Поражение же теменных отделов

может приводить больного к состоянию болевой асимволии, т.е. боль сохраняется, но при этом не наблюдается никаких психических реакций на болевое раздражение. Т.о., мотивация устранения болевых ощущений требует активацию процессов памяти – опыта их устранения, что можно считать *седьмым компонентом* системной болевой реакции.

Боль, возникающая при возбуждении ноцицепторов, является нормальной, физиологической. Но боль может вызываться и возбуждением более проксимальных участков ноцицептивных систем. Например, все знают, что резкий удар по локтю может стимулировать локтевой нерв и вызвать неприятные ощущения в иннервируемой им области (*проецируемая боль*).

Другой вид боли, обусловленный непрерывным возбуждением нерва или заднего корешка (а не ноцицепторов), называют невралгией или *невралгической болью*.

Ноцицептивная стимуляция внутреннего органа часто вызывает ощущение боли не только в нем самом, а также в отдаленных, поверхностных частях тела. Такая боль называется *отраженной*. Она охватывает участки периферии, иннервируемые тем же сегментом спинного мозга, что и затронутый внутренний орган. Т.е. на поверхности кожи боль проявляется в соответствующем дерматоме.

Для всей ноцицептивной системы характерна изменчивость чувствительности болевых рецепторов. Болевая чувствительность может повышаться и снижаться. Это проявляется в виде *аллодинии* (боль вызывается *безвредной* стимуляцией нормальной кожи); *гипералгезии* (сверхчувствительность к *вредным* стимулам); *гипоалгезия* (пониженная чувствительность к *вредным* стимулам); *аналгезия* (полное отсутствие боли в ответ на *вредную* стимуляцию).

Человеческий организм обладает возможностью снижения активности своих ноцицептивных систем. Как действуют эти **эндогенные системы подавления боли** стало ясно, когда в 1973 г. в лабораториях Терениуса и Шнайдера были открыты *опиатные рецепторы* – специфические места связывания опиатных веществ. Опиатные рецепторы расположены во многих тканях организма, присущи иммунной системе, но главным образом они локализованы в ЦНС, особенно в задних рогах спинного мозга, продолговатом и среднем мозге, гипоталамусе, лимбической системе, таламусе, коре больших полушарий.

В 1975 г. было установлено, что в нашем организме вырабатываются *эндогенные опиоидные вещества* в виде олигопептидов, химическая формула которых близка к морфину. Эти вещества получили название *энкефалинов* (выделены из мозга) и *эндорфинов* (подобные морфи-

ну). Эти вещества вырабатываются в гипоталамусе, гипофизе, надпочечниках и выделяются постоянно.

Необходимо отметить, что в настоящее время известны три типа опиатных рецепторов, к которым соответственно имеют наибольший аффинитет эндорфины (α -, β - и γ -), энкефалины (мет- и лейкенкефалины) и динарфины (А, Б, неоэндорфины). Такая гетерогенность опиатных рецепторов связана с гетерогенностью генеза боли.

Помимо опиоидных пептидов в организме имеется ряд *неопиоидных эндогенных пептидов*, также оказывающих тормозной эффект на проведение болевой импульсации. Важнейшими из них являются нейротензин, ангиотензин II, кальцитонин, бомбезин, соматостатин, холецистокинин, содержащиеся в различных областях ЦНС и имеющие соответствующие рецепторы на станциях переключения ноцицептивной импульсации. Экзогенное введение их иногда вызывает анальгетический эффект даже более сильный, чем при введении опиатов.

Кроме пептидных механизмов имеются серотонинергический (связанный с активацией ядер шва) и катехоламинный (связанный с активацией норадренергических латеральных ретикулярных ядер) механизмы эндогенной антиболевой системы.

Однако внутренние механизмы антиноцицептивной системы не всегда могут избавить человека от боли. В таких случаях показано симптоматическое лечение.

Важнейшие способы снятия боли:

Фармакологические методы

1. Ненаркотические анальгетики
2. Наркотические анальгетики
3. Психотропные препараты
4. Локальные анестетики

Физические методы

5. Нагревание и охлаждение
6. Гимнастика и массаж
7. Электростимуляция
8. Нейрохирургия

Психологические методы

9. Биологическая обратная связь
10. Инструментальные методы
11. Расслабление и медитация
12. Гипноз

Фармакологические воздействия (1–4) препятствуют восприятию (1) и проведению (4) болевых сигналов, тормозят их центральную обработку (2), уменьшают аффективный компонент боли (2, 3). Физические способы (5–8) крайне разнообразны по форме и месту приложения. Психологические приемы (9–12) можно назвать «стратегиями приспособления». Психологический компонент – важнейшая причина многих болей, особенно без ясной периферической основы. Поэтому *психотерапия* играет в этих случаях весьма существенную роль. Однако есть и много ситуаций, в которых боль, связанная с органическими нарушениями, лучше снимается психологическим, чем соматическим воздействием.

Температурная сенсорная система

Температурная сенсорная система имеет большое значение для нормальной работы механизмов терморегуляции. Рецепторы системы залегают в коже, роговице глаза, слизистых оболочках и внутренних органах. Терморецепторов два вида:

- тепловые (тельца Руффини),
- холодовые (колбы Краузе).

Свободные нервные окончания, воспринимающие боль, также воспринимают тепло. Нейтральный участок температурной шкалы находится в пределах от +29 до + 32 °С, когда человек не ощущает ни тепла, ни холода.

Холодовые терморецепторы передают импульсы по *быстро проводящим миелиновым волокнам* группы А. Тепловые рецепторы проводят информацию по *медленно проводящим миелиновым волокнам* группы С. Первый нейрон температурной сенсорной системы лежит в спинальном ганглии, второй – в заднем роге спинного мозга, третий – в таламусе. Путь температурной чувствительности – *боковой спинно-таламический*. При одновременном возбуждении тепловых и холодовых рецепторов субъективно у человека возникает чувство «жара». При повышении температуры тела (лихорадке) появляется ощущение «озноба». Ощущение холода более интенсивно, чем тепла, но более кратковременно, т.к. колбы Краузе лежат в коже более поверхностно.

Тактильная сенсорная система

Тактильная сенсорная система обеспечивает восприятие прикосновения, давления, вибрации. Рецепторы системы лежат в коже неравно-

мерно. Их наибольшее количество находится на губах, кончиках пальцев и кончике языка, в коже сосков груди и половых органов.

Свободные нервные окончания, оплетающие волосяную луковицу, реагируют на самое легкое прикосновение при отклонении волоса на 5° . Диск Меркеля расположен в коже пальцев рук. В коже, лишенной волосяного покрова, локализованы тельца Мейсснера. Более глубоко в коже залегают тельца Паччини, реагирующие на давление и вибрацию. Методом *двухточечного теста* выявляются участки кожи с наибольшей плотностью рецепторов. Наименьшее расстояние между ножками циркуля Вебера 1,1 мм определяется у кончика языка, 2,2 мм – у кончиков пальцев, 6,8 мм – у кончика носа, 8,9 мм – у середины ладони, 67 мм – по средней линии спины.

Первый нейрон тактильной сенсорной системы лежит в спинальном ганглии, второй – в заднем роге спинного мозга, третий – в таламусе, четвертый – в постцентральной извилине коры полушария. Главный путь тактильной чувствительности – *передний спинноталамический*.

Проприоцептивная сенсорная система

Проприоцептивная сенсорная система обеспечивает мышечно-суставное чувство, с помощью которого контролируется положение тела в пространстве и взаиморасположение его частей. Проприорецепторы расположены в мышцах, сухожилиях и связочно-суставном аппарате.

Проприорецепторы (механорецепторы двигательной сенсорной системы) делятся на *три основных типа*:

1 – тельца Гольджи (оплетают сухожильные волокна мышц или свободные лежащие),

2 – Тельца Паччини (залегают в фасциях, сухожилиях и капсулах суставов),

3 – нервно-мышечные и нервно-сухожильные веретена (имеют удлиненную форму и лежат в толще мышц). Эти рецепторы состоят из капсулы и проходящих внутри нее интрафузальных волокон (остальные волокна мышцы – экстрафузальные).

Рецепторы первого и второго типов возбуждаются при сокращении мышцы, а веретена – при расслаблении. Поток импульсов обратной связи, поступающих от всех типов проприорецепторов, информируют ЦНС при любом состоянии мышц, при всех, даже самых малейших изменениях мы-

шечного тонуса. Чувствительность рецепторов в веретенах регулируется самой ЦНС с помощью двух разновидностей нервных волокон:

1. α -волокон (таких до 70 %) и
2. γ -волокон (таких до 30 %).

По α -волокнам идут импульсы, вызывающие сокращение мышцы, а по γ -волокнам поступают импульсы сокращения только к интрафузальным волокнам мышечных веретен. При этом угнетается их возбудимость.

Импульсы проприоцептивной чувствительности идут к первому нейрону в спинальном ганглии, второй нейрон лежит в заднем роге спинного мозга (ядра Кларка), третий – в таламусе, четвертый – в предцентральной извилине коры полушария. Пути проприоцептивной чувствительности – *пучки Голля и Бурдаха, передний и задний спинномозжечковые пути.*

Висцеральная сенсорная система

Висцерорецепторы (рецепторы внутренних органов) по сравнению с экстерорецепторами обладают большей специфичностью по отношению к действующим раздражителям. Среди них различают: хеморецепторы, осморорецепторы, барорецепторы и болевые рецепторы.

Сдвиги в состоянии внутренних органов, связанные с изменением химизма, осмотического и механического давления, температуры, вызывают изменение сигналов, поступающих в ЦНС. В ответ на это изменяется нервная и гуморальная регуляция работы органов.

Особенностью висцеральной сенсорной системы является то, что ее сигналы, как правило, не ощущаются человеком.

Болевая, соматическая и висцеральная сенсорные системы тесно связаны между собой *висцеросенсорными связями*. Внешние рецепторы кожи таким образом становятся посредниками между внешним миром и внутренней средой организма. Каждый орган имеет свое представительство на определенных участках кожи. Такие участки называются зонами отраженных болей, или иначе – *проекционными зонами Захарьина – Гедда*, а кожа является зеркалом внутренней среды организма.

Рецепторы системы залегают в коже, роговице глаза, слизистых оболочках и внутренних органах. Терморецепторов *два вида*:

- тепловые (тельца Руффини),
- холодные (колбы Краузе).

Свободные нервные окончания, воспринимающие боль, также воспринимают тепло. Нейтральный участок температурной шкалы нахо-

дится в пределах от +29 до + 32 °С, когда человек не ощущает ни тепла, ни холода.

Холодовые терморцепторы передают импульсы по *быстро проводящим миелиновым волокнам* группы А. Тепловые рецепторы проводят информацию по *медленно проводящим миелиновым волокнам* группы С. Первый нейрон температурной сенсорной системы лежит в спинальном ганглии, второй – в заднем роге спинного мозга, третий – в таламусе. Путь температурной чувствительности – *боковой спинно-таламический*. При одновременном возбуждении тепловых и холодовых рецепторов субъективно у человека возникает чувство «жара». При повышении температуры тела (лихорадке) появляется ощущение «озноба». Ощущение холода более интенсивно, чем тепла, но более кратковременно, т.к. колбы Краузе лежат в коже более поверхностно.

Вкус и обоняние

Ощущения вкуса и запаха обусловлены избирательной реакцией специализированных сенсорных клеток на присутствие молекул определенных соединений. Адекватным раздражителем для рецепторов вкуса и обоняния является химическая энергия. Различие между этими двумя группами хеморецепторов заключается в том, что рецепторы вкуса возбуждаются при соприкосновении с растворимыми веществами, тогда как обонятельные клетки реагируют на вещества, находящиеся в газообразном состоянии.

По сравнению с другими ощущениями у вкуса и обоняния значительно выше адаптируемость. При длительном воздействии стимула возбуждение в афферентных путях заметно ослабляется, соответственно ослабляется и восприятие. Например, очень быстро в среде даже с сильным запахом мы перестаем его ощущать.

Вкус. У взрослых сенсорные вкусовые клетки расположены на поверхности языка. Вместе с опорными клетками они образуют в эпителии его сосочков группы из 40–60 элементов – вкусовые почки. Всего у взрослого человека несколько тысяч вкусовых почек. Подобно остальным вторичным сенсорным клеткам, вкусовые генерируют при стимуляции рецепторный потенциал. Это возбуждение систематически передается афферентным волокнам черепно-мозговых нервов, которые проводят его в мозг. В этом процессе участвуют: барабанная ветвь *лицевого нерва (VII)*, иннервирующая переднюю и боковые части языка, и *языкоглоточный нерв (IX)*, иннервирующий его заднюю часть. Вкусовые волокна *VII* и *IX* пар черепно-мозговых нервов оканчиваются в ядре оди-

ночного пучка. От этого ядра аксоны вторых нейронов через медиальную петлю восходят к таламусу, где расположены третьи нейроны, дающие аксоны к постцентральной извилине коры головного мозга. Ряд корковых клеток реагируют только на вещества с одним вкусовым качеством.

Человек различает четыре основных вкусовых качества: сладкое, кислое, горькое и соленое. При этом на поверхности можно выделить *зоны специфической чувствительности*. Горький вкус воспринимается главным образом основанием языка; кислое – боковой поверхностью; сладкое и соленое – кончиком языка, причем все эти зоны взаимоперекрываются.

Между химическими свойствами вещества и его вкусом не существует однозначной корреляции. Например, не только сахара, но и соли свинца сладкие, а самый сладкий вкус у заменителей сахара типа сахарина.

Более того, воспринимаемое качество вещества зависит от его концентрации. Поваренная соль в низкой концентрации кажется сладкой и становится чисто соленой при ее повышении. Чувствительность к горьким веществам существенно выше. Сильные горькие раздражители легко вызывают рвоту или позыв на нее. *Эмоциональные компоненты* вкусовых ощущений широко варьируют в зависимости от состояния организма. Например, человек, испытывающий дефицит соли, считает вкус приемлемым, даже если ее концентрация в пище так высока, что нормальный человек от еды откажется. *Биологическая роль* вкусовых ощущений заключается не только в проверке съедобности пищи, они также влияют на процесс пищеварения.

С возрастом способность к различению вкуса снижается. К этому же ведут потребление биологически активных веществ типа кофеина и интенсивное курение.

Обоняние. Рецепторы обоняния у человека сосредоточены на ограниченном участке слизистой оболочки носа. Ее обонятельная область занимает только середину верхней носовой раковины и соответствующие части носовой перегородки. Молекулы пахучих веществ поступают к рецепторам периодически: во время вдоха ноздрями и в меньшей степени – из полости рта, диффундируя через хоаны. Т.о., во время еды у нас возникают смешанные ощущения, в которых сочетаются вкус и запах пищи.

Всего у человека в обонятельной области площадью примерно 10 см² около 10⁷ рецепторов. Каждый обонятельный рецептор отвечает не на один, а на многие пахучие вещества, отдавая предпочтение неко-

торым из них. Т.е. кодирование раздражителей (запахов) и их опознавание в центрах обонятельного анализатора основано на «настройке» рецепторов на разные группы веществ.

Аксоны обонятельных клеток, соединяясь в группы, образуют обонятельные нити, которые проникают в череп и вступают в обонятельные луковицы – первичный нервный центр обонятельного анализатора. Выходящий из луковицы обонятельный тракт состоит из нескольких пучков, которые направляются в разные отделы переднего мозга: переднее обонятельное ядро, обонятельный бугорок, препириформную кору, периамигдаллярную кору и часть ядер миндалевидного комплекса. Синапсы с нейронами высших порядков обеспечивают связь с гиппокампом и через миндалину – с вегетативными ядрами гипоталамуса. Нейроны, отвечающие на обонятельные стимулы, обнаружены также в ретикулярной формации среднего мозга и орбитофронтальной коре. Но значительное число центров обонятельного мозга не является необходимым для опознавания запахов. Их можно рассматривать как ассоциативные центры, обеспечивающие связь обонятельной системы с другими сенсорными системами и организацию сложных форм поведения – пищевой, оборонительной, половой и т.д.

Адаптация в обонятельном анализаторе происходит сравнительно медленно (десятки секунд или минуты) и зависит от скорости потока воздуха и концентрации пахучего вещества.

Чувствительность обонятельного анализатора человека чрезвычайно велика: один обонятельный рецептор может быть возбужден одной молекулой пахучего вещества, а возбуждение небольшого числа рецепторов приводит к возникновению ощущения. В то же время изменение интенсивности действия вещества (порог различения) оценивается людьми довольно грубо (30–60% от исходной концентрации вещества).

Функциональные нарушения обоняния могут возникать при аллергических ринитах, инфекции (гриппе), опухолях (и связанных с ними операциями на мозге) или черепно-мозговых травмах. Эти нарушения проявляются в виде *аносмии* или *гипосмии* (повышение порога восприятия запахов). Помимо этих функциональных нарушений встречаются неправильное восприятие запаха (*паросмия*) и обонятельные ощущения в отсутствие пахучих веществ (*обонятельные галлюцинации*). Обонятельные галлюцинации неприятного характера (*какосмия*) наблюдаются главным образом при шизофрении.

Вопросы к экзамену

1. Биологические мембраны, определение, функции, строение, свойства.
2. Транспорт веществ через мембраны. Виды транспорта веществ (активный, пассивный), их характеристика.
3. Понятия о раздражимости, возбудимости и возбуждении. Сравнительная характеристика возбудимости и раздражимости. Меры измерения возбудимости.
4. Понятие о биоэлектрических потенциалах. История их открытия. Методы регистрации биопотенциалов. Основные положения мембранной теории биотоков (селективная проницаемость клеточной мембраны, ионная асимметрия).
5. Потенциал покоя (определение, механизм образования).
6. Потенциал действия (определение, компоненты ПД, механизм образования).
7. Изменение возбудимости при возбуждении. Соотношение фаз изменения возбудимости с потенциалом действия (ПД).
8. Местное возбуждение и волна возбуждения (условия их возникновения, особенности).
9. Нейрон (особенности строения, функции его составных частей).
10. Нервные волокна (строение, функции, классификация).
11. Механизм проведения возбуждения по нервным волокнам.
12. Законы проведения возбуждения по нерву (их характеристика).
13. Синапс (понятие, строение, классификация).
14. Механизм передачи возбуждения через синапс.
15. Постсинаптический потенциал (особенности, виды).
16. Основные свойства синапсов.
17. Рефлекс (определение, классификация, биологическая роль).
18. Рефлекторная дуга (строение, локализация и функции составных частей).
19. Время рефлекса (определение; факторы, определяющие его продолжительность; роль центральной задержки).
20. Торможение в центральной нервной системе. Торможение (определение, история открытия, эволюция и онтогенез, функции).
21. Общие и отличительные черты процессов возбуждения и торможения.
22. Виды центрального торможения. Пресинаптическое торможение (механизм возникновения торможения, эффекты). Постсинаптическое торможение (механизм возникновения торможения, эффекты).
23. Торможение в нейронных цепях (реципрокное, возвратное).

24. Интегративная деятельность ЦНС, ее уровни (рецепторный, нейрональный, центральный и межцентральный).
25. Координация (определение, факторы ее определяющие).
26. Принципы координации (конвергенция, дивергенция, обратные связи, их характеристика).
27. Эффекты ритмической стимуляции в нейронных цепях. Суммация допороговых ритмических стимулов (последовательная, пространственная). Оклюзия сверхпороговых стимулов (последовательная, пространственная).
28. Взаимодействие рефлексов (общий конечный путь, иррадиация, доминанта).
29. Спинной мозг (строение, функции).
30. Спинальный шок.
31. Продолговатый мозг (строение, функции).
32. Участие продолговатого мозга в регуляции мышечного тонуса и рефлексов позы.
33. Ретикулярная формация ствола мозга (строение, функции).
34. Средний мозг (строение, функции).
35. Роль среднего мозга в сохранении нормального положения тела в пространстве (выпрямительные и статокINETические рефлексы).
36. Мозжечок (строение, функции).
37. Симптомы нарушения функций мозжечка (астазия, атаксия, астенция, атония, дистония и др.).
38. Промежуточный мозг. Таламус (нейронная организация, функции).
39. Гипоталамус (нейронная организация, функции).
40. Функциональные расстройства у людей с повреждениями гипоталамуса.
41. Базальные ядра (структуры, входящие в состав базальных ядер, их связи, функции).
42. Патофизиология базальных ганглиев.
43. Кора больших полушарий (организация коры, древняя и старая кора, функции).
44. Новая кора (чувствительные, моторные и ассоциативные зоны коры, функции).
45. Электрические явления в коре больших полушарий (электроэнцефалография – ЭЭГ).
46. Общие данные о ВНС. Морфофункциональное отличие ВНС от соматической нервной системы. Центральная и периферическая части ВНС (нервные центры симпатического и парасимпатического отде-

- лов; ганглии, их виды). Свойства волокон вегетативной нервной системы.
47. Вегетативная (автономная) иннервация тканей и органов. Значение вегетативной иннервации. Влияние симпатического и парасимпатического отделов на функцию органов. Функциональный антагонизм и синергизм симпатической и парасимпатической нервной системы.
 48. Адаптационно-трофическая функция ВНС.
 49. Вегетативные рефлексы и центры регуляции вегетативных функций.
 50. Учение И.П. Павлова об анализаторах. Основные принципы строения.
 51. Кодирование информации на разных уровнях ЦНС.
 52. Рецепторный отдел анализаторов (строение рецепторов, классификация, функции и свойства рецепторов).
 53. Зрительный анализатор. Общий принцип строения. Физиологические механизмы рефракции и аккомодации. Механизмы свето- и цветовосприятия. Обработка сигналов в центральных отделах зрительной системы.
 54. Практические и клинические (психические) аспекты физиологии зрения.
 55. Физиология чувства равновесия.
 56. Физиология слухового анализатора.
 57. Соматовисцеральный анализатор и его особенности.
 58. Ноцицепция и боль. Характеристика боли. Виды боли. Нейрофизиология боли.
 59. Физиология вкуса. Физиология обоняния.
 60. Жажда и голод: общие ощущения.

Темы контрольной работы для студентов заочной формы обучения

1. Интегративная деятельность ЦНС.
2. Физиология спинного мозга. Спинальный шок.
3. Физиология продолговатого мозга.
4. Физиология среднего мозга.
5. Физиология мозжечка. Симптомы нарушений функций мозжечка.
6. Функции промежуточного мозга. Таламус.
7. Функции промежуточного мозга. Гипоталамус.
8. Физиология коры больших полушарий.
9. Физиология лимбической системы. Функции лобной коры.
10. Физиология зрительного анализатора.

11. Физиология чувства равновесия.
12. Физиология слуха.
13. Физиология вкусового и обонятельного анализатора.
14. Физиология соматосенсорного анализатора.
15. Физиология ВНС.
16. Анализаторы. Общий план строения (периферический, проводниковый, центральный конец анализатора и их функции).
17. Гипоталамо-гипофизарная система.

Литература

1. Анатомия человека / Под ред. С.С. Михайлова. – М.: Медицина, 1999. – 736 с.
2. Физиология человека: В 3-х томах. Т.1. Пер с англ. / Под. ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – М.: Мир, 1996. – 323 с.
3. Физиология человека / Под ред. Г.И. Косицкого. – М.: Медицина, 1985. – 544 с.
4. *Башкиров А.А., Ветяшкина К.Т.* Нормальная физиология человека: Учеб. пособие. – М.: Изд-во УДН, 1987. – 218 с.
5. Физиология человека / Под ред. А.Н. Крестовникова. – М.: Физкультура и спорт, 1954. – 528 с.
6. Начала физиологии / Под ред. акад. А.Д. Ноздрачева. – СПб.: Лань, 2002. – 1088 с.
7. Общий курс физиологии человека и животных / Под ред. А.Д. Ноздрачева. – М., 1991.
8. *Брин В.Б.* Физиология человека в схемах и таблицах. – Ростов-на-Дону, 1999.
9. *Шульговский В.В.* Основы нейрофизиологии. – М., 2000.
10. *Батуев А.С., Куликов Г.А.* Введение в физиологию сенсорных систем. – М., 1984.

Составитель *О.К. Обидина*

**ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ**

Методическое пособие
для студентов-психологов

Редактор Л.В. Тарасова
Технический редактор О.А. Матвеева
Компьютерная верстка Э.Ю. Вислевской

Подписано в печать 20.07.2005. Формат 60×84 ¹/₁₆
Офсетная печать. Объем 4,25 п.л.
Тираж 50 экз. Заказ 54.

Издательство Кыргызско-Российского
Славянского университета
720000, Бишкек, ул. Киевская, 44

Отпечатано в типографии КРСУ
720000, Бишкек, ул. Шопокова, 68