

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Читинская государственная медицинская академия» Минздрава России

И.В. Ланда, И.В. Кибалина, А.В. Солпов,
А.С. Емельянов, Е.М. Кустовская, З.А. Покоева, Д.Ц. Нимаева

**АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ**

Учебно-методическое пособие

Чита – 2024

УДК 612.8

Анатомо-физиологические особенности центральной нервной системы : учебное пособие / И.В. Ланда, И.В. Кибалина, А.С. Емельянов, А.В. Солпов, Е.М. Кустовская, З.А. Покоева – Чита : РИЦ ЧГМА, 2024. – 131с.

Учебное пособие предназначено для повышения эффективности самостоятельной работы студентов при подготовке к практическим и итоговым занятиям в аудиторное и внеаудиторное время. Оно содержит план практического занятия, расположенный в логической структуре для оптимального усвоения информации. Учебное пособие позволяет закрепить материал в процессе самостоятельной подготовки студентов.

Пособие предназначено для студентов, обучающихся по специальностям: 31.05.01 «Лечебное дело», 31.05.02 «Педиатрия», 31.05.03 «Стоматология».

Рецензенты:

Содержание

Тема 1. Состояния тканей, свойства тканей, классификация раздражителей, закон «Силовых отношений», закон «Все или ничего».....	
Тема 2. Биопотенциалы.....	
Тема 3. Строение мышцы и механизм мышечного сокращения.....	
Тема 4. Общая физиология центральной нервной системы. Строение рефлекторной дуги. Классификация и свойства рецепторов.....	
Тема 5. Механизм проведения возбуждения по нервному волокну	
Тема 6. Физиология нервного центра.....	
Тема 7. Торможение в центральной нервной системе.....	
Тема 8. Механизмы координации в центральной нервной системе	
Тема 9. Физиология частных структур центральной нервной системы. Физиология спинного мозга, ретикулярной формации, спинальный шок.....	
Тема 10. Физиология ствола мозга (продолговатый мозг, варолиев мост, средний мозг) и мозжечка	
Тема 11. Физиология промежуточного мозга, базальных ганглиев и лимбической системы	
Тема 12. Вегетативная нервная система	
Тема 13. Условные рефлексы, торможение в коре. Условные рефлексы высоких порядков, динамический стереотип	
Тема 14. Сигнальные системы действительности. Типы высшей нервной деятельности. Темпераменты. Функциональная асимметрия мозга. Память. Сознание. Речь.....	

ТЕМА 1. СОСТОЯНИЕ И СВОЙСТВА ТКАНЕЙ.
КЛАССИФИКАЦИЯ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ.
ЗАКОНЫ «СИЛОВЫХ ОТНОШЕНИЙ», «ВСЕ ИЛИ НИЧЕГО»

Возбудимыми тканями считают те, которые при действии раздражителя способны изменять степень своей электрической активности. Все ткани способны это делать, поэтому все ткани, включая жировую и костную, являются возбудимыми.

Состояния тканей: покой, раздражение, возбуждение, торможение.

Раздражение – это неспецифическая ответная реакция, которая заключается в изменении обмена веществ при действии раздражителя.

Возбуждение – это специфическая ответная реакция, которая возникает при действии раздражителя. Например, для мышцы специфической реакцией является сокращение, для нерва – проведение нервного импульса.

Торможение – это угнетение или прекращение ответной реакции при действии раздражителя.

Свойства тканей: раздражимость, возбудимость, лабильность.

Возбудимость – способность ткани отвечать специфической ответной реакцией на действие раздражителя.

Раздражимость – способность тканей изменять уровень обменных процессов в ответ на действие раздражителя.

Лабильность – функциональная подвижность ткани, характеризует скорость перехода ткани из состояния покоя в состояние возбуждения. Поскольку такую скорость зарегистрировать невозможно, существует косвенный показатель – критерий лабильности. Критерием лабильности является число волн возбуждения в единицу времени, соответствующее числу подаваемых раздражителей.

Состояние тканей меняют раздражители. Раздражитель – это агент внешней или внутренней среды, способный изменить электрическую активность ткани.

Классификация раздражителей

I. По природе раздражители бывают: физические, химические, физико-химические, биологические и социальные.

Самая большая группа – это **физические раздражители**: удар, давление, прикосновение, звук, свет, температура, электрический ток и др.

Наиболее часто при изучении свойств различных клеток и тканей в качестве раздражителя используют электрический ток, который называют универсальным раздражителем. Это обусловлено следующими причинами:

- 1) электрический ток (до определенной силы) не оказывает на живую ткань необратимого влияния;
- 2) электрический ток как раздражитель может быть точно градуирован по силе, длительности и градиенту своего воздействия на живую ткань;
- 3) электрический ток близок к естественным механизмам возникновения и распространения возбуждения в живых тканях.

Химические раздражители – кислоты, щелочи, соли, анионы, катионы.

Физико-химические раздражители - рН крови, осмотическое и онкотическое давление.

рН – один из самых «жестких» параметров крови. рН (*power of Hydrogene*) – концентрация 40×10^{-9} ммоль/л соответствует значению 7,4 в единицах рН. Его колебания крайне незначительны, например, рН артериальной крови = 7,32, венозной крови = 7,34; отклонение рН за пределы этих границ рассматривается как нарушение кислотно-основного состояния крови. Даже слабо выраженные изменения этого показателя приводят к существенным сдвигам окислительно-восстановительных процессов, изменению активности ферментов, проницаемости клеточных мембран и другим нарушениям, опасным для нормального функционирования организма.

Осмотическое давление крови — это давление, возникающее на границе раздела растворов солей или других низкомолекулярных соединений различной концентрации.

Величина осмотического давления обусловлена концентрацией осмотически активных веществ (электролитов, неэлектролитов, белков), растворенных в плазме крови, и регулирует транспорт воды из внеклеточной жидкости в клетки и наоборот. Осмотическое давление плазмы крови в норме составляет 7,3-7,6 атм.

Онкотическое давление крови - представляет собой часть осмотического давления крови, создаваемую белками плазмы крови и регулиующую водный баланс в организме. Онкотическое давление плазмы крови в норме составляет 25-30 мм.рт.ст.

Биологические раздражители – синтезируются в организме (гормоны, витамины, продукты обмена, нервный импульс), а также к ним относятся поступающие в организм извне вирусы, микроорганизмы, яды и лекарственные вещества.

Социальные раздражители – это раздражители, возникающие в процессе общения людей. Наиболее мощным из них является слово. Слово для человека такой же реальный раздражитель, как и информация от рецепторов. Словом можно вылечить, а можно и навредить пациенту. Ответственность врача – подобрать правильную коммуникацию, и не только словесную. Немногие придают значение тому, насколько важную роль играет невербальное общение врача и пациента. Между тем человек лишь 23% информации воспринимает на слух, остальные 77% он получает при помощи визуализации объекта. "Лучший тот врач, который умеет внушить больному надежду: во многих случаях это является наиболее действенным лекарством" (Сергей Петрович Боткин (1832-1889)).

II. По силе все раздражители бывают:

Подпороговые раздражители - это минимальные по силе раздражители, способные вызвать неспецифическую ответную реакцию в виде изменения обмена веществ. В ткани при этом возникает локальный ответ.

Пороговые раздражители - это минимальные по силе раздражители, вызывающие генерацию потенциала действия и специфическую ответную реакцию.

Надпороговые раздражители (субмаксимальные) - это более сильные раздражители, чем пороговые, вызывающие пропорциональное увеличение физиологического эффекта в виде возбуждения или торможения. При их воздействии величина ответа ткани возрастает до некоторого предела.

Минимальный по силе раздражитель, вызывающий наибольший ответ ткани, называется **максимальным раздражителем**. Все раздражители, дающие максимальный ответ, называют **оптимальными**. Раздражители, сила которых превосходит силу максимальных раздражителей, называют **супермаксимальными раздражителями**. Раздражители, большие по величине, чем оптимальные, но вызывающие меньший ответ, чем при оптимальном раздражении, называют **пессимальными**. Для проявления специфической функции ткани необходимо, чтобы воздействующий раздражитель имел определенную силу, равную или превышающую известную критическую величину. Такой раздражитель называют **пороговым** (рис.1).

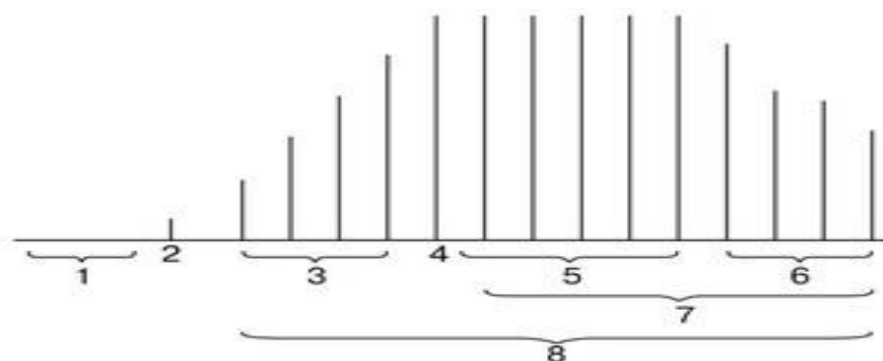


Рис. 1. Эффект сокращения мышцы в зависимости от силы раздражения. Ответная реакция мышцы при действии раздражителей: 1 — подпорогового; 2 — порогового; 3 — субмаксимального; 4 — максимального; 5 — оптимального; 6 — пессимального; 7 — супермаксимального; 8 — надпорогового.

Кроме этого, все раздражители делятся на 2 группы:

Адекватные - специфические, к которым орган приспособлен в результате своего эволюционного развития. Например, адекватным раздражителем для фоторецепторов является свет, для барорецепторов - изменение давления, для скелетной мышцы - нервный импульс и т.д.

Неадекватные - к которым орган не приспособлен. Эти раздражители могут вызвать специфическую ответную реакцию, но они должны обладать очень

большой силой. Например, свечение в глазах может вызвать механический удар, он же может вызвать и звучание в ухе.

Закон «Силовых отношений»

Формулировка закона: С увеличением силы раздражителя ответная реакция увеличивается до определенного предела.

Для демонстрации этого закона используется простая установка: штатив, к которому крепится мышца, электроды, дозирующие напряжение и писчее устройство, регистрирующее степень мышечного укорочения (Рис. 2)

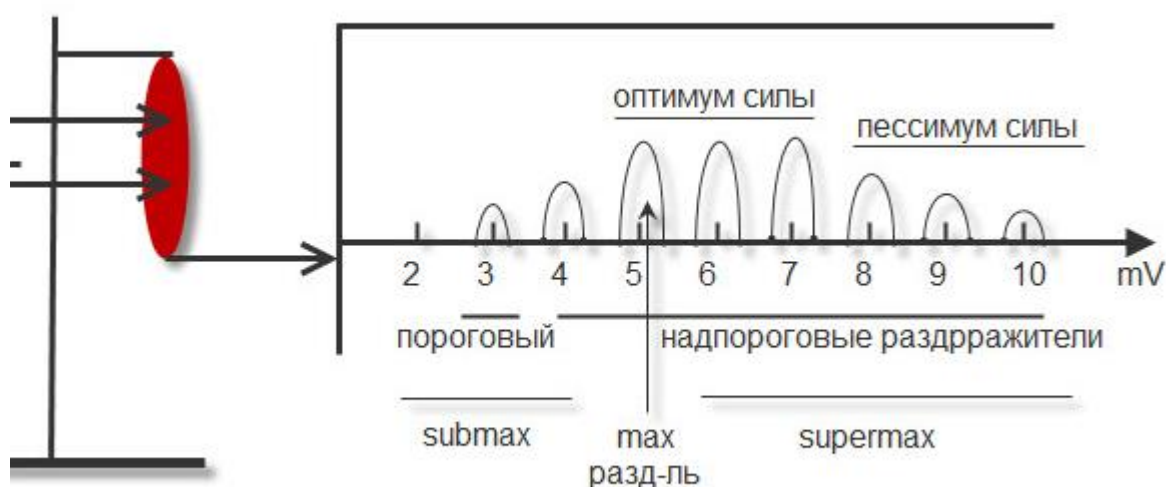


Рис.2. Техническая установка для регистрации мышечного сокращения.

Например: первое мышечное сокращение наступает при напряжении в 3 mV. До 5 mV высота ответной реакции увеличивается. От 5 до 7 mV реакция остается максимальной и одинаковой - это «оптимум силы». Затем с увеличением напряжения ответная реакция уменьшается - это «пессимум силы».

Увеличение ответной реакции от 3 до 5 mV объясняется строением мышцы. Она состоит из нескольких нейромоторных единиц, обладающих различной степенью возбудимости. В нашем примере мышца состоит из 3-х нейромоторных единиц (Рис.3).

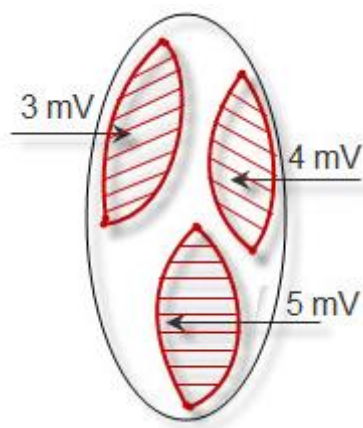


Рис.3. К объяснению закона силовых отношений

Самая возбудимая нейро-моторная единица имеет порог возбудимости 3 mV. При её сокращении укорачивается вся мышца на небольшую величину. Вторая нейро-моторная единица имеет порог возбудимости 4 mV. Сокращается она и по-прежнему первая. За счёт сокращения 2-х нейро-моторных единиц общее мышечное сокращение увеличивается. Порог возбудимости 3-й нейромоторной единицы 5 mV. При данном напряжении сокращается она и первые две нейромоторные единицы. Общее мышечное сокращение увеличивается максимально. На 6-ти и 7-ми mV мышца сокращается также сильно, как и на 5-ти mV, так как задействованы все структуры и резервных возможностей нет. На 8-ми mV наступает утомление в самой возбудимой первой нейромоторной единице. Она не работает и общее мышечное сокращение уменьшается. На 9-ти mV выходит из строя вторая нейромоторная единица, на 10 mV – третья, и постепенно мышечная реакция угасает. По этому закону работает ткань в целом.

Закон «Все или ничего»

По закону «все или ничего» функционируют структурные единицы. Часть «Всё» означает, что ответная реакция наступает одинаково максимально на действие порогового и ряда надпороговых раздражителей. Часть закона «ничего» значит, что структурные единицы не дают специфической ответной реакции на действие подпорогового и сильных надпороговых раздражителей. В нашем примере первая нейромоторная единица даёт максимально высокую и одинаковую

реакцию на напряжение в 3, 4, 5, 6, 7 mV и не даёт реакции на 1, 2, 8, 9, 10 mV (рис.4).

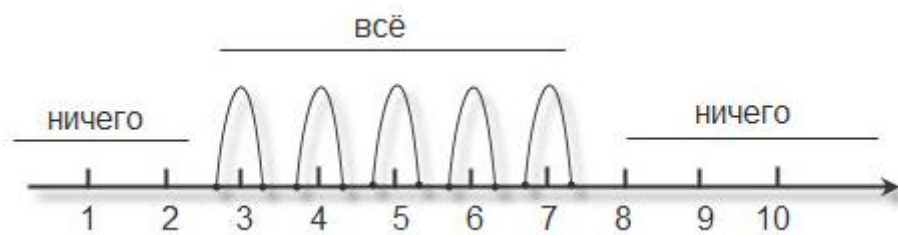


Рис. 4. Регистрация закона “Всё или ничего”

ТЕМА 2. БИОПОТЕНЦИАЛЫ

Электрические явления в живых тканях - «животное электричество» было открыто итальянским учёным Л. Гальвани в 1792 году. Его знаменитый балконный опыт состоял в следующем: нервно-мышечный препарат лягушки был подвешен за медный крючок к железной балюстраде балкона. Когда ветер качнул мышцу, она прислонилась к железу и сократилась. Учёный считал, что сокращение мышцы произошло за счёт слабого электрического тока, который существует в мышце (рис. 5).

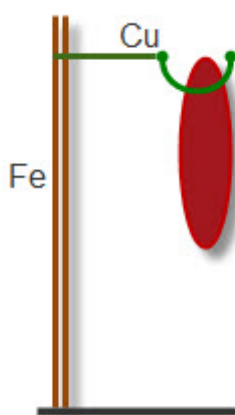


Рис. 5. Схема «балконного» опыта Гальвани

Ему возразил его соотечественник, физик Алессандро Вольта, утверждая, что сокращение мышцы произошло за счёт наведённой разницы потенциалов от разнородных металлов. И тогда Гальвани проводит второй опыт без металлов. На нервно-мышечном препарате лягушки в области мышцы делается небольшой разрез. Седалищный нерв проводят так, чтобы он коснулся неповреждённого участка и разрушенного. В момент контакта седалищного нерва с повреждённым участком мышца сокращалась. В данном варианте опыта седалищный нерв выполнял роль проводника, замкнув два разноимённо заряженных участка. Неповреждённая поверхность имеет «+» заряд, а область разреза «-» заряд.

Наличие разности потенциалов (РП) доказывается современными методами с помощью микроэлектродной техники. Если один электрод ввести в цитоплазму клетки, а второй оставить в окружающей среде, то будет регистрироваться РП «для

мышцы – 70 mV». Цитоплазма при этом имеет (-) заряд, а окружающая среда (+) заряд. Так формируется ток покоя.

Разность потенциалов создаётся неравновесной концентрацией ионов в цитоплазме и окружающей среде. В цитоплазме и околоклеточном пространстве находятся потенциалобразующие ионы натрия, калия и хлора. Их концентрация в цитоплазме и окружающей среде различна: натрия и хлора больше в окружающей среде, а калия в цитоплазме. Неравновесную концентрацию ионов поддерживает клеточная мембрана.

Строение клеточной мембраны

В состав клеточной мембраны входят белки, фосфолипиды и гликопротеиды. Фосфолипиды расположены двухслойно и ориентированы таким образом, что гидрофобные концы молекул находятся внутри бислоя, а гидрофильные головки направлены в водную фазу (рис.6)

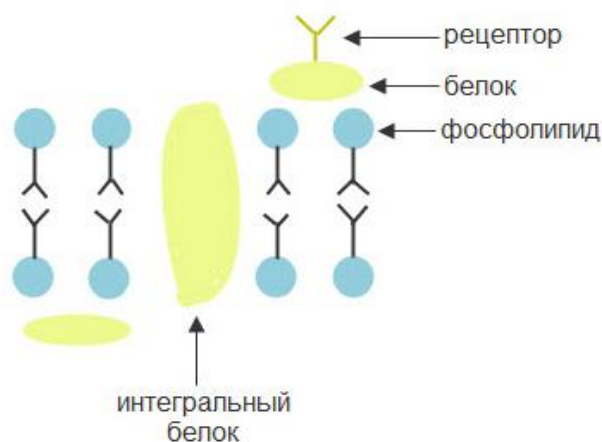


Рис. 6. Схема строения мембраны

Фосфолипиды образуют «липидное море», находятся в постоянном движении и могут обмениваться местами с помощью латеральной диффузии, а также меняться слоями, совершая «флип-флоп». Фосфолипиды внутреннего слоя несут преимущественно отрицательный заряд.

Белки могут пронизывать мембрану насквозь (интегральные), при этом часть белков может находиться в поверхностном с внешней или внутренней стороны слоя фосфолипидов.

Гликопротеиды в виде усиков-рецепторов торчат на поверхности клетки и воспринимают действие раздражителя.

Функции мембраны:

- барьерная - отделение внутренней среды клетки от окружающей среды, что обеспечивает клетке относительное постоянство состава цитоплазмы.
- транспортная, связанная с движением ионов через мембрану, т.е. с формированием ионных токов через ионные каналы, насосы и ионообменники;
- рецепторная, благодаря которой клетка реагирует на сигналы внешней среды или изменения состава внутренней среды;
- регуляторная, включающая тонкие изменения активности внутриклеточных ферментных систем в связи с действием биологически активных веществ;
- контактная, благодаря которой обеспечивается механическая связь между клетками, а также их функциональное взаимодействие;
- информационная, выражающаяся в передаче химических, электрических, электромагнитных сигналов от одной клетки к другой.

Через мембрану проходят ионоселективные каналы для транспорта ионов. Они выстланы белком, который в силу своей амфотерности придаёт заряд каналу (поре). Пропускная способность канала определяется не только зарядом, но и размером поры. В состоянии покоя каналы очень узкие и в основном могут пропускать ионы калия из-за его малого размера.

Структурная основа канала - белок, имеющий третичную или четвертичную организацию. Он состоит из пронизывающих мембрану и образующих пору нескольких субъединиц или однотипных участков (доменов) одного белка. В структуре канала выделяют участки, образующие селективный фильтр, а в управляемых каналах - ворота.

По наличию ворот ионные каналы подразделяют на каналы утечки (неуправляемые) и воротные (управляемые). Каналы утечки не имеют ворот, открыты в покое. Их состояние обычно не зависит от уровня мембранного потенциала, однако может изменяться при действии некоторых физических и химических факторов (например, анестетиков, температуры, pH).

Управляемые ионные каналы различают по механизму активации: потенциалзависимые (электрозависимые, вольтзависимые), лигандзависимые (хемозависимые) и механозависимые (механосенситивные) каналы.

Управляемые каналы имеют ворота, которые открываются и закрываются при изменении мембранного потенциала покоя (МПП). Эти каналы называют **потенциалозависимыми**. В качестве примера можно привести натриевые каналы в возбудимых тканях, которые открываются при достижении критического уровня деполяризации. Потенциалозависимые ионные каналы могут иметь два типа ворот: быстрые (активационные, (m)), и медленные (инактивационные, (h)). Активационные ворота обеспечивают открытие канала при изменении МПП, инактивационные временно блокируют канал, что необходимо для восстановления готовности мембраны к новому возбуждению. В состоянии покоя, как правило, m-ворота закрыты, а h-ворота открыты (Рис.7).

Натриевый канал

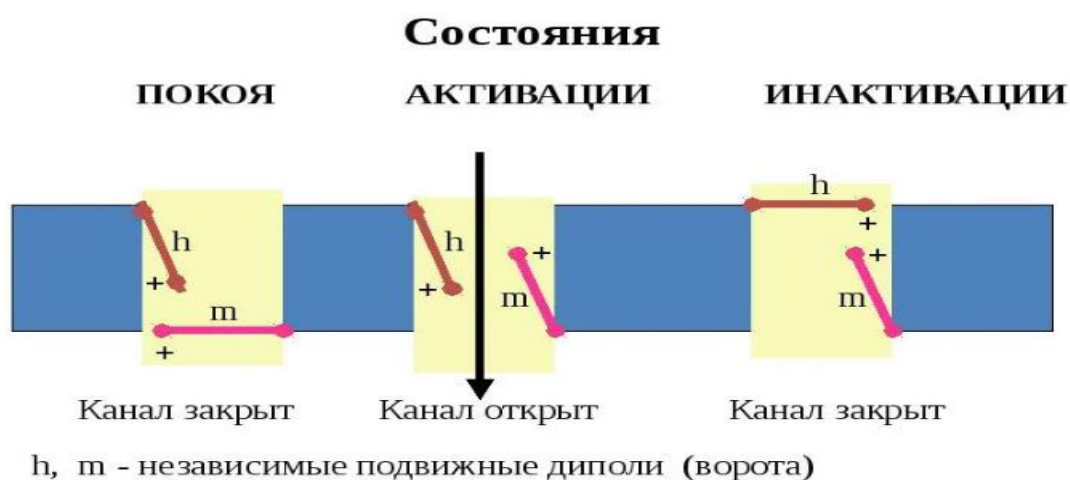


Рис. 7 Работа натриевого канала

Если состояние ворот изменяется в ответ на действие какого-либо химического вещества, то это **лигандзависимые каналы**. В качестве лиганда может выступать медиатор или гормон, поступающий из внеклеточной среды (например, ацетилхолин), действуя на Н-холинорецепторы. Хемозависимые каналы входят в состав мембранных рецепторов, на которые действуют биологически активные вещества, лекарственные вещества, антигены и токсины.

Механозависимые каналы открываются при механическом воздействии на мембрану, например, при ее растяжении. Механочувствительные каналы открываются при механической деформации мембраны (например, при растяжении). По скорости открытия/закрытия ворот управляемые каналы относят к быстрым или медленным. По способности пропускать различные ионы каналы подразделяют на *моноселективные*, проводящие преимущественно один вид ионов; *полиселективные*, пропускающие в равной степени несколько видов ионов; *неселективные*, пропускающие большое число ионов разных типов. К моноселективным потенциалозависимым ионным каналам относят натриевые, калиевые, кальциевые и хлорные. Возбуждение большинства возбудимых клеток происходит при уменьшении МПП до определённого уровня вследствие открытия потенциалозависимых быстрых натриевых и медленных калиевых каналов.

В области каналов находится «калиево-натриевый насос». Это фермент АТФ-аза, активируемая калием или натрием. При транспорте этих ионов через канал в мембране активируется АТФ-аза, которая расщепляет АТФ с образованием АДФ и выделением энергии. Энергия используется для активного возврата ионов на свои исходные места. При своей работе этот переносчик на три выброшенных иона натрия из цитоплазмы, вводит два иона калия внутрь. За счёт этого на поверхности клетки создаётся «+» заряд по отношению к цитоплазме, которая имеет «-» заряд.

Ток покоя

В покое цитоплазма клетки имеет отрицательный заряд, окружающая среда положительный за счёт неравновесной концентрации ионов. На каждый ион действуют две силы: одна осмотическая (концентрационная), вторая - электростатическая. Обе силы стремятся ввести натрий в клетку, но для него слишком плохая проницаемость мембраны из-за малого размера пор. Ионы хлора не могут войти в клетку из-за электростатического отталкивания. Хорошо транспортируются только ионы калия из клетки по концентрационному градиенту. Поэтому ток покоя в основном является калиевым током. Вышедшие ионы калия забрасываются назад в цитоплазму активным путём за счёт работы калиевого

насоса и неравновесная концентрация калия сохраняется. Таким образом, можно выделить 3 основные причины формирования мембранного потенциала клетки.

1. Разность концентрации ионов внутри и снаружи клетки (на поверхности преобладают положительные ионы).

2. Выход K^+ на поверхность мембраны (основная причина положительного заряда мембраны, так называемые токи покоя).

3. Работа Na^+/K^+ АТФазы (выход 3-х ионов Na^+ на поверхность и 2-х ионов K^+ внутрь клетки).

Локальный ток

Возникает при действии подпороговых раздражителей. При этом проницаемость мембраны для ионов натрия увеличивается незначительно, и небольшая часть ионов уходит в цитоплазму. При этом уменьшается (-) заряд в цитоплазме и (+) в окружающей среде. Общая разность потенциалов уменьшается (например, до -65 mV). Возникает частичная деполяризация, которая на графике выглядит следующим образом (Рис.8).

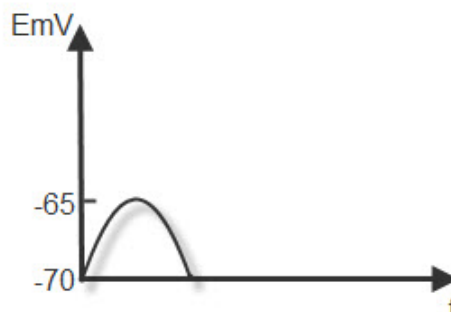


Рис.8. Локальный ток

После действия раздражителя натриевый насос вернёт ионы натрия в окружающую среду и разность потенциалов восстановится до -70 mV .

К основным характеристикам локального тока можно отнести:

1. Возникает при действии подпорогового раздражителя.
2. По ткани не распространяется.
3. Возникает на фоне частичной деполяризации.
4. Подчиняется закону «Силовых отношений».
5. Способен суммироваться.

Потенциал действия

Возникает при действии пороговых и надпороговых раздражителей. Эти раздражители быстро увеличивают проницаемость мембраны для натрия, который уходит в цитоплазму, создавая частичную деполяризацию (латентный период). Разность потенциалов падает до -55 mV (критический уровень деполяризации). В это время проницаемость мембраны для натрия увеличивается на 100% и он лавинообразно устремляется в цитоплазму, вызывая полную деполяризацию. На высоте деполяризации возникает реверсия потенциала ($+20\text{ mV}$, $+30\text{ mV}$). В это время в цитоплазме формируется (+) заряд за счёт ионов калия и ионов натрия, вошедших в цитоплазму в период деполяризации. Окружающая клетку среда приобретает заряд (-) за счёт ионов хлора.

Далее проницаемость для натрия уменьшается и увеличивается для калия, который выходит из клетки, создавая фазу реполяризации. Разность потенциалов постепенно восстанавливается до исходного значения, но калий продолжает выходить из клетки и возникает фаза гиперполяризации с нарастанием порога деполяризации. Затем усиленной работой калиевого-натриевого насоса ионы возвращаются на свои исходные позиции и мембранный потенциал становится равным исходному (Рис.9)

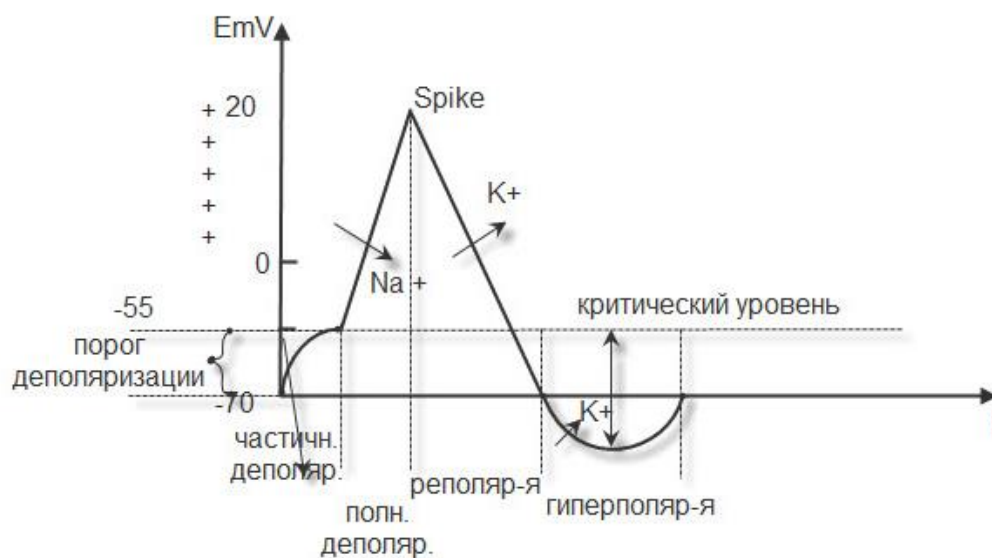


Рис. 9 Потенциал действия

Характеристики потенциала действия:

1. Возникает при действии порогового и надпорогового раздражителя.
2. По ткани распространяется.
3. Возникает на фоне полной деполяризации.
4. Подчиняется закону «Всё или ничего».

Динамика возбудимости в процессе возбуждения

В процессе возбуждения меняется возбудимость ткани, т.е. способность к повторной ответной реакции. При действии повторного раздражителя ответ может быть или не быть – всё зависит от состояния ткани. В покое возбудимость ткани равна 100%. Как только подействует раздражитель, возбудимость падает до «0» и возникает абсолютная рефрактерность (абсолютная невозбудимость), которая для мышцы длится 0,005 секунды. В это время никакой по силе раздражитель не способен вызвать ответа. После этого возбудимость начинает восстанавливаться и возникает относительная рефрактерность (0,01 с). В это время ответную реакцию могут вызвать надпороговые раздражители. Сопоставление графиков потенциала действия и графика динамики возбудимости отражены на рисунке 10.

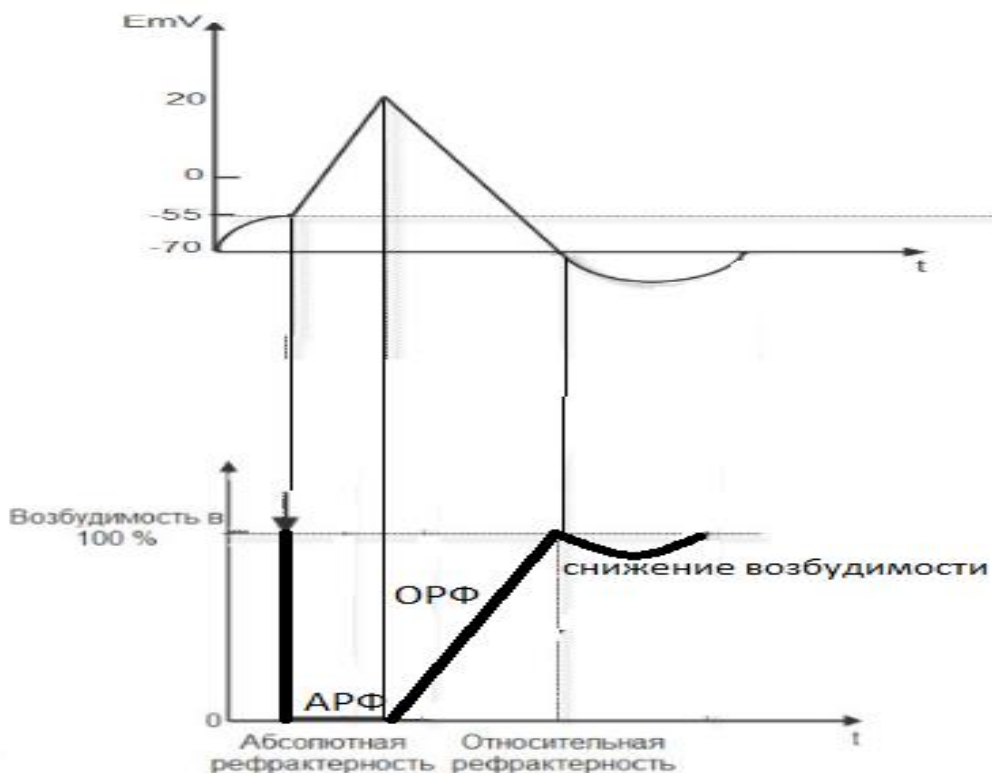


Рис.10. Динамика возбудимости в период генерации потенциала действия.

ТЕМА 3. СТРОЕНИЕ МЫШЦЫ И МЕХАНИЗМ МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ

Все мышцы у позвоночных и у человека делятся на 2 типа:

1. Гладкая мускулатура, которая имеется во внутренних органах и в стенках сосудов.
2. Поперечнополосатая: сердечная и скелетная.

Скелетная (поперечнополосатая) мускулатура выполняет следующие функции:

1. Перемещение тела в пространстве
2. Перемещение частей тела относительно друг друга
3. Поддержание позы

Структурно функциональной единицей поперечнополосатой мышцы является нейромоторная единица. Она представлена аксоном мотонейрона, его разветвлениями и мышечными волокнами, которые иннервируются ими.

Структура мышечного волокна

Каждая мышца состоит из мышечных волокон, расположенных продольно, которые представляют собой многоядерные клетки. Снаружи они покрыты базальной мембраной и плазмолеммой, между которыми располагаются камбиальные клетки (миосателлиоциты). На плазмолемме во многих местах имеются пальцеобразные вдавления – Т-тубулы. Они связывают сарколемму с саркоплазматическим ретикулюмом (СПР). Внутри имеется обычный набор органелл: многочисленные ядра, занимающие периферическое положение, митохондрии и другие. СПР – это система связанных между собой канальцев с высоким содержанием Ca^{+} .

Центральную часть цитоплазмы занимают специфические органеллы – миофибриллы – сократительные элементы, расположенные продольно.

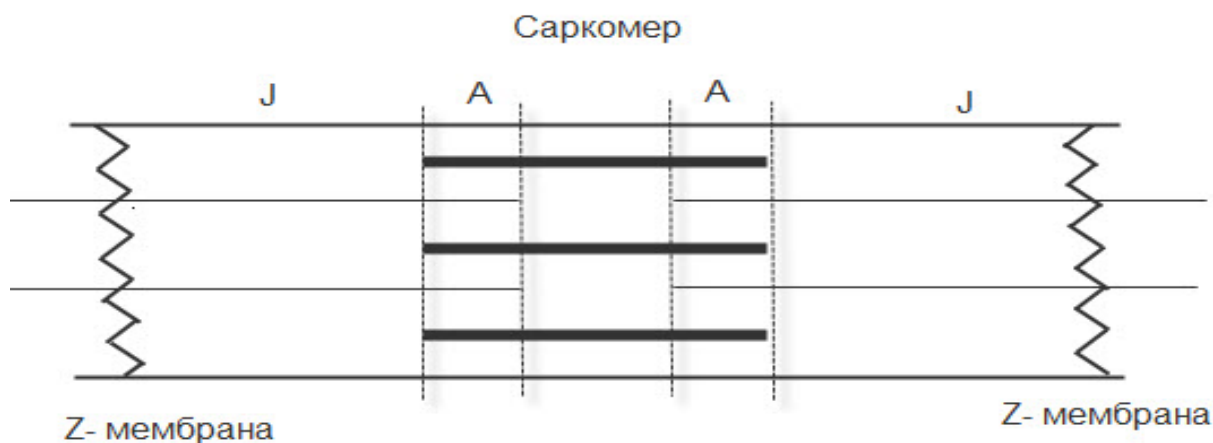


Рис.11. Строение саркомера

Структурной единицей миофибрилл является саркомер. Это постоянно повторяющаяся часть миофибриллы, заключенная между двумя Z-мембранами (телофрагмами). Посредине саркомера имеется линия М – мезофрагма. К мезофрагме крепятся нити миозина – сократительного белка, а к телофрагме – актин (тоже сократительный белок).

Чередование этих сократительных белков составляет поперечную исчерченность. В саркомере выделяют анизотропный диск (А) – диск с двойным лучепреломлением (миозин + концы актина), Н-зону – только нити миозина (входит в состав диска А) и I-диск – только нити актина.

При сокращении саркомера происходит укорочение диска I и уменьшение светлой зоны Н.

Сокращение всей мышцы определяется укорочением саркомера, а его длина сокращается за счет образования актомиозиновых комплексов.

Миозин – толстая белковая молекула, которая располагается по центру саркомера и состоит из двух цепей – легкого и тяжелого меромиозина. На поперечном сечении миозин имеет вид ромашки – центральная часть и отвисающие головки. Головка тяжелого меромиозина обладает АТФ-азной активностью, которая проявляется лишь в момент контакта с активным участком актина (рис. 12).

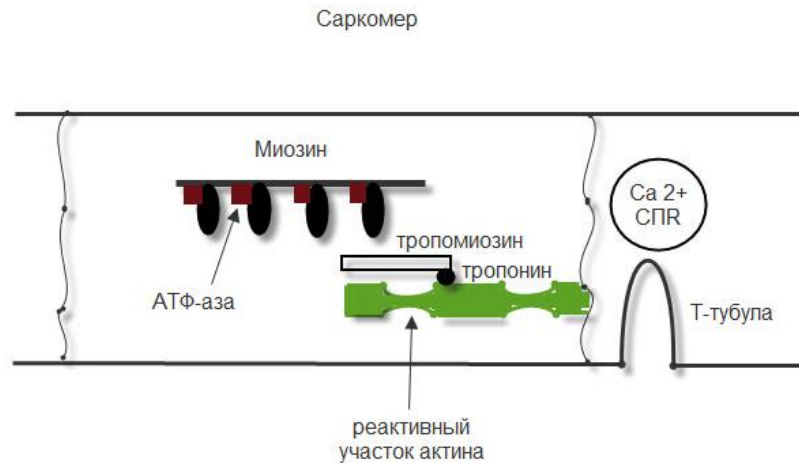


Рис.12. Расположение сократительных белков в саркомере

Актин – глобулярный белок, состоит из двух цепей, переплетенных между собой в виде бус. На каждой глобуле имеются активные участки, которые закрыты тропомиозином, и его положение регулируется тропонином. В состоянии покоя активные участки актина не взаимодействуют с головкой миозина, так как они прикрыты в виде крышки белком тропомиозином.

Механизм мышечного сокращения

При возбуждении мотонейрона импульсы подходят к мионевральной пластинке (место контакта аксона и плазмолеммы). Из пресинаптической мембраны выделяется ацетилхолин (АХ), который проходит синаптическую щель и действует на плазмолемму (в этом месте ее можно назвать постсинаптической), находит рецепторы к АХ и взаимодействие с ними отражается на проницаемости мембраны для ионов натрия. Проницаемость мембраны для натрия повышается, возникает деполяризация, что приводит к возникновению ПД. Он распространяется вдоль мембраны и передается на Т-тубулы, которые тесно связаны с СПР. ПД в области Т-тубул вызывает повышение проницаемости мембраны СПР для кальция, и он выбрасывается в цитоплазму квантами (порциями) в зависимости от частоты импульса.

Кальций запускает механизм укорочения саркомера. От концентрации кальция зависит насколько сократится саркомер (и мышца в целом).

Выброшенный в цитоплазму кальций находит белок тропонин, взаимодействует с ним и вызывает его конформационные изменения (то есть меняет пространственное расположение белка).

Конформационные изменения тропонина сдвигают тропомиозин со своего места, при этом открывается активный (реактивный) участок актина.

В этот открытый участок встраивается головка миозина. При этом контакте активируются ферментативные системы, расположенные последовательно. И этот контакт двух белков по типу зубчатой передачи механически передвигает нить актина к центру саркомера. Таким образом возникает актиновый шаг.

Чем больше возникает актиновых шагов, тем сильнее укорачивается саркомер.

В момент контакта головки миозина и реактивного участка актина головка приобретает АТФ-азную активность.

На что расходуется энергия АТФ:

- на гребкообразное движение и разрыв связей между актином и миозином;
- на работу кальциевого насоса;
- на работу натрий-калиевого насоса.

Таким образом, чем больше выделяется кальция, тем больше образуется акто-миозиновых комплексов, тем больше гребков делает миозин, тем сильнее укорачивается саркомер.

Как только мотонейрон перестает посылать импульсы к мембране мышечного волокна, так и в СПР перестает поступать ПД от Т-тубул, выброс кальция из СПР прекращается, и усиливается работа кальциевого насоса, разрываются акто-миозиновые мостики, Z-мембрана возвращается на место и происходит расслабление саркомера (и мышцы в целом).

Фазы мышечного сокращения

Мышечное сокращение можно зарегистрировать на кимографе. Для этого мышца крепится к штативу, а к другому концу – писчик, который записывает мышечное сокращение (Рис.13).

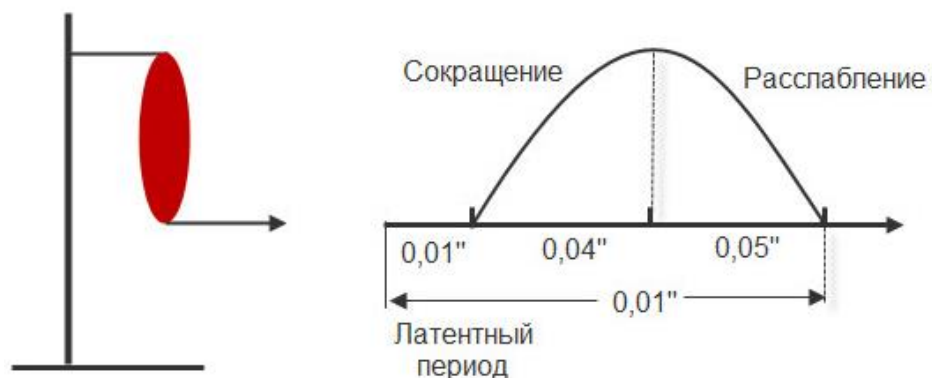


Рис.13 График одиночного мышечного сокращения

В мышечном сокращении выделяют следующие фазы:

- латентная (0,01 сек) – от начала действия раздражителя до видимой ответной реакции;
- фаза сокращения (0,04 сек);
- фаза расслабления (0,05 сек).

Таким образом, одиночное мышечное сокращение занимает 0,1 сек. В период мышечного сокращения меняется возбудимость ткани, то есть ее способность к повторной ответной реакции при действии высокочастотных раздражителей.

При относительно низких частотах ответная реакция будет выглядеть как серия одиночных мышечных сокращений (до 10 импульсов в секунду).

Тетанусы, оптимум и пессимум частоты

Если увеличить частоту наносимых раздражителей, то можно подобрать такую частоту, при которой каждый последующий раздражитель подействует в фазу расслабления. При этом мышца сократится из не полностью расслабленного состояния, и ответной реакцией будет зубчатый тетанус. Для икроножной мышцы лягушки зубчатый тетанус возникает при частоте больше 10, но меньше 20 импульсов (каждый последующий импульс приходит через 0,09 – 0,06 сек).

При дальнейшем увеличении частоты более 20 импульсов в секунду (до 50) регистрируется гладкий тетанус, так как каждый импульс попадает в период

сокращения, и мышца сокращается из сокращенного состояния (каждый последующий импульс приходит через 0,02 – 0,05 сек).

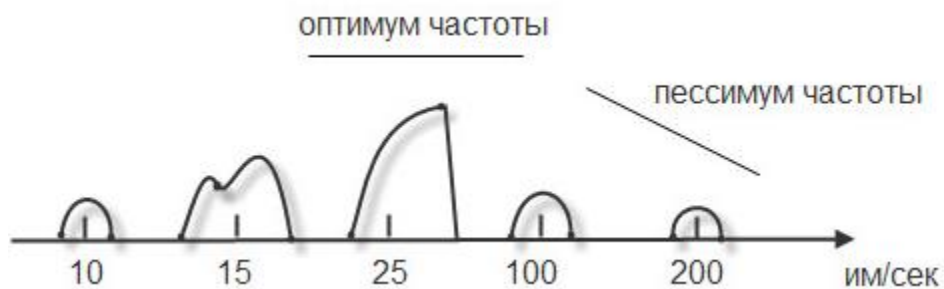


Рис. 14 Характер ответной мышечной реакции при увеличении частоты наносимых раздражений

Зубчатый тетанус выше, чем одиночное мышечное сокращение, а гладкий имеет еще более высокую амплитуду. В основе тетануса лежит суммация (суперпозиция) сокращений и высокая концентрация кальция, выброшенного из СПР. При увеличении частоты раздражителя увеличивается выброс кальция из СПР, который выделяется квантами и не успевает вернуться обратно.

Но не всякие высокочастотные раздражители вызывают оптимальное сокращение. Чаще всего оптимальное сокращение вызывает гладкий тетанус.

Оптимум частоты – максимальная ответная реакция на действие высокочастотных раздражителей.

Раздражители очень высокой частоты могут уменьшать ответную реакцию, и тогда возникает пессимум частоты. При частоте 100 импульсов в секунду раздражитель попадает в конец латентной фазы (каждый последующий импульс приходит через 0,01 сек), и в ответ возникает одиночное мышечное сокращение. При частоте 200 имп/сек (каждый последующий импульс приходит через 0,005 сек) возникает либо одиночное мышечное сокращение, либо реакция отсутствует.

Уменьшение ответной реакции в период пессимума связано с действием раздражителя в период либо абсолютной, либо относительной рефрактерности. Абсолютная рефрактерность занимает 0,005 сек, в период относительной рефрактерности возбудимость ниже 100%. Возбудимость восстанавливается через 0,01 сек.

ТЕМА 4. СТРОЕНИЕ РЕФЛЕКТОРНОЙ ДУГИ.

КЛАССИФИКАЦИЯ И СВОЙСТВА РЕЦЕПТОРОВ

Каждый орган выполняет определённую функцию. Изменение функции одного органа влияет на работу других органов. Координирует работу всех органов нервная система. Посылая импульсы к каждому органу, нервная система иннервирует и железы внутренней секреции, которые выделяют гормоны. Последние через кровь изменяют функциональное состояние всех систем организма. Регуляция, осуществляемая биологически активными веществами, циркулирующими в крови, называется гуморальной. Таким образом, в организме существуют два пути регуляции: нервный и гуморальный.

Эти пути имеют некоторые отличия:

1. Нервная регуляция точная, т.к. нервные волокна идут к точному адресату. Гуморальная регуляция через кровь подключает к ответу множество органов.
2. Нервная регуляция быстрая (скорость передачи нервного импульса 120 м/сек). Гуморальная регуляция замедленная (скорость кровотока 0,5 м/сек).
3. Эффект нервной регуляции быстро заканчивается (мышца сократилась). Эффект гуморальной регуляции длится долго, до тех пор, пока не инактивируется биологически активное соединение в кровотоке.

Обе эти системы регуляции работают всегда вместе. Не существует в организме только нервной или только гуморальной регуляции.

Функции нервной системы

1. Поддерживает гомеостаз (сохранение постоянства внутренней среды организма). Под этим понимается постоянство температуры, pH, осмотического и онкотического давления, газового состава, питательных веществ в крови, лимфе, тканевой жидкости и т.д.
2. Координирует деятельность отдельных органов.
3. Осуществляет взаимосвязь организма с внешней средой.

Основной акт, который осуществляет нервная система – это рефлекс.

Рефлекс – это ответная реакция организма, осуществляемая нервной системой при действии раздражителя. Морфологической основой рефлекса является **рефлекторная дуга**. Это путь, по которому осуществляется рефлекторная деятельность. В каждой рефлекторной дуге выделяют 5 звеньев (Рис.15):



Рис. 15 Схема рефлекторной дуги

I. Рецептор (рецепторная клетка или терминаль дендрита).

II. Афферентный путь (чувствительный, центроостремительный). Включает дендрит, чувствительную нервную клетку, её аксон, идущие к нервному центру.

III. Нервный центр (эфферентная клетка). Нервный центр может усложняться за счёт вставочных нейронов.

IV. Эфферентный отдел (аксон от эфферентного нейрона).

V. Эффектор (рабочий орган).

По количеству нейронов рефлекторные дуги бывают:

1. Двухнейронные (чувствительный и эфферентный нейрон).
2. Многонейронные (много нейронов в нервном центре) (Рис.16).

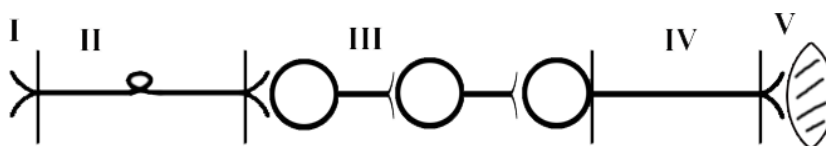


Рис.16 Схема многонейронной рефлекторной дуги

Строение рецептора

Рецептором может являться специализированная клетка, контактирующая с терминалями нервного волокна. Оба эти элемента поддерживаются

соединительнотканными структурами, которые сохраняют пространственные взаимоотношения. Такие рецепторы называются **вторичными** (Рис. 17).

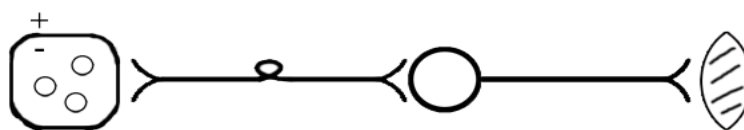


Рис.17 Структура вторичного рецептора

Иногда функцию рецептора выполняет нервное окончание. Такой рецептор называется **первичным** (Рис. 18).

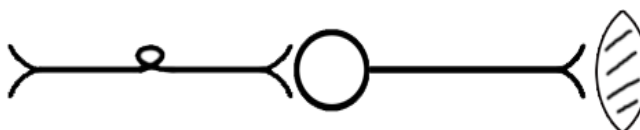


Рис.18 Структура первичного рецептора

Классификация рецепторов

По месту расположения рецепторы бывают:

1. Экстерорецепторы (расположены на коже и поверхностных слизистых):

А) экстерорецепторы контактные:

- тактильные (прикосновение, давление, вибрация).
- терморецепторы (холодовые, тепловые).
- вкусовые.
- ноцирецепторы (болевые).

Б) экстерорецепторы дистантные:

- обонятельные (хеморецепторы, реагирующие на запахи).
- фоторецепторы (реакция на свет в сетчатке глаза).
- фонорецепторы (реакция на звук в кортиевоом органе).

2. Интерорецепторы (расположены на внутренних органах).

- прессо- или барорецепторы.
- хеморецепторы.
- терморецепторы.
- ноцирецепторы (болевые).

3. Проприорецепторы (в опорно-двигательном аппарате мышц, связках, сухожилиях).

Свойства рецепторов

1. Адекватность – способность реагировать на специфический раздражитель, созданный для этого рецептора в эволюции (способность глаза реагировать на свет). Наиболее адекватны экстерорецепторы.

2. Полиmodalность – способность рецептора реагировать на любые раздражители. Полиmodalностью в большей степени обладают интерорецепторы.

3. Способность отвечать серией импульсов в ответ на раздражение. От одних рецепторов идут очень частые импульсы, от других редкие, от третьих залпами. Благодаря этому нервная система может отличать раздражители (болевые, тактильные и т.д.). Чем сильнее раздражитель, тем более частые импульсы идут в нервный центр.

4. Способность рецептора трансформировать энергию раздражителя в нервный импульс.

Мембранный потенциал специализированной рецепторной клетки -55 mV (ниже, чем для нерва и мышцы). Цитоплазма имеет заряд отрицательный, околочлеточная среда – положительный. На поверхности клетки преобладают ионы натрия. В цитоплазме находятся вакуоли с ацетилхолином (не у всех). При действии раздражителя частично увеличивается проницаемость мембраны для ионов натрия. Они частично поступают в цитоплазму рецепторной клетки и вызывают частичную деполяризацию, которая называется **рецепторный потенциал**. По характеру он является локальным током, может суммироваться и подчиняться закону «Силовых отношений», не достигает критического уровня деполяризации (Рис.19).

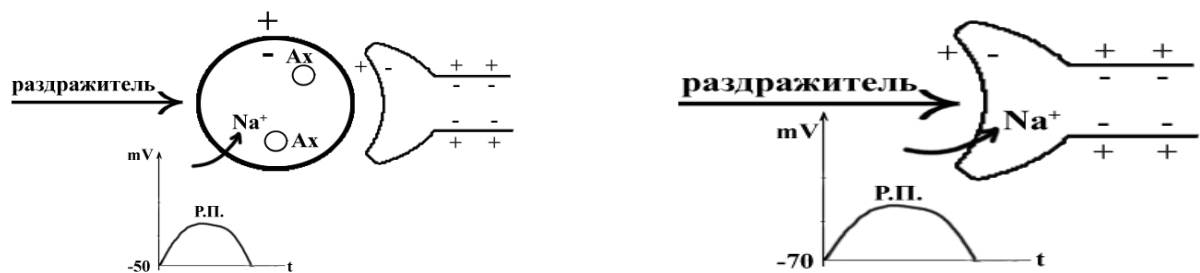


Рис. 19 Возникновение рецепторного потенциала в первичном и вторичном
Рецепторе

5. Спонтанная активность – способность рецептора самовозбуждаться без действия раздражителя. Причиной является высокий тонус симпатических волокон вегетативной нервной системы. Эта система иннервирует все органы и клетки, регулируя уровень обменных процессов. Рецепторная клетка тоже получает подобную регуляцию. Из окончаний симпатических нервных волокон выделяется норадреналин, который увеличивает проницаемость мембраны рецептора к ионам натрия. Они уходят в цитоплазму и вызывают частичную деполяризацию (рецепторный потенциал) без действия раздражителя. При высоком рецепторном потенциале нервный центр будет воспринимать его как раздражитель (Рис.20).

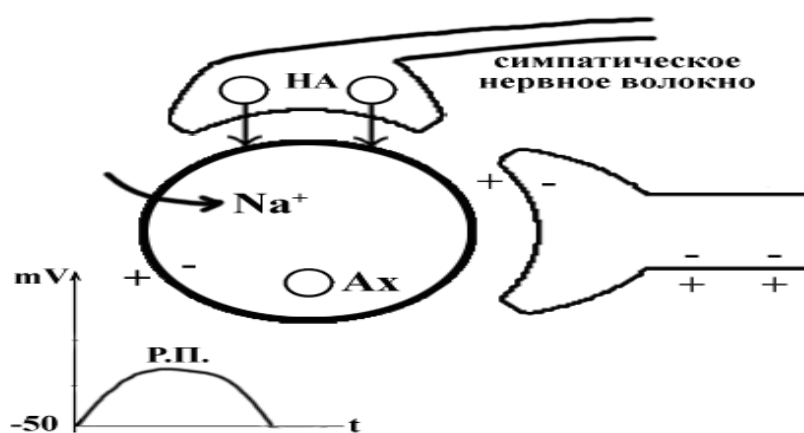


Рис.20 Механизм возникновения спонтанной активности рецептора

6. Флюктуация – способность рецептора менять степень своей возбудимости. Зависит от тонуса волокон вегетативной нервной системы. При высоком тонусе симпатических нервных волокон из окончаний выделяется много норадреналина, возникает частичная деполяризация в рецепторе и его можно возбудить слабым раздражителем. Такая ситуация возникает днём, когда тонус симпатического отдела вегетативной системы высок, а рецепторы высоковозбудимы.

При низком тонусе волокон симпатического отдела вегетативной нервной системы исходной частичной деполяризации в рецепторе не происходит, поэтому рецептор возбудить сложно и он является низковоозбудимым. Например, ночью наступает царство «вагуса», т.е. повышается тонус парасимпатического отдела ВНС, рецепторы низковоозбудимы и поэтому спящего человека трудно разбудить. Флюктуация позволяет рецепторам отдыхать.

7. Адаптация – способность рецептора приспосабливаться к силе длительно действующего раздражителя. Наибольшей способностью к адаптации владеют экстерорецепторы и почти не обладают ею энтерорецепторы.

Причины адаптации:

А. При длительном действии раздражителя уменьшается проницаемость мембраны в рецепторе к ионам натрия. За счёт этого уменьшается высота рецепторного потенциала и частота импульсов, идущих по нервному волокну.

Б. Возникает стойкая деполяризация в рецепторе, которая не меняется реполяризацией.

В. Могут подключаться тормозные нейроны, которые выделяя ГАМК, вызывают гиперполяризацию.

Г. При длительном действии раздражителя расходуется ацетилхолин, содержащийся во вторичном рецепторе.

Все перечисленные причины адаптации не обязательны для каждого рецептора.

ТЕМА 5. МЕХАНИЗМ ПРОВЕДЕНИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ ПО НЕРВНОМУ ВОЛОКНУ

По строению нервные волокна бывают мякотные и безмякотные. Мякотные имеют осевой цилиндр и покрыты 2-мя оболочками – миелиновой и швановской. Миелин покрывает нервное волокно участками. Пространство между миелином называют «перехваты Ранвье». В них формируются импульсы возбуждения. Миелин обладает большим сопротивлением, и поэтому передача возбуждения по мякотному волокну осуществляется скачкообразно с большой скоростью. Швановская оболочка обладает трофической функцией и большим сопротивлением, выполняя роль изолятора (Рис. 21).

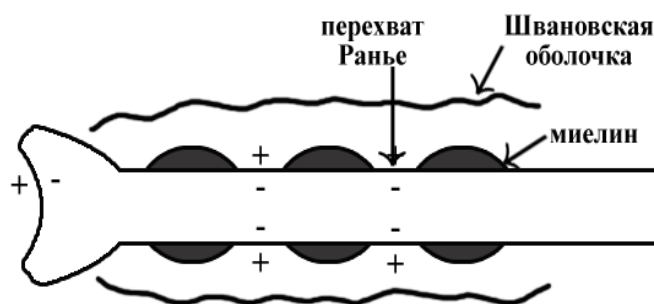


Рис. 21 Строение мякотного нервного волокна

Безмякотные волокна не имеют миелина, поэтому возбуждение постепенно охватывает каждый соседний участок. Скорость передачи нервного импульса в таком волокне меньше, чем в мякотном (Рис. 22).

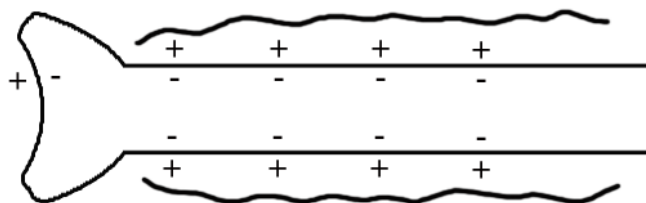


Рис.22. Строение безмякотного нервного волокна

Скорость передачи нервного импульса зависит от толщины нервного волокна и наличия или отсутствия миелиновой оболочки. По скорости передачи возбуждения нервные волокна делятся на 3 группы:

Группа А. Скорость проведения 70 – 120 м/с. Это чувствительные, двигательные, соматические, миелиновые нервные волокна.

Группа В. Скорость проведения 15 м/с. Это миелиновые преганглионарные вегетативные нервные волокна.

Группа С. Скорость проведения 5м/с. Это постганглионарные вегетативные нервные волокна, немиелинизированные.

Основные свойства нервного волокна - возбудимость, проводимость, высокая надежность передачи возбуждения, низкая утомляемость и высокая лабильность.

Лабильность – это способность нервного волокна воспроизводить определенное число волн возбуждения в единицу времени. Из всех звеньев рефлекторной дуги нерв обладает самой высокой лабильностью.

Мерой лабильности нервного волокна служит максимальное число циклов возбуждения, которое оно способно воспроизвести в единицу времени без изменения ритма раздражения. Нервное волокно способно воспроизводить до 1000 импульсов в секунду. Между тем в целом организме частота импульсов, идущих по эфферентному нерву, определяется лабильностью нервных центров, которая невелика. По-этому нерв проводит меньшее число импульсов в единицу времени, чем он мог бы воспроизводить, что и обеспечивает его относительную неустойчивость.

Относительная неустойчивость нервного волокна обусловлена низкими энерготратами и быстрым ресинтезом - для проведения потенциала действия по нервному волокну затрачивается очень малое количество АТФ для восстановления ионных градиентов.

Механизм проведения возбуждения в нервном волокне

При действии раздражителя в рецепторной клетке возникает рецепторный потенциал (РП), который является локальным током и по ткани не распространяется. В случае вторичного рецептора под влиянием РП из клетки выделяется ацетилхолин, который действует на окончание чувствительного

нервного волокна, увеличивает в мембране проницаемость для ионов натрия, вызывая частичную деполяризацию, которая называется генераторным потенциалом (ГП). Генераторный потенциал является копией рецепторного потенциала. Если раздражитель действует прямо на нервное окончание в случае первичного рецептора, то в нём возникает рецепторный потенциал (РП).

Частичная деполяризация, возникшая в окончании нервного волокна (РП или ГП), вызывает транспорт ионов натрия в сторону «-» заряда до уравнивания концентраций. В цитоплазме ионы натрия перемещаются от окончания к первому перехвату Ранвье, а над мембраной в обратном направлении. Этот горизонтальный переток ионов натрия обеспечит частичную деполяризацию в первом перехвате Ранвье. Если она достигает критического уровня – возникает потенциал действия (Рис. 23).

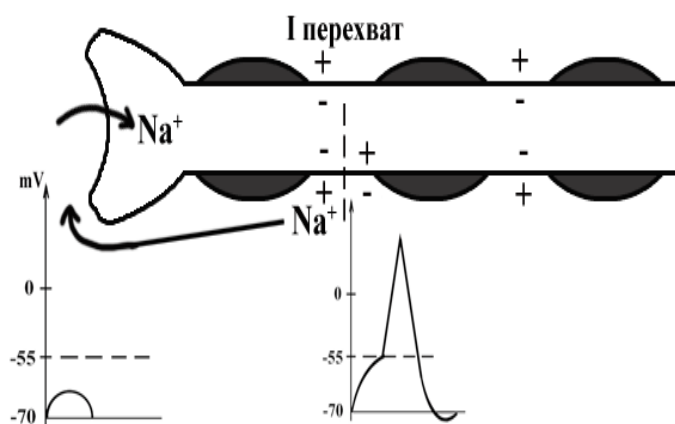


Рис. 23 Механизм возникновения потенциала действия в нервном волокне

В первом перехвате Ранвье возникла полная деполяризация с изменением зарядов (в цитоплазме «+» за счёт скопления ионов натрия, а над мембраной «-» за счёт потери натрия). Далее ионы натрия, перемещаясь в цитоплазме в сторону «-» заряда, будут формировать потенциал действия (ПД) во втором перехвате Ранвье (Рис. 24).

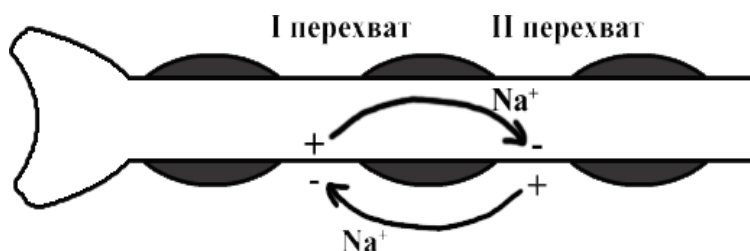


Рис. 24 Механизм передачи возбуждения в мякотном волокне

В безмякотном волокне нет изолятора миелина, поэтому транспорт ионов натрия будет осуществляться между соседними участками (Рис. 25).

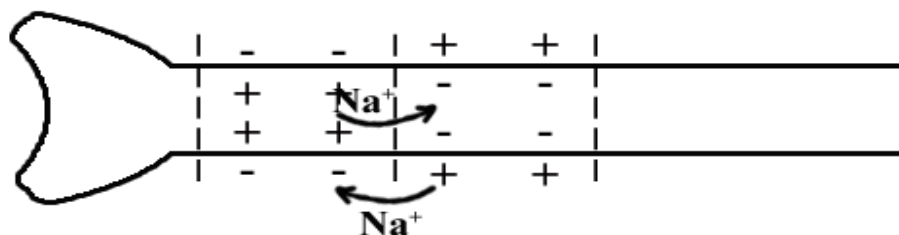


Рис. 25. Механизм передачи возбуждения в безмякотном волокне

Как только мембранный потенциал во втором участке упадёт до -55 mV , в нём возникает потенциал действия (ПД), а в первом участке — абсолютная рефрактерность.

Законы проведения импульса по нервному волокну

Закон анатомической и физиологической целостности нервного волокна

Проведение возбуждения по нервному волокну возможно лишь в том случае, если сохранена его анатомическая и физиологическая целостность, т.е. передача возбуждения возможна только по структурно и функционально не изменённому, неповреждённому нерву, факторы, воздействующие на нервное волокно (чрезмерное охлаждение или согревание, прекращение кровоснабжения, различные химические агенты, в частности местные обезболивающие — новокаин, кокаин, дикаин, наркотические вещества, перевязка и т. д.) приводят к нарушению физиологической целостности, т.е. к нарушению механизмов передачи возбуждения. Несмотря на сохранение его анатомической целостности проведение возбуждения в таких условиях нарушается.

Закон двустороннего проведения возбуждения

Нервное волокно проводит нервные импульсы в двух направлениях — центростремительно и центробежно. В живом организме возбуждение проводится только в одном направлении. Двусторонняя проводимость нервного волокна

ограничена в организме местом возникновения импульса и свойством синапсов, которое заключается в возможности проведения возбуждения только в одном направлении.

Закон изолированного проведения по нервному волокну

В периферических нервных волокнах возбуждение передается только вдоль нервного волокна, но не передается на соседние, которые находятся в одном и том же нервном стволе. Всякий периферический нервный ствол состоит из большого числа нервных волокон — двигательных, чувствительных и вегетативных. Волокна нервных стволов снабжают большое число иногда далеко отстоящих друг от друга периферических образований. Так, блуждающий нерв иннервирует все органы грудной и значительную часть органов брюшной полости, седалищный нерв иннервирует всю мускулатуру, костный аппарат, сосуды и кожу нижней конечности. Понятно, что нормальное функционирование всех периферических органов и тканей возможно лишь в том случае, если импульсы распространяются по каждому волокну нерва изолированно, не переходя с одного волокна на другое и оказывая действие только на те клетки, на которых нервные волокна оканчиваются. В миелиновых нервных волокнах роль изолятора выполняет миелиновая оболочка. За счет миелина увеличивается удельное сопротивление и происходит уменьшение электрической емкости оболочки. В безмиелиновых нервных волокнах возбуждение передается изолированно. Это объясняется тем, что сопротивление жидкости, которая заполняет межклеточные щели, значительно ниже сопротивления мембраны нервных волокон. Поэтому ток, возникающий между деполяризованным участком и неполяризованным, проходит по межклеточным щелям и не заходит при этом в соседние нервные волокна.

ТЕМА 6. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОГО ЦЕНТРА

Нервный центр – это совокупность нейронов, расположенных на различных этажах ЦНС и регулирующих деятельность определённого органа. В нервном центре выделяют рабочий отдел и надстройку. Надстройка представлена нейронами, расположенными в выше лежащих отделах ЦНС, и управляющими деятельностью рабочего отдела. Пример: центр ССС деятельности состоит из нейронов, расположенных на уровне продолговатого мозга, гипоталамуса и коры головного мозга. Рабочим отделом являются нейроны в области продолговатого мозга. Нейроны в области гипоталамуса и коры головного мозга входят в состав надстройки.

Структурной частью нервного центра является нейрон. Он имеет тело неправильной формы и 2 вида отростков: многочисленные короткие дендриты и одиночный длинный отросток – аксон. По дендриту возбуждение идёт к телу нейрона. По аксону – от нейрона к рабочему органу или другому нейрону (Рис. 26).

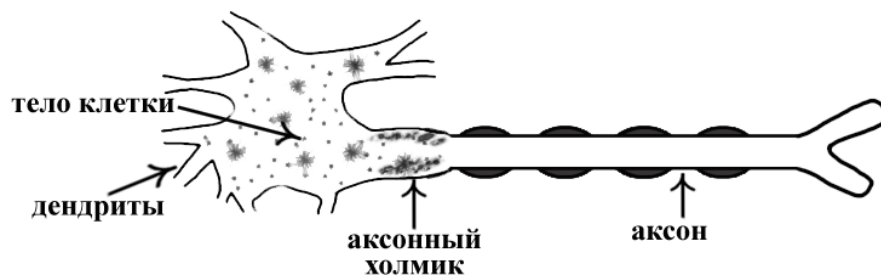


Рис. 26 Строение нейрона

По функции нейроны делятся на:

1. **Чувствительные** – афферентные, расположенные в спинномозговых ганглиях, ядрах черепных нервов, спинном и головном мозге.
2. **Двигательные** – эфферентные, находящиеся в коре, подкоркой области, стволе головного мозга, передних рогах спинного мозга.
3. **Ассоциативные** – вставочные. Объединяющие, передающие импульсы с афферентного на афферентные нейроны.

4. **Нейросекреторные** (пример: в гипоталамусе). Обладающие свойством вырабатывать и выделять в кровь гормоны, названные нейросекретами.

Место контакта двух нейронов называется **синапс**. Его формируют либо разветвление аксона и тело нейрона, либо аксон и дендрит.

В строении синапса выделяют:

А. Пресинаптическая мембрана (мембрана, покрывающая окончание аксона в месте контакта). Пресинаптические окончания образуют бляшки, в которых находятся везикулы, содержащие медиатор. С помощью медиатора возбуждение передаётся через синаптическую щель на постсинаптическую мембрану.

Б. Синаптическая щель (расстояние между пре- и постсинаптической мембранами 20 – 40 н/м). В период возбуждения в синаптической щели появляются адгезивные белки, которые фиксируют положение пре и постсинаптических мембран и способствуют точной передачи медиатора.

В. Постсинаптическая мембрана (часть мембраны нейрона, содержащая рецепторы к медиатору). Медиаторы могут быть различными и возбуждающими, и тормозными. Постсинаптическая мембрана является частью постсинаптической плотности, куда входят 1000-1500 белков (арматурные белки, белки цитоскелета, актомиозин).

Строение синапса представлено на рисунке 27.

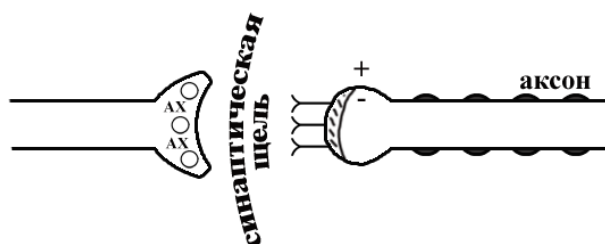


Рис. 27 Структура синапса

Механизм передачи возбуждения в синапсе (на примере медиатора ацетилхолина). Импульс возбуждения, подошедший к пресинаптической мембране, увеличивает её проницаемость для ионов кальция, который входит в синаптическую бляшку, связывается с белком и возникает выброс медиатора из бляшки. Квант медиатора проходит через синаптическую щель, контактирует с

рецептором постсинаптической мембраны, увеличивает частично её проницаемость для ионов натрия и вызывает частичную деполяризацию на 3-5 mV (возбуждающий постсинаптический потенциал или ВПСП). Чтобы получить возбуждение в нервном центре, необходимо суммировать 3-5 таких ВПСП для достижения критического уровня деполяризации. Потенциал действия возникает в аксонном холмике нейрона. Для этого необходимо к пресинаптической мембране подвести минимум три импульса возбуждения и выбить 3 кванта медиатора (Рис. 28).

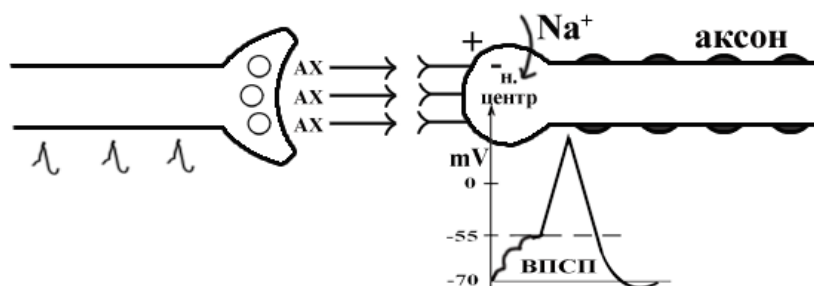


Рис. 28 Генерация потенциала действия в нейроне

Генерация потенциала действия в нейроне прекращается ретроградной сигнализацией. Во время возбуждения нейрона активируются дополнительно метаботропные рецепторы, которые увеличивают проницаемость постсинаптической мембраны для ионов кальция. Кальций, попав в цитоплазму нейрона, активирует фосфолипазу, которая выщепляет арахидоновую кислоту из мембраны. Из неё образуется медиатор 2-АГ (2-арахидоноилглицерин), который транспортируется через синаптическую щель назад к пресинаптической мембране, находит для себя рецептор КБ-1 (канабионидные). Возбуждение этих рецепторов блокирует ток кальция в пресинаптической мембране и медиатор из везикул не выделяется. Генерация потенциала действия в нейроне прекращается. Таким механизмом регулируется частота нервных импульсов в нейроне (рис. 29).

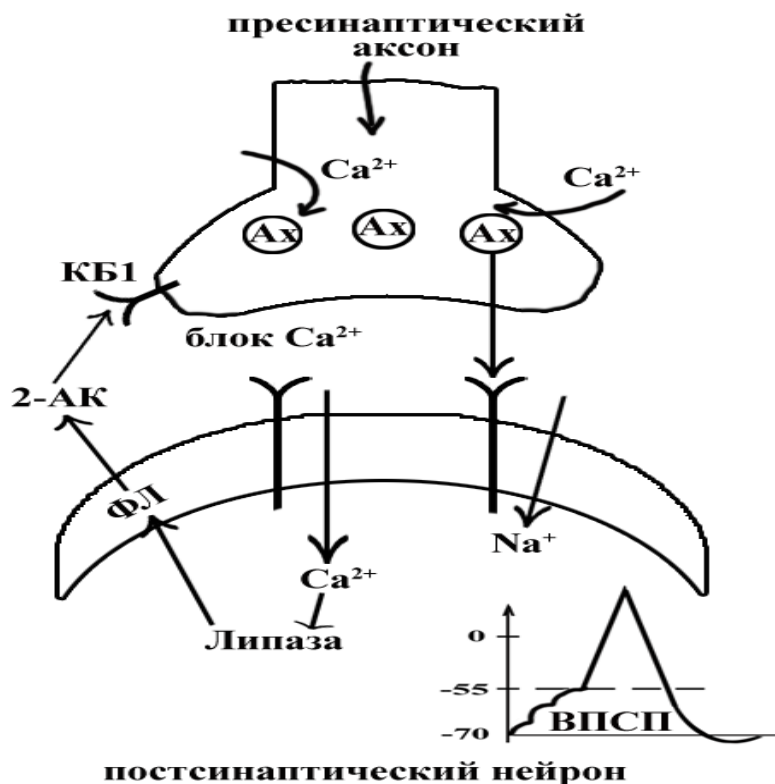


Рис. 29 Схема ретроградной сигнализации в синапсе

Свойства нервного центра

1. Односторонняя передача возбуждения в синапсе (от пре- к постсинаптической мембране). В обратном направлении передача невозможна, ибо медиатор содержится только в пресинаптических бляшках, а рецептор к нему только на постсинаптической мембране.

2. Синаптическая задержка. В синапсе передача возбуждения задерживается на 0,6 – 0,8 сигм (1 сигма = 0,001 сек.). Время уходит на выделение медиатора, транспорт его через синаптическую щель, контакт с рецептором и суммацию ВПСП.

3. Суммация ВПСП.

- **Последовательная**, когда последователь по времени суммируются ВПСП.
- **Пространственная** (одновременная). На одном нейроне может контактировать несколько аксонов. Из каждого одновременно

выделится по кванту АХ, которые сразу вызовут падение мембранного потенциала в нейроне до критического уровня (Рис. 30).

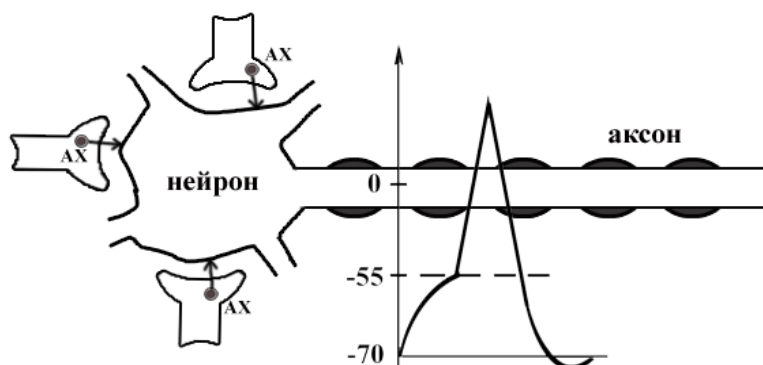


Рис. 30 Схема одновременной суммации ВПСП

3. Высокая утомляемость нервного центра. При длительном действии раздражителя расходуется АХ в пресинаптической области и не возбуждается постсинаптическая мембрана. Восстанавливается работоспособность утомлённого нервного центра за счёт отдыха. Он может быть активным и пассивным.

Пассивный отдых - в это время происходит синтез достаточного количества АХ в пресинаптической бляшке.

Активный отдых. Для этого необходимо заняться другим видом работы и подключить к возбуждению параллельную рефлекторную дугу. От неё по коллатерали возбуждение подойдёт к утомлённому нервному центру и выбросит в синапс недостающее количество АХ. ВПСП одновременно будет суммироваться на нейроне из нескольких синапсов. Этот вид отдыха более продуктивен, восстановление трудоспособности наступает быстрее, чем при пассивном отдыхе (Рис. 31).

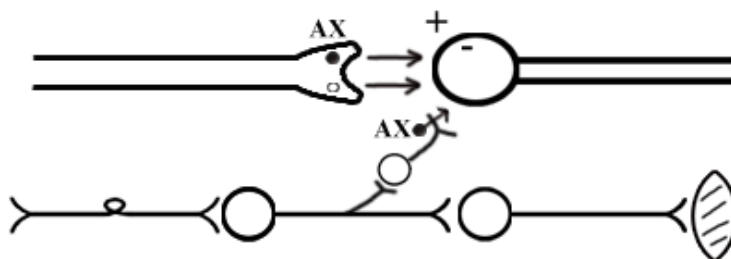


Рис. 31 Механизм активного отдыха

4. Трансформация ритма. Нервный центр может изменять число нервных импульсов, подошедших к нему в область пресинаптических бляшек,

увеличивая или уменьшая частоту (трансформируя). Поэтому трансформация может быть как повышающая, так и понижающая.

Понижающая – возникает за счёт суммации ВПСП (Рис.32).



Рис. 32 Механизм понижающей трансформации

Повышающая трансформация за счёт возвратных коллатералей, исходящих от нервного центра. Из окончаний собственных коллатералей выделяется АХ, который вызовет дополнительные импульсы возбуждения в нервном центре (Рис. 33).

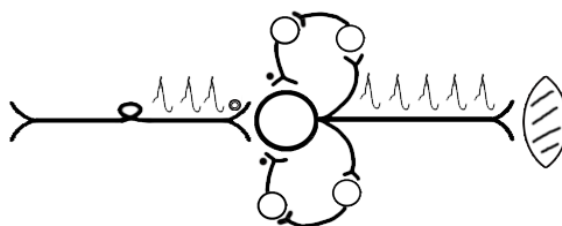


Рис. 33 Механизм повышающей трансформации в нервном центре

5. Последствие – способность нервного центра генерировать возбуждение после действия раздражителя. Это может быть связано с действием гуморальных раздражителей, способных вызывать деполяризацию или с наличием возвратных коллатералей. По ним импульсы возвращаются к нейрону и его возбуждают (Рис.34).

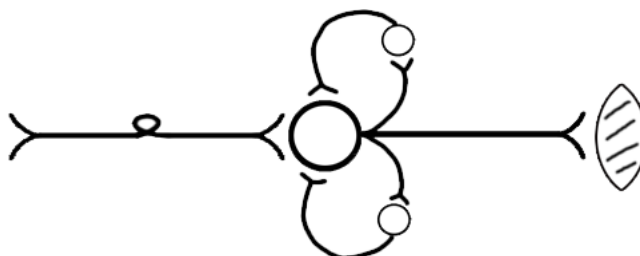


Рис. 34 Механизм последствия в нервном центре

6. Высокая чувствительность нервного центра к биологически активным веществам (БАВ). В крови существуют соединения, способные увеличивать

проницаемость мембраны нейрона к ионам натрия, вызывая деполяризацию. При небольшой их концентрации возникает частичная деполяризация, что определяет тонус нейрона и его готовность к ответной реакции. Это важно для поддержания гомеостаза в организме. При высокой концентрации БАВ в крови может возникнуть самовозбуждение нейронов без действия раздражителей.

Нервный центр обладает высокой чувствительностью к недостатку кислорода. Нейроны коры головного мозга способны существовать без кислорода не более 3-5 минут и этим определяется длительность клинической смерти. Нейроны нижележащих отделов ЦНС могут существовать без кислорода несколько дольше.

7. Низкая лабильность нервного центра. Лабильность – это функциональная активность. К нервному центру подходит до 500 импульсов, а он может пропустить 100-120 импульсов. Это связано с последовательной суммацией ВПСП, когда частота импульсов теряется. Низкая лабильность предохраняет рабочий орган от перегрузок.

ТЕМА 7. ТОРМОЖЕНИЕ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

Торможение – одно из свойств нервного центра, но рассматривается отдельно из-за сложности в организации. По механизму возникновения торможение делится на 2 вида: пресинаптическое и постсинаптическое.

1. Пресинаптическое возникает на пресинаптической мембране. Существует Д-нейрон, который связывает две параллельные рефлекторные дуги через коллатераль. Он контактирует с пресинаптической мембраной. Медиаторы, выделяющиеся в этих тормозных синапсах, вызывают стойкую деполяризацию пресинаптических структур. Возникшая деполяризация сопровождается длительной абсолютной рефрактерностью, которая обуславливает частичную или полную блокаду проведения нервного импульса к центру.

2. Постсинаптическое торможение возникает на постсинаптической мембране при действии на неё ГАМК (гамма-аминомасляная кислота). Увеличивается проницаемость постсинаптической мембраны для ионов хлора и калия, возникает гиперполяризация в нейроне. При одном кванте, выделяющейся ГАМК, в нейроне возникает гиперполяризация + 3-5 mV и называется ТПСП – тормозный постсинаптический потенциал. Чем больше выделяется ГАМК - тем больше гиперполяризация, которая увеличивает порог деполяризации и уменьшает возбудимость (Рис. 35).

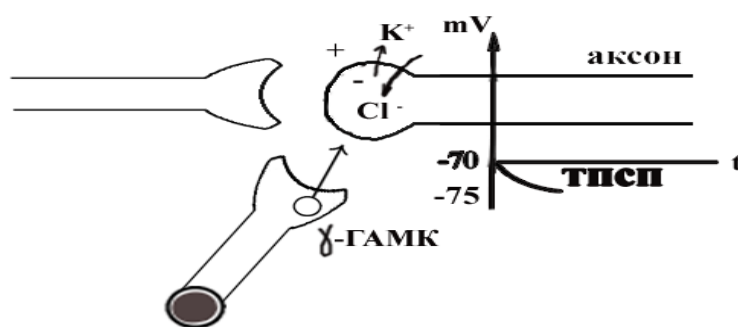


Рис. 35 Механизм постсинаптического торможения

Возвратное торможение – это вариант постсинаптического торможения, которое осуществляется через клетку Рэншоу (Рис. 36). При большой частоте нервных импульсов, поступающих к нейрону, он перебрасывает часть импульсов через собственную коллатераль тормозной клетке Рэншоу. Она выделяет ГАМК и тормозит нейрон за счёт гиперполяризации. Это торможение охранительное, оно охраняет нейрон от перегрузок.

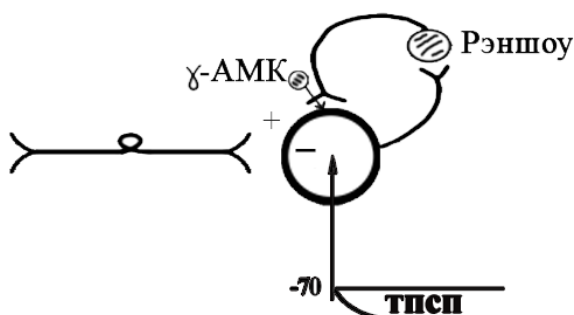


Рис. 36 Механизм возвратного торможения

По уровню расположения тормозного нейрона торможение делится на сегментарное и надсегментарное.

Сегментарное. Тормозный нейрон находится на уровне одного сегмента с возбуждающим нейроном и может его тормозить по механизму либо пре-, либо постсинаптического торможения. Тормозные нейроны в физиологических схемах обозначаются заштрихованными (Рис. 37).



Рис. 37 Варианты сегментарного торможения

Надсегментарное торможение открыл наш великий русский физиолог Иван Михайлович Сеченов. Он опустил лапку лягушки в 0,1 н раствор серной кислоты, и она тотчас её выдернула (рефлекс Тюрка). У этой лягушки вскрыли черепную коробку и на зрительные бугры наложили кусочек соли. Теперь лапка свободно находилась в растворе серной кислоты. Далее смыли соль с области зрительных

бугров и рефлекс Тюрка воздействие слабого раствора серной кислоты у лягушки восстановился.

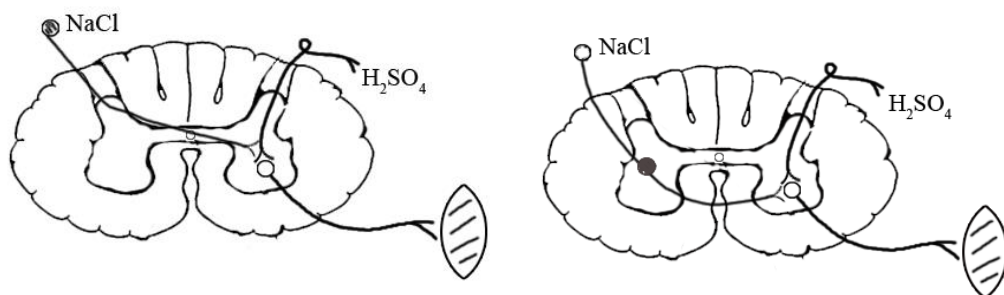


Рис. 38 Варианты надсегментарного торможения

И.М. Сеченов сделал вывод о том, что в зрительных буграх соль вызвала возбуждение, которое затормозило рефлекс Тюрка. Он назвал это возбуждение «тормозящим». Сейчас доказано, что в центральной нервной системе есть специальные тормозные нейроны, которые могут вызвать торможение в любых отделах, включая спинной мозг.

ТЕМА 8. МЕХАНИЗМЫ КООРДИНАЦИИ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

В центральной нервной системе рефлекторная деятельность координируется взаимоотношениями процессов возбуждения и торможения. Рассмотрим некоторые варианты таких взаимоотношений.

1. **Дивергенция** – способность нейрона устанавливать многочисленные синаптические связи с различными нервными клетками. Пример: центральное окончание аксона первичного афферентного нейрона образует синапсы на многих мотонейронах, что обеспечивает иррадиацию возбуждения (Рис. 39)

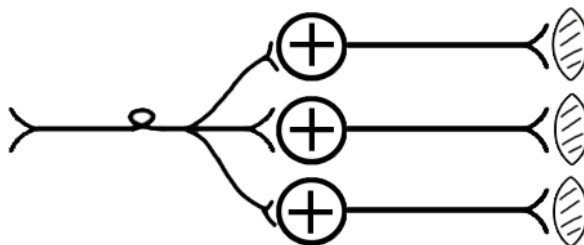


Рис. 39 Иррадиация возбуждения

2. **Конвергенция** – схождение различных путей проведения нервных импульсов на одной и той же нервной клетке. Такой контакт обеспечивает одновременную суммацию либо ВПСП, либо ТПСП, вызывая концентрацию возбуждения или торможения (Рис. 40).



Рис. 40 Конвергенция возбуждения

3. **Латеральное торможение.** При возбуждении одной рефлекторной дуги, вторая тормозится за счёт тормозного нейрона от коллатерали первой рефлекторной дуги (Рис. 41).

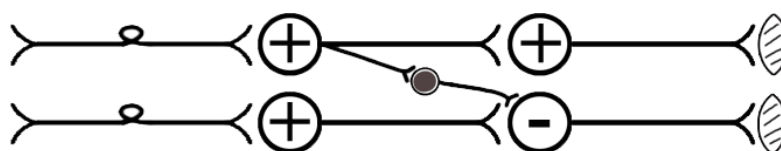


Рис. 41 Латеральное торможение

Латеральное торможение обеспечивает точные реакции и исключает ненужные в данный момент рефлексy.

4. **Обратная афферентация** – это обратная импульсация от рабочего органа в нервный центр для того, чтобы информировать нервный центр о рабочем эффекте. Если эта информация пойдёт через возбуждающий нейрон, то в эфферентном нейроне будет продолжаться процесс возбуждения. Если рабочий орган выполнит свою задачу, то обратная информация к эфферентному нейрону пойдёт через тормозный нейрон для того, чтобы вызвать в нём торможение и прекратить действие рабочего органа (Рис. 42).

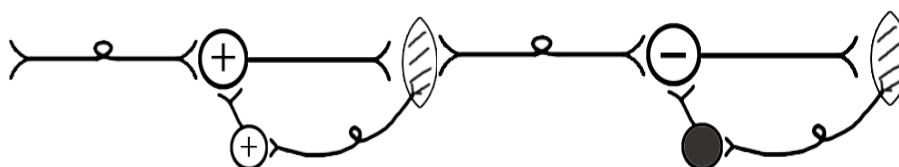


Рис. 42 Схема обратной аффертации

5. **Окклюзия** - перекрытие синаптических полей взаимодействующих рефлексов (Рис. 43).

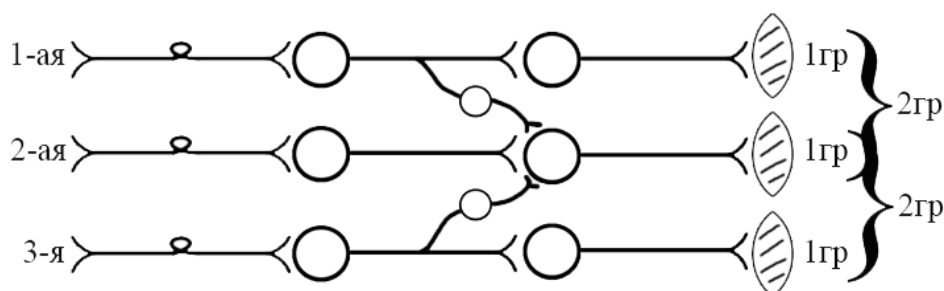


Рис. 43 Окклюзия (перекрытие синаптических полей)

При одновременном возбуждении параллельных рефлекторных дуг суммарный эффект рабочих органов (мышц) будет меньше, чем при

последовательном подключении этих же рефлексов. При работе 1-ой рефлекторной дуги возбуждается мотонейрон этого рефлекса и соседнего за счёт коллатерали. Ответить будет не одна, а две мышцы. Мышечная реакция удваивается. При работе 3-ей рефлекторной дуги сокращаться будут мышцы 3-ей и 2-ой рефлекторных дуг. Мышечный ответ опять удваивается.

5. **Фасцилитация** – облегчение (проторение) проведения нервного импульса. Возникает при взаимодействии рефлекторных дуг через коллатерали (Рис. 44).

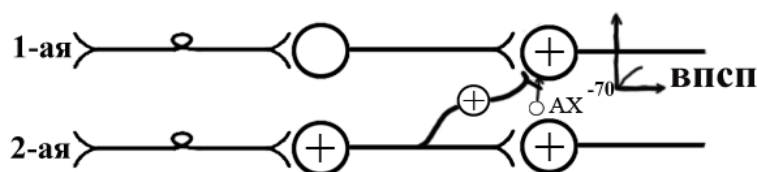


Рис. 44 Механизм облегчения проведения возбуждения по 1-ой рефлекторной дуге

Пример: при раздражении 2-ой рефлекторной дуги возбуждение через коллатераль переходит на мотонейрон 1-ой рефлекторной дуги, вызывая в нём ВПСП. Возбудимость этого нейрона увеличивается, что облегчает генерацию потенциала действия в нём при слабом раздражении 1-ой рефлекторной дуги.

6. **Доминанта** – преобладание возбуждения в каком-то нервном центре. Доминанта была открыта русским физиологом А.А. Ухтомским. Он на лекции демонстрировал собаку с вживлёнными электродами в область коры головного мозга. Раздражение электрическим током определённых участков коры вызывало сгибание лапы. Этим опытом доказывалась локализация моторных зон коры. Однажды лаборант не подготовил собаку и привёл её с переполненной прямой кишкой. При раздражении электрическим током моторной зоны коры вместо сгибания лапы произошёл акт дефекации. Учёный пришел к выводу, что центр дефекации в данной ситуации слишком возбуждён и раздражение на этом фоне соседнего моторного центра усилило имеющуюся доминанту. Произошёл биологически важный для организма рефлекс (собаке важнее опустошить прямую кишку, чем согнуть лапу). Доминанту вызывают биологически важные рефлексы (например, доминирует центр голода при голодании, или половой центр у животных в брачный период и т.д.).

К свойствам доминанты можно отнести:

- притягивает на себя возбуждение от соседнего нервного центра
- тормозит соседний нервный центр
- разрешается (прекращается) при выполнении биологически важной реакции.

Доминанта лежит в основе некоторых заболеваний: при гипертонической болезни доминирует сердечно-сосудистый центр, который посылает импульсы к сосудам, суживая их и увеличивая артериальное давление.

7. Пластичность – взаимозаменяемость нервных центров и способность брать на себя функции ранее не свойственные этому центру. Открыл это свойство Флюранс в 1828 году. Он перерезал у петуха нервы, поднимающие и опускающие крыло, а затем их перекрёстно сшил. Через несколько месяцев нервные центры перестроили свои функции и управляли работой мышц антагонистов. Это свойство используется в клинике. Можно заменить нервы, а оставшиеся нервные центры берут на себя новую функцию.

ТЕМА 9. ФИЗИОЛОГИЯ СПИННОГО МОЗГА. СПИНАЛЬНЫЕ ДВИГАТЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ. ФИЗИОЛОГИЯ РЕТИКУЛЯРНОЙ ФОРМАЦИИ.

Спинной мозг

В спинной мозг поступает информация от всех рецепторов тела кроме головы и частично органов шеи. Он оказывает непосредственное управляющее влияние, как на внутренние органы, так и на максимальное количество скелетных мышц. На уровне спинного мозга происходит первичная обработка всей собранной информации и передача ее в вышележащие отделы.

Спинной мозг находится в позвоночном канале, филогенетически является самым древним образованием ЦНС, сохранившим сегментарное строение. Вверху на уровне 1-го шейного позвонка переходит в продолговатый мозг. Каудальный конец у мужчин находится на уровне 1-го поясничного позвонка, у женщин - на уровне 2-го.

В области задней латеральной борозды в спинной мозг входят задние корешки, в области передней латеральной борозды из спинного мозга выходят передние корешки спинномозговых нервов. На заднем корешке имеется утолщение, представляющее собой спинномозговой узел, где находятся тела чувствительных нейронов (первые нейроны в рефлекторной дуге). Передний и задний корешки соответствующей борозды соединяются между собой в области межпозвоночного отверстия и образуют спинномозговой нерв. Всего в спинном мозге 124 корешка: 62 задних и 62 передних, соответственно из них формируется 31 пара спинномозговых нервов.

Закономерность распределения нервных волокон в корешках спинного мозга получила название *Закон Белла-Мажанди* (по имени шотландского анатома и физиолога Ч. Белла и французского физиолога Ф. Мажанди): чувствительные волокна вступают в спинной мозг в составе задних корешков, а двигательные выходят в составе передних.

Сегмент спинного мозга – участок спинного мозга (серого вещества), соответствующий четырём корешкам спинномозговых нервов или паре спинномозговых нервов, расположенных на одном уровне.

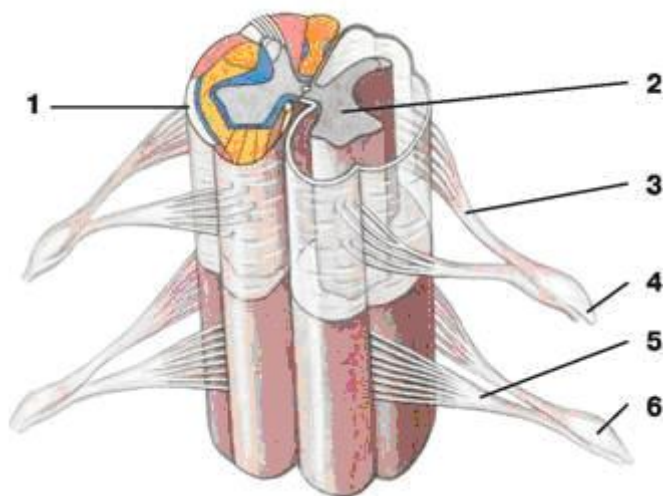


Рис. 45. Сегменты спинного мозга: 1 - белое вещество; 2 - серое вещество; 3 - задний (чувствительный) корешок; 4 - спинно-мозговой нерв; 5 - передний (двигательный) корешок; 6 - спинно-мозговой ганглий

Всего 31-33 сегмента: 8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых, 1 копчиковый. Каждый участок связан с определённой частью тела. На поперечном сечении спинного мозга видно, что он состоит из серого вещества и окружающего его белого вещества. Серое вещество имеет вид буквы Н или бабочки и состоит из тел нервных клеток (ядер). Тела нейронов не покрыты миелином поэтому имеют серый оттенок. Серое вещество мозга образует передние, боковые и задние рога. Белое вещество, образовано нервными волокнами. Нервные волокна покрыты миелином, который придаёт им белую окраску, они являются элементами проводящих путей, образуют передние, боковые и задние канатики.

Вставочные нейроны или интернейроны (97%) спинного мозга передают информацию на вставочные нейроны на 3-4 выше- и нижележащих сегмента, обеспечивая внутрисегментарные и межсегментарные связи. Вставочные нейроны образуют связи с чувствительными нейронами, с мотонейронами ствола мозга и спинного мозга. Они образуют связь спинного мозга с ядрами ствола мозга, а через них - с корой большого мозга. К ним также поступает импульсация от вышележащих отделов ЦНС. Этим нейронам присуща высокая лабильность - до 1

тысяч импульсов в секунду. При этом они могут быть как возбуждающими, так и тормозными.

В задних рогах находятся: собственное ядро заднего рога, грудное ядро (Кларка-Штиллинга).

В передних рогах находятся мотонейроны (3%) – мультиполярные двигательные нейроны передних рогов, которые являются центрами управления скелетной мускулатурой. Альфа-мотонейроны иннервируют поперечнополосатую мышечную ткань (экстрафузальные мышечные волокна), гамма-мотонейроны (иннервируют интрафузальные мышечные волокна).

В промежуточной зоне (центральная часть серого вещества между передними и задними рогами) находятся промежуточно-медиальные ядра, в крестцовых сегментах – вегетативные парасимпатические ядра (промежуточно-латеральные ядра S_{II-IV}).

Боковые рога имеются в сегментах $C_{VIII}-L_{III}$, в них находятся нейроны вегетативных нервных центров – симпатические (промежуточно-латеральные ядра боковых рогов спинного мозга $C_{VIII}-L_{II-III}$).

Функции спинного мозга

1. Проводниковая
2. Тоническая
3. Рефлекторная

Проводящие системы спинного мозга

1. Восходящие пути (экстеро-, проприо-, интероцептивная чувствительность)
2. Нисходящие пути (эффекторные, двигательные)
3. Собственные (проприоспинальные) пути (ассоциативные и комиссуральные волокна)

Проводниковая функция спинного мозга

I. Восходящие пути

1. Тонкий пучок Голля и клиновидный пучок Бурдаха в задних канатиках спинного мозга (образованы аксонами псевдоуниполярных клеток, осуществляют передачу импульсов сознательной проприоцептивной чувствительности).

2. Латеральный спиноталамический в боковых канатиках (боль, температура) и вентральный спиноталамический тракты в передних канатиках (тактильная чувствительность) - аксоны собственных ядер заднего рога).

3. Задний спинно-мозжечковый путь Флексига - аксоны клеток грудного ядра и передний спинно-мозжечковый Говерса аксоны клеток медиального промежуточного ядра частично своей стороны, частично противоположной (бессознательная проприоцептивная чувствительность).

4. Спинно-ретикулярный путь (передние канатики)

II. Нисходящие (заканчиваются на мотонейронах передних рогов)

1. Пирамидные пути обеспечивают произвольные мышечные сокращения, первый нейрон находится в прецентральной извилине коры головного мозга: латеральный корково-спинномозговой путь (70-80% от всего пирамидного пути) в боковых канатиках и передний корково-спинномозговой путь (в передних канатиках).

2. Руброспинальный путь Монакова – от красных ядер среднего мозга (латеральные канатики).

3. Вестибуло-спинномозговой путь и оливо-спинномозговой путь от вестибулярных ядер моста и оливы продолговатого мозга – в латеральных канатиках (поддержание тонуса мышц разгибателей).

4. Ретикуло-спинномозговой путь от ядер ретикулярной формации - в передних канатиках. (РФ моста - поддержание тонуса мышц-разгибателей, РФ продолговатого мозга - сгибателей).

5. Текто-спинномозговой путь в передних канатиках – от ядер крыши среднего мозга (обеспечивает ориентировочные сторожевые рефлексы в ответ на внезапные зрительные и слуховые, обонятельные и тактильные раздражители).

6. Медиальный продольный пучок – аксоны клеток ядер Кахаля и Даркшевича среднего мозга – обеспечение сочетанного поворота головы и глаз).

На рисунке 46 представлены проводящие пути белого и серого вещества.

Правая половина схемы (белое вещество):

1. Тонкий пучок (пучок Голля), *fasciculus gracilis*
2. Клиновидный пучок (пучок Бурдаха) *fasciculus cuneatus*
3. Задний спинно-мозжечковый путь (пучок Флексига), *tractus spinocerebellaris dorsalis (posterior)*
4. Латеральный корково-спинномозговой (пирамидный) путь, *tractus corticospinalis (pyramidalis) lateralis*.
5. Краснаядерно-спинномозговой путь, *tractus rubrospinalis*.
6. Латеральный спинно-таламический путь, *tractus spinothalamicus lateralis*.
7. Задний вестибуло-спинномозговой путь, *tractus vestibulospinalis dorsalis (posterior)*.
8. Передний спинно-мозжечковый путь (пучок Говерса), *tractus spinocerebellaris ventralis (anterior)*.
9. Оливоспинномозговой тракт, *tractus olivospinalis*.
10. Передний ретикулоспинальный тракт, *tractus reticulospinalis ventralis (anterior)*.
11. Вестибулоспинальный тракт, *tractus vestibulospinalis*.
12. Передний спинно-таламический тракт, *tractus spinothalamicus ventralis (anterior)*.
13. Передний корково-спинномозговой (пирамидный) путь, *tractus corticospinalis (pyramidalis) ventralis (anterior)*.
14. Покрышечно-спинномозговой путь, *tractus tectospinalis*.

Левая половина схемы (ядра серого вещества):

1. Мотонейроны передних рогов.

2. Центральное промежуточное ядро.
3. Промежуточно-латеральное ядро
4. Грудное ядро (Кларка), *nucleus thoracicus*;
5. Собственное ядро заднего рога, *nucleus proprius cornu posterior*.

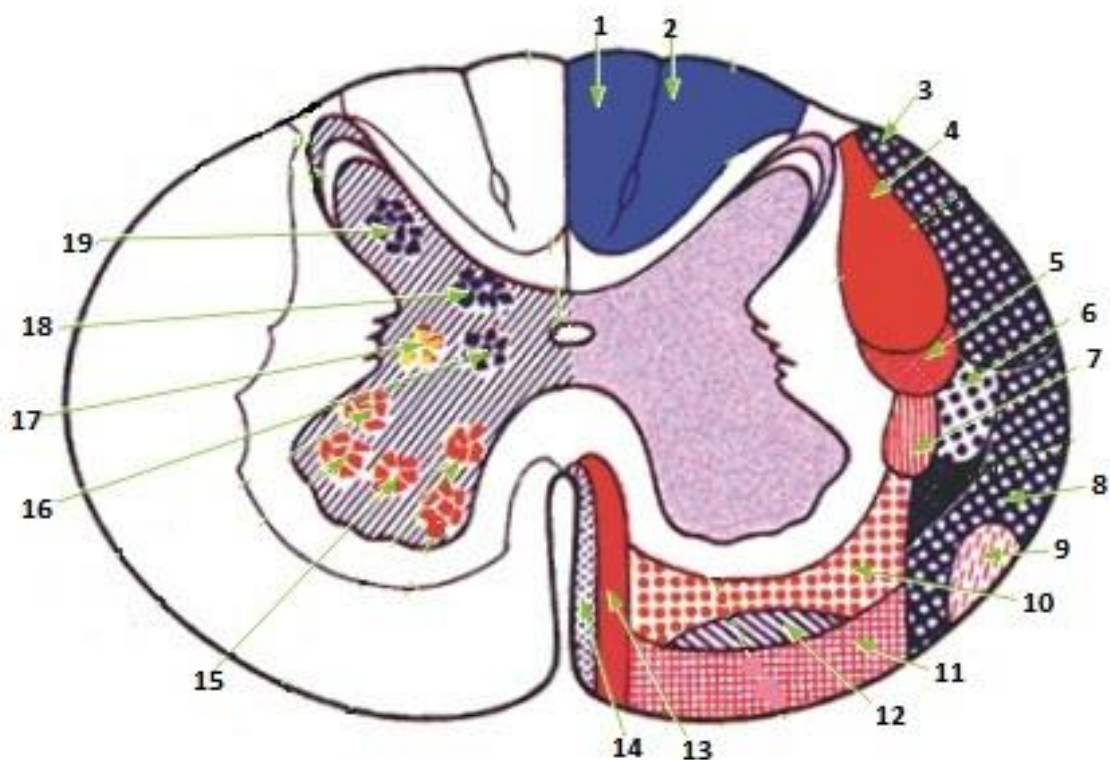


Рис. 46 Проводящие пути белого вещества - правая половина схемы

Тоническая функция спинного мозга

Мышечный тонус это минимальное непроизвольное напряжение мышц, которое регулируется центральной нервной системой. Напряжение мышцы сохраняется в состоянии расслабленности, покоя и даже во сне. Мышечный тонус обеспечивает позу, готовность к двигательному акту, образование температуры тела. Мышечный тонус имеет рефлекторную природу и поддерживается редкими импульсами, поступающими в мышцы из ЦНС, а также зависит от импульсов, возникающих в самой мышце, особенно при ее растягивании. Степень сокращения мышц в состоянии покоя и сокращения регулируется благодаря проприорецепторам - мышечным веретёнам. На рисунке 47 изображены: 1. Интрафузальное мышечное волокно с ядрами, расположенными цепочкой; 2. Интрафузальное мышечное волокно с ядрами, расположенными в ядерной сумке;

3. Афферентные нервные волокна; 4. Эфферентные α -нервные волокна; 5. Соединительнотканная капсула мышечного веретена.

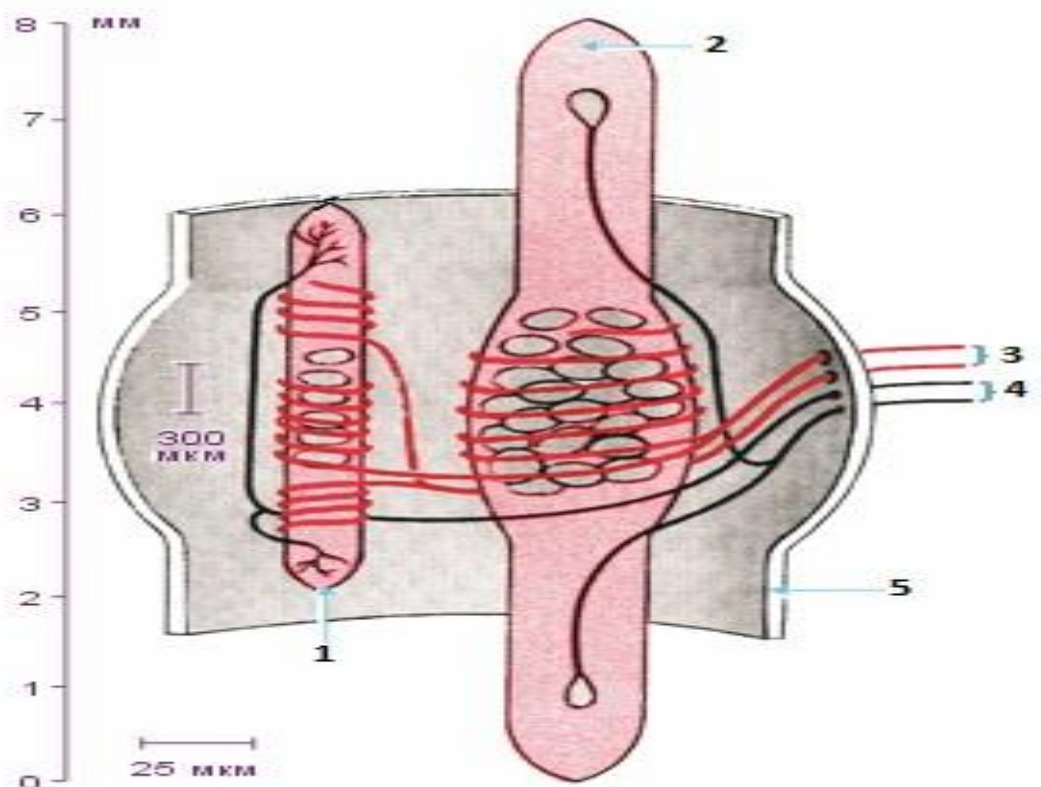


Рис. 47 Мышечное веретено

Мышечные веретёна (мышечные рецепторы) расположены параллельно скелетной мышце – своими концами крепятся к соединительнотканной оболочке пучка экстрафузальных мышечных волокон. Мышечный рецептор состоит из нескольких поперечнополосатых интрафузальных мышечных волокон, окружённых соединительнотканной капсулой (длина 4-7 мм, толщина 15-30 мкм). Существует два морфологических типа мышечных веретён: с ядерной сумкой и с ядерной цепочкой. Когда мышца расслабляется (удлиняется), растягивается и мышечный рецептор, а именно его центральная часть. Здесь повышается проницаемость мембраны для натрия, натрий входит внутрь клетки, генерируется рецепторный потенциал.

Интрафузальные мышечные волокна имеют двойную иннервацию:

1. *От центральной части* начинается афферентное волокно, по которому возбуждение передаётся в спинной мозг, где происходит переключение на альфамотонейрон, что ведёт к сокращению мышцы.

2. *К периферическим частям* подходят эфферентные волокна от гаммамотонейронов. Приходящие импульсы вызывают скольжение актомиозиновых нитей, которые находятся здесь, вследствие чего растягивается центральная часть интрафузального волокна, и генерируется рецепторный потенциал. Гаммамотонейроны находятся под постоянным нисходящим (тормозным или возбуждающим) влиянием от моторных центров ствола мозга (ретикулярная формация, красные ядра среднего мозга, вестибулярные ядра моста).

Мышечное веретено возбуждается в двух случаях: при растяжении (удлинении) мышцы и под действием эфферентной импульсации от гаммамотонейронов. Второй механизм получил название гамма-петля.

Рефлексы растяжения проявляются укорочением мышцы в ответ на ее растяжение, они наиболее выражены в мышцах-разгибателях. Для того чтобы организм мог противостоять силе земного притяжения, мышцы должны находиться в состоянии тонического напряжения. Биологическое значение этих рефлексов состоит в том, что они участвуют в сохранении статики и положения тела, регулируя степень сокращения мышцы в соответствии с падающими на нее раздражениями. Особое значение этот вид рефлексов имеет у копытных животных, хотя и у человека они хорошо развиты (Рис. 48).

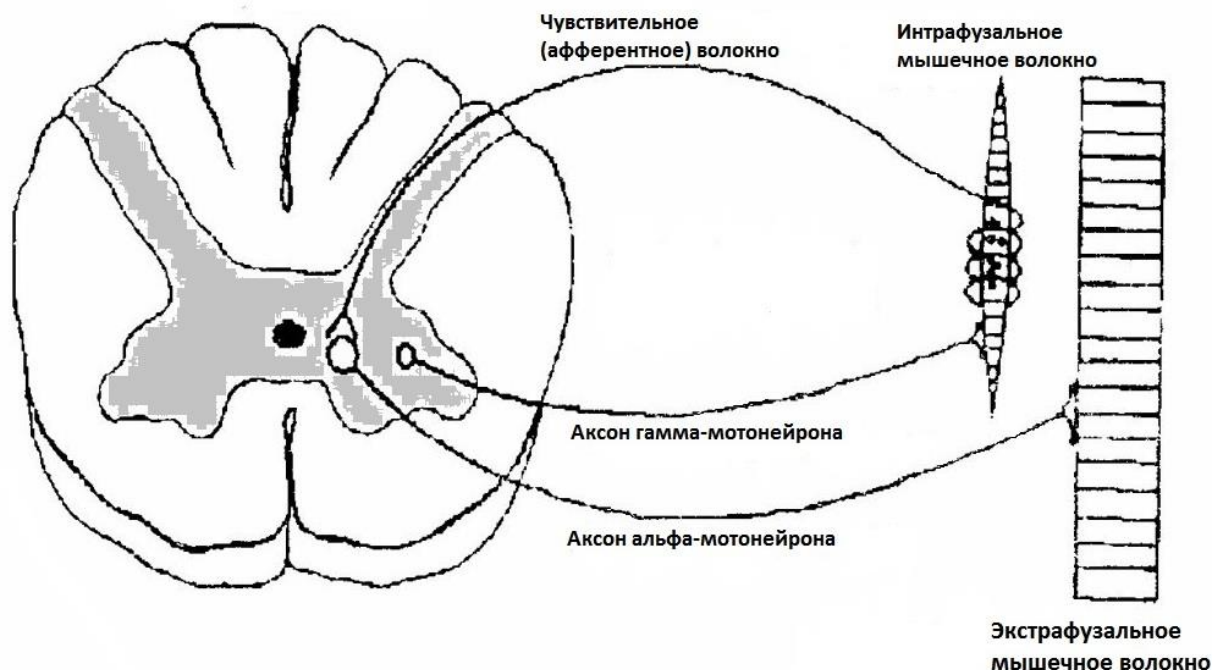


Рис. 48 Схема тонических рефлексов спинного мозга

Рефлекторная функция спинного мозга заключается в выполнении всех рефлексов, дуги которых (полностью или частично) располагаются в спинном мозге. Объем функций, осуществляемых спинным мозгом, чрезвычайно велик. В нем находятся центры всех двигательных рефлексов (за исключением мускулатуры головы), всех рефлексов мочеполовой системы и прямой кишки, рефлексов, обеспечивающих терморегуляцию, регулирующих метаболизм тканей, центры большинства сосудистых рефлексов, центр сокращения диафрагмы и др. В естественных условиях эти рефлексы всегда испытывают влияние высших отделов головного мозга.

Степень проявления рефлексов зависит от того, сохраняются ли связи структур спинного мозга со структурами головного мозга. После децеребрации (удаления головного мозга) или спинализации (отделения спинного мозга от головного посредством перерезки) исчезают многие сложные формы активности, создаваемые спинным мозгом. При этом определенное значение принадлежит уровню организации подопытного животного. Пример: спинальная лягушка, представитель низших позвоночных, может сидеть и вырываться, когда ее схватывают. Спинальная же собака сама не может ни стоять, ни ходить. Как

правило, рефлексы спинальных животных являются координированными. Возбуждение у них каждой группы рецепторов сопровождается своим специфическим ответом. Пример: механическое раздражение кожи ступни у лягушки вызывает сгибание раздражаемой конечности и разгибание другой. Раздражение рецепторов мочевого пузыря и прямой кишки сопровождается рефлекторным сокращением их мускулатуры.

В зависимости от числа нейронов, участвующих в проведении возбуждения, рефлекторные дуги спинного мозга делятся на моносинаптические и полисинаптические.

Моносинаптическая дуга состоит из чувствительного нейрона с рецепторами мышечных веретен и эффекторного нейрона, оканчивающегося на мышечных волокнах. Классическим примером моносинаптической дуги может служить рефлекторная дуга коленного рефлекса, в которой возбуждение от рецептора до эффектора проходит всего за 0,5-1,0 мс, т. е. время, необходимое для прохождения возбуждения всего лишь через один синапс.

В полисинаптической дуге на пути возбуждения от рецептора к эффектору помимо чувствительного и эффекторного нейрона находятся еще вставочные нейроны. Таким образом, возбуждение в этой дуге проходит не через один, а через несколько синапсов, определяющих время латентного периода ответа и суммарной синаптической задержки. При осуществлении рефлекторных реакций в моно- и полисинаптических дугах вовлекаются также координирующие рефлекс многочисленные интернейроны. Раздражение в виде укола кожи стопы вызывает у лягушки защитный рефлекс или отдергивание лапки при легком уколе, или вовлечение в реакцию другой лапки и отодвигание от источника при более сильном воздействии, или убежание животного при значительном болевом раздражении, когда в возбуждение вовлекаются многие структуры нервной системы.

Рефлексы мышц-антагонистов лежат в основе локомоторных актов и характеризуются тем, что при возбуждении мотонейронов сгибателей одновременно происходит торможение мотонейронов мышц-разгибателей. При этом в конечности другой стороны наблюдаются обратные явления. В целом это

создает правильное чередование противоположных по функциональному значению мышечных сокращений. Механизм, обуславливающий такое чередование активности различных двигательных ядер, например при ходьбе, локализуется в интернейронном аппарате спинного мозга. Вместе с тем для его активации необходимо поступление тонического нисходящего сигнала из двигательных центров головного мозга.

Висцеромоторные рефлексы возникают при возбуждении афферентных волокон внутренних органов и характеризуются появлением двигательных реакций мышц грудной и брюшной стенки, мышц-разгибателей спины. Возникновение этих рефлексов связано с существованием конвергенции висцеральных и соматических афферентных волокон к одним и тем же интернейронам спинного мозга.

Рефлексы спинного мозга

Рефлексы спинного мозга классифицируются по следующим критериям:

- по расположению рецептора
- по виду рецептора
- по расположению нервного центра рефлекторной дуги
- по степени сложности нервного центра
- по виду эффектора
- по соотношению в расположении рецептора и эффектора
- по состоянию организма
- по использованию в медицине.

I. Соматические по 1 и 5 отделу рефлекторной дуги делятся на:

1. проприомоторные
2. висцеромоторные
3. кутаномоторные

II. По анатомическим областям делятся на:

1. Рефлексы конечностей

- Сгибательные (фазные: локтевой C_{V-VI} , ахиллов S_{I-II} – проприомоторные подошвенный S_{I-II} (кутаномоторный – защитные, тонические – поддержание позы)
 - Разгибательные (фазные – коленный L_{II-IV} , тонические, рефлекс растяжения (миотатические – поддержание позы))
 - Позные - проприомоторные (шейнотонические при обязательном участии вышележащих отделов ЦНС)
 - Ритмические – многократное повторное сгибание-разгибание конечностей (потирание, чесательный, шагательный)
2. **Брюшные рефлекс**ы – кутаномоторные (верхний $Th_{VIII-IX}$, средний Th_{IX-X} , нижний Th_{XI-XII})
 3. **Рефлекс**ы **органов малого таза** (кремаштерный L_{I-II} , анальный S_{II-V})

III. Вегетативные по 1 и 5 отделу рефлексорной дуги делятся на:

1. проприо-висцеральные
2. висцеро-висцеральные
3. кувано-висцеральные

На рисунке 49 представлены отличия строения соматической и вегетативной рефлексорных дуг.

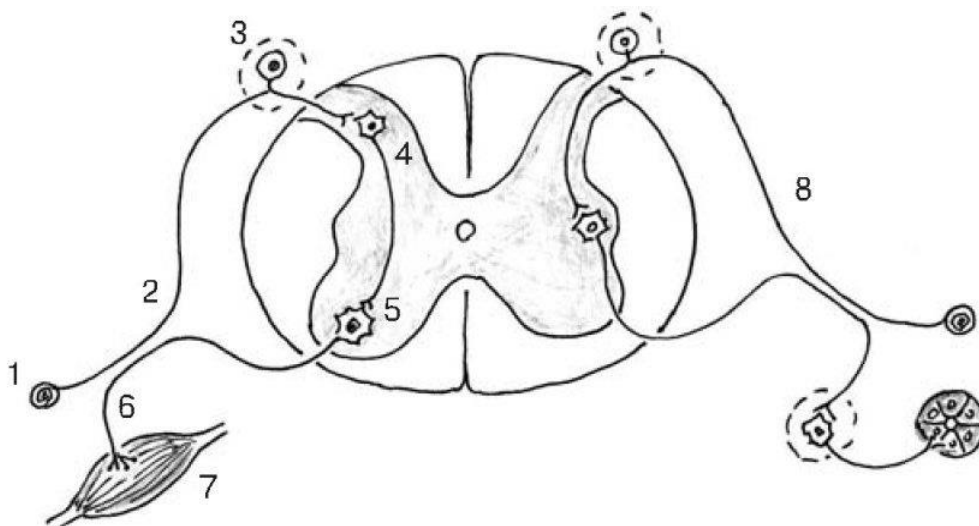


Рис. 49 Схема строения рефлексорной дуги (слева соматическая, справа вегетативная рефлексорные дуги): 1 – рецептор, 2 – афферентное (чувствительное) нервное волокно, 3 – тело чувствительного нейрона (псевдоуниполярная клетка), 4 – вставочный нейрон, 5 – мотонейрон (двигательный нейрон), 6 – эфферентное (двигательное) волокно, 7 – рабочий орган (мышца), 8 – вегетативная рефлексорная дуга).

Спинальный шок

Спинальным шоком называют резкие изменения в функции центров спинного мозга, наступающие в результате полной или частичной перерезки (или повреждения) спинного мозга не выше C_{III-IV} . Нарушения, наступающие при этом, тем резче и продолжительнее, чем выше на эволюционной ступени развития находится животное. Шок лягушки кратковременен — продолжается только несколько минут. Собаки и кошки восстанавливаются через 2—3 дня, причем восстановления так называемых произвольных движений (условных двигательных рефлексов) не происходит. При развитии спинального шока различают две фазы.

Первая фаза шока возникает в результате пассивной гиперполяризации мотонейронов, в отсутствие влияния, поступающих из вышележащих отделов нервной системы в спинной мозг. В первую фазу можно выделить следующие симптомы: атония, анестезия, арефлексия, отсутствие произвольных движений и вегетативные расстройства ниже места повреждения. Вегетативные нарушения: расширение сосудов, падение кровяного давления, нарушение теплообразования, увеличение теплоотдачи, происходит задержка мочи вследствие спазма сфинктера мочевого пузыря, сфинктер прямой кишки расслабляется, вследствие чего опорожнение прямой кишки происходит по мере поступления в нее кала.

Вторая фаза возникает из-за исходной частичной деполяризации мотонейронов передних рогов спинного мозга и отсутствия тормозных влияний от надсегментарного аппарата. Во вторую фазу сохраняется анестезия, отсутствие произвольных движений, развивается гипертония и гиперрефлексия, вегетативные рефлексы у человека восстанавливаются через несколько месяцев, но произвольное опорожнение мочевого пузыря и произвольная дефекация при перерыве связей с корой полушарий не восстанавливаются.

Ретикулярная формация

Ретикулярная формация (РФ) — это комплекс анатомически и функционально связанных нейронов шейного отдела спинного мозга и ствола (продолговатый

мозг, мост, средний мозг) головного мозга, нейроны которых характеризуются обилием коллатералей и синапсов. За счет этого вся информация, поступающая в ретикулярную формацию, теряет свою специфичность, а количество нервных импульсов возрастает. Поэтому ретикулярную формацию называют еще "энергетической станцией" центральной нервной системы.

Ретикулярная формация оказывает следующие влияния: нисходящее и восходящее, активирующее и тормозящее, фазическое и тоническое. Она, также, имеет непосредственное отношение к работе биосинхронизирующих систем организма. Нейроны РФ имеют длинные маловетвящиеся дендриты и хорошо ветвящиеся аксоны, которые часто образуют Т-образное разветвление: одна ветвь восходящая, другая нисходящая.

Функциональные особенности нейронов РФ:

1. Полисенсорная конвергенция: получают информацию от нескольких сенсорных путей, идущих от разных рецепторов.
2. У нейронов РФ длительный латентный период ответа на периферическую импульсацию (полисинаптический путь)
3. Нейроны РФ имеют тоническую активность в покое 5-10 импульсов в секунду
4. Высокая чувствительность к химическим раздражителям (адреналин, углекислый газ, барбитураты, аминазин)

Функции РФ:

1. Соматическая функция: влияние на мотонейроны ядер ЧМН, мотонейроны спинного мозга и активность мышечных рецепторов.
2. Восходящее возбуждающее и тормозное действие на кору большого мозга (регуляция цикла сон/бодрствование, образует неспецифический проводниковый путь многих анализаторов)
3. РФ входит в состав жизненно важных центров: сердечно-сосудистого и дыхательного, центров глотания, сосания, жевания

ТЕМА 10. ФИЗИОЛОГИ СТОЛА МОЗГА (ПРОДОЛГОВАТЫЙ МОЗГ, ВАРОЛИЕВ МОСТ, СРЕДНИЙ МОЗГ) И МОЗЖЕЧКА

Головной мозг состоит из конечного мозга, промежуточного, ствола мозга и мозжечка. В понятие ствол мозга включают три отдела: продолговатый мозг, мост и средний мозг, которые являются надсегментарным аппаратом управления.

Ствол мозга анатомически и функционально связан со спинным мозгом, мозжечком, большими полушариями. Одновременное и содружественное функционирование таких систем, как сердечно-сосудистая, дыхательная, пищеварительная, выделительная, определяется единым интегративным влиянием структур ствола мозга.

Продолговатый мозг состоит из белого и серого вещества, которое, в отличие от спинного мозга, организовано в изолированные друг от друга ядра. Серое вещество представлено четырьмя группами ядер:

1. Ядра задних канатиков:

- Тонкое ядро Голля
- Клиновидное ядро Бурдаха

2. Ядра оливы

3. Ядра ретикулярной формации:

- Неспецифические ядра (как часть сегментарного аппарата спинного мозга)
- Специфические ядра (роль центров дыхания, регуляции сердца и тонуса сосудов, пищеварения)

4. Ядра черепно-мозговых нервов (IX - XII пары чмн)

Мост представлен трапециевидными телами делится на покрывку и основание. Серое вещество имеет 4 группы ядер:

- Собственные ядра моста в основании моста
- Ядра чмн в покрывке моста (V -VIII пары чмн)
- Ядра ретикулярной формации в покрывке моста
- Ядра трапециевидных тел

Функции продолговатого мозга и моста

Проводниковая функция заключается в проведении импульсов возбуждения в нисходящем и восходящем направлениях, а также в проведении информации внутри продолговатого мозга. Проходят нисходящие пути (от головного мозга в спинной) и восходящие (из спинного в головной). Некоторые из них переключаются на новый нейрон: в ядрах Голля и Бурдаха; другие перекрещиваются в продолговатом мозге (латеральный кортикоспинальный, бульботаламический от ядер Голля и Бурдаха). Часть путей здесь заканчиваются – кортикобульбарный путь, переключаясь на мотонейроны ядер ЧМН. При этом начинаются ретикулоспинальный и вестибулоспинальный пути, идущие к мотонейронам спинного мозга и изменяющие их активность.

Восходящие (афферентные) пути являются частью проводникового отдела анализаторов, передающих информацию от рецепторов в сенсорную кору. В стволе мозга выделяют две восходящие системы: специфическую и неспецифическую.

Специфическую афферентную систему составляет лемнискоталамический путь, в котором выделяют медиальную и латеральную петли. Медиальная петля образует из аксонов нейронов тонкого (Голля) и клиновидного (Бурдаха) ядер, в которые поступает импульсация от рецепторов мышц, сухожилий, суставов, и спиноталамические тракты от тактильных рецепторов кожи. В латеральную петлю входят аксоны нейронов ядер трапецевидного тела, представляющих собой аксоны третьих нейронов слухового анализатора, проводящих импульсацию от рецепторов слуха улитки. К специфической проводящей системе в функциональном отношении относят проводящие пути зрительного анализатора (к верхним бугоркам четверохолмия), а также вестибулярный анализатор, вестибулярные корковые пути. В функциональном плане волокна специфической проводящей системы отличаются высокой скоростью проведения возбуждения, небольшими рецепторными полями афферентных нейронов. В результате обеспечивается быстрая передача информации с тонким различением свойств раздражителя. При этом в корковом отделе соответствующего анализатора с

коротким латентным периодом возникают вызванные потенциалы, называемые первичным ответом.

Неспецифическая (экстралемнисковая) проводящая система представлена восходящими волокнами, которые переключаются в неспецифических ядрах таламуса. Функциональной особенностью неспецифической системы является медленное проведение информации с плохой локализацией раздражителя и анализом его свойств. Рецептивные поля нейронов большие, нейроны полимодальные, связанные с несколькими видами чувствительности, топография проекции периферии в центрах не выражена.

При одностороннем повреждении заднего мозга развиваются альтернирующие параличи: двигательные поражения ЧМН на стороне поражения, двигательные нарушения и нарушения чувствительности туловища на противоположной стороне. Рефлекторная функция подразумевает под собой выполнение рефлекторных реакций за счет работы тех дуг, которые полностью или частично располагаются в продолговатом мозге. Бульбарные нарушения относятся к наиболее тяжелым и смертельно опасным, так как в продолговатом мозге находятся центры жизненно важных функций: дыхания, регуляции сердца, сосудодвигательный, пищеварения. Они возбуждаются как импульсами, приходящими от рецепторов, так и непосредственно химическими раздражителями.

Ядра продолговатого мозга принимают участие в выполнении рефлекторных актов

- ***Рефлекторный акт жевания*** обеспечивает измельчение, растирание, перемешивание пищи со слюной и формирование пищевого комка. Афферентное звено рефлекса осуществляется с тактильных, вкусовых и температурных рецепторов слизистой оболочки рта. Раздражение рецепторов жевательных мышц при этом сопровождается рефлекторным закрыванием рта, и формируется ритмический акт пережевывания пищи. Центр жевания продолговатого мозга функционально объединяет чувствительные ядра тройничного (V), лицевого (VII),

языкоглоточного (IX), блуждающего (X) нервов и двигательные ядра тройничного (V), лицевого (VII) и подъязычного (XII) нервов. В основе жевания лежит безусловный рефлекс, который в процессе развития организма становится произвольно регулируемым актом.

- **Рефлекторный акт сосания** обеспечивает прием молока у ребенка в грудном возрасте. Он возникает при раздражении рецепторов губ. Аfferентная импульсация по волокнам тройничного нерва поступает в центр сосания продолговатого мозга, который функционально объединяет нейроны чувствительных ядер тройничного нерва и двигательных ядер тройничного, лицевого и подъязычного нервов. В результате сокращения мышц губ, щек, движений нижней челюсти и языка в ротовой полости создается отрицательное давление, и в нее поступает молоко. В основе сосания лежит безусловный рефлекс, в процесс развития человека он становится произвольно управляемым двигательным актом, но его физиологическая значимость снижается.

- **Рефлекторный акт глотания** обеспечивает поступление пищи из ротовой полости в желудок. В процессе передвижения пищевого комка из полости рта в пищевод происходит последовательное возбуждение рецепторов корня языка, мягкого неба, глотки и пищевода. Импульсация по чувствительным волокнам тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов поступает в центр глотания, расположенный в продолговатом мозге. Центр глотания функционально связан с центром дыхания, и дыхание прекращается в течение каждого глотательного акта.

- **Рвотный рефлекс** является защитной реакцией, возникающей при раздражении рецепторов корня языка, глотки, желудка, кишечника, брюшины, вестибулярного аппарата. Аfferентная импульсация по волокнам языкоглоточного, блуждающего или предверно-улиткового нервов поступает в рвотный центр, расположенный в продолговатом мозге. Эfferентные импульсы из рвотного рефлекса поступают в составе блуждающего нерва к пищеводу, желудку, кишечнику и, через спинальные моторные центры по соматическим нервам к диафрагме и мышцам брюшной стенки, сокращение которых приводит к изгнанию содержимого желудка через рот (реже и через нос).

- **Рефлекс чихания** возникает при раздражении рецепторов преимущественно верхнечелюстной и частично глазничной ветви тройничного нерва в слизистой оболочке полости носа, особенно средней носовой раковины и перегородки. Центр чихания, расположенный в продолговатом мозге, организует те же центральные системы, что и при кашле (ядра IX, X черепных нервов, дыхательный центр, спинальные моторные центры), но поток воздуха при форсированном выдохе на фоне быстрого открывания голосовой щели и опускания мягкого неба направляется преимущественно через нос.

- **Рефлекс кашля** является защитным рефлексом, возникающим при раздражении рецепторов гортани, трахеи и бронхов. Импульсация по чувствительным волокнам блуждающего нерва возбуждает кашлевой центр продолговатого мозга, который функционально объединяет чувствительное ядро одиночного пути и двигательное двойное ядро, общие для блуждающего и языкоглоточного нервов, а также инспираторные и экспираторные структуры дыхательного центра, имеющие аксонный выход на спинальные моторные центры дыхательных мышц.

- **Рефлекс моргания** (роговичный рефлекс, афферентная часть в составе тройничного нерва, эфферентная – лицевого нерва).

Ствол мозга

Ствол мозга является аппаратом управления для спинного мозга (надсегментарная функция). Эта функция проявляется в том, что нисходящие импульсы от ядер продолговатого мозга подходят к синапсам тех или иных сегментов спинного мозга и за счет синаптического влияния облегчают или затормаживают передачу нервного импульса. Таким образом, модифицируются все функции, которые выполняются спинным мозгом. В то же время структуры ствола мозга являются объектом управления со стороны вышележащих отделов головного мозга. За счет нисходящих влияний на синаптическую передачу в продолговатом мозге модулируются все вышеперечисленные функции продолговатого мозга.

Средний мозг характеризуется таким же типом строения и аналогичным набором функций. В среднем мозге выделяют:

- **Крышу**

- Верхние холмики (подкорковые центры зрения)

- Нижние холмики (подкорковые центры слуха)

2. Ножки мозга. Черное вещество (относится к экстрапирамидной системе – синтезирует дофамин, который оказывает тормозное влияние на полосатое тело (хвостатое ядро и скорлупа) делит ножки мозга на покрывку и основание ножек мозга:

3. Покрывка

- Красные ядра (относятся к экстрапирамидной системе)

- ядра III , IV пары ч.м.н

4. Основание ножек мозга (проходят нисходящие пути от коры к двигательным ядрам ствола и спинного мозга)

Рефлексы среднего мозга

1. Ориентировочные (сторожевые) рефлексы. Рефлекс, отвечающий на вопрос: «что такое?». Тектоспинальные тракты начинаются от крыши среднего мозга и идут к мотонейронам передних рогов спинного мозга. Эти пути обеспечивают безусловно-рефлекторные реакции на внезапные зрительные, слуховые и обонятельные раздражители: поворот глаз и головы в сторону раздражителя, перераспределение мышечного тонуса с повышением тонуса сгибателей.

2. Аккомодационный рефлекс

3. Зрачковый рефлекс

4. Конвергенционный рефлекс

Децеребрация – операция, при которой производят перерезку ствола ниже среднего мозга. У животного развивается особое состояние мышечного тонуса,

называемое децеребационной ригидностью. Это состояние характеризуется резким повышением тонуса мышц-разгибателей. Конечности животного сильно вытянуты, голова запрокинута назад, хвост поднят. Нужно приложить значительное усилие, чтобы согнуть конечности в суставах. Причина этого в том, что влияние структур медиальной разгибательной системы (медиальный ретикулоспинальный тракт от РФ моста, вестибулоспинальный тракт) не уравнивается влияниями латеральной сгибательной системы (латеральный ретикулоспинальный тракт от РФ продолговатого мозга, руброспинальный тракт от красных ядер и пирамидный кортикоспинальный тракт), так как красное ядро остаётся выше места перерезки, пересекается руброспинальный и кортикоспинальный путь.

Тонические рефлексы ствола мозга

Равновесие поддерживается рефлекторно без участия сознания. Эфферентные влияния распространяются на мотонейроны, иннервирующие мышцы конечностей и туловища, по четырём нисходящим трактам: вестибулоспинальному, руброспинальному, латеральному и медиальному ретикулоспинальному. Важная часть ЦНС, участвующая в регуляции этих процессов - мозжечок, в который направляются импульсы от вестибулярных рецепторов. По мшистым волокнам информация достигает клеток-зёрен клочка и узелка (древний мозжечок), а затем передаётся на клетки Пуркинье, аксоны которых идут опять к вестибулярным ядрам. Такая цепь осуществляет тонкую настройку вестибулярных рефлексов. При дисфункции мозжечка эти рефлексы растормаживаются, что проявляется в синдроме мозжечковой атаксии. Голландский физиолог Магнус в 1924 году тонические рефлексы разделил на следующие группы:

1. Статические

- ***Позные рефлексы*** возникают при изменении положения головы (сдвиг центра равновесия) и направлены на создание удобной позы. Осуществляются благодаря вестибулотоническим реакциям (от вестибулорецепторов отолитового аппарата преддверия) и шейнотоническим реакциям (при наклоне головы вниз, кпереди повышается тонус сгибателей

передних конечностей и разгибателей задних, при наклоне головы назад, кзади – повышается тонус разгибателей передних и сгибателей задних конечностей, при наклоне головы вправо повышается тонус разгибателей справа и сгибателей слева. Центр тяжести смещается в сторону поворота головы – именно на той стороне повышается тонус разгибателей обеих конечностей

- ***Выпрямительные рефлексы.*** Способность организма восстанавливать естественную позу при её нарушении. Важными компонентами этих рефлексов являются вестибуло-, шейнотонические реакции, а также оптические установочные рефлексы и экстеротонические реакции с рецепторов кожи на стороне опоры. Первая двигательная реакция – восстановление нормального положения головы, далее возникает цепь рефлекторных реакций с перераспределением тонуса мышц конечностей и туловища - восстанавливается нормальная ориентация тела в пространстве.

2. Статокинетические

Статокинетические рефлексы осуществляются во время движений. Один из них – это поворот, который происходит в свободном падении. Так, кошка всегда падает на лапы независимо от того, в каком положении она начала падать. Статокинетические рефлексы вызываются как макулярными органами, так и полукружными каналами. Выделяют две группы статокинетических рефлексов:

- ***При движении с линейным ускорением*** (ответственны вестибулорецепторы отолитового аппарата преддверия). Пример: Лифтные рефлексы – повышение тонуса сгибателей конечностей при ускорении, направленном вверх, и повышение тонуса мышц-разгибателей при ускорении, направленном вниз.

- ***При движении с угловым ускорением*** (ответственны вестибулорецепторы ампулярных гребешков полукружных каналов). Пример: глазной нистагм и нистагм головы, направленные на сохранение зрительной ориентации. Нистагм состоит из последовательных движений глаз, вызываемых вестибулярной активностью, когда глаза движутся в сторону, противоположную вращению тела, благодаря чему направление взора не меняется. До того как глаза

достигнут предела своего латерального положения, происходит их быстрое движение в сторону вращения, они устремляются вперёд и фиксируются на новой точке. За этой быстрой фазой следует новое медленное движение, которое снова компенсирует вращение. Вращение головы или туловища вокруг вертикальной оси действует только на горизонтальные полукружные каналы. При этом отклонение купол в обоих горизонтальных каналах вызывает горизонтальный нистагм. При клиническом описании направление нистагма принято считать по его быстрому компоненту. Иными словами при правом нистагме быстрая фаза направлена вправо. Медленная фаза зависит от вестибулорецепторов, быстрая – от влияния коры.

Мозжечок

Мозжечок расположен в задней черепной ямке над продолговатым мозгом и варолиевым мостом. Он состоит из червя и двух полушарий. В белом веществе имеются собственные ядра мозжечка - зубчатое, пробковидное, шаровидное, шатра. С другими отделами центральной нервной системы мозжечок связан тремя парами ножек.

Афферентные импульсы к мозжечку поступают по соматосенсорным путям, включающим в себя пучки Флексига и Говерса, от ядер Голя и Бурдаха, по вестибулоцеребеллярным путям, оливодеребеллярным путям и от коры головного мозга, главным образом по лобному пути моста и затылочно-височному пути моста.

Эфферентные связи мозжечка осуществляются с супраспинальными двигательными центрами через собственные ядра, а последние – с сегментарным двигательным аппаратом. Ядро шатра посылает импульсы к вестибулярным ядрам (ядро Дейтерса) и ретикулярной формации, шаровидное и пробковидные ядра посылают информацию к красному ядру, а зубчатое ядро - к красному ядру и таламусу.

Кора мозжечка имеет три слоя: молекулярный, ганглиозный и зернистый. Афферентные импульсы поступают в кору мозжечка по двум типам волокон: мшистым (моховидным) и лиановидным. По мшистым волокнам направляются возбуждающие импульсы от ядер к клеткам-зернам, а от них по параллельным

волокнам возбуждаются клетки Гольджи, звездчатые клетки и корзинчатые клетки. Аfferентные импульсы от соматосенсорных путей, вестибулярных и корковых путей идут по лиановидным волокнам и возбуждают клетки Пуркинье. Клетки Гольджи тормозят аfferентные клетки-зерна, а звездчатые и корзинчатые клетки тормозят клетки Пуркинье. Главные аfferентные клетки Пуркинье при возбуждении всегда тормозят собственные ядра мозжечка. Таким образом, любое возбуждение, пришедшее в кору мозжечка, превращается в целый ряд тормозных импульсов, имеющих значение для координации работы сегментарного аппарата.

Части мозжечка по развитию в филогенезе:

- Древний мозжечок: клочок, узелок, ядро шатра
- Старый: червь, шаровидное, пробковидное ядра
- Новый: полушария, зубчатое ядро

Слои коры мозжечка:

- Молекулярный (наружный)
- Ганглионарный (слой клеток Пуркинье).
- Зернистый (слой клеток зёрен)

Связи мозжечка:

Нижние ножки мозжечка:

- к РФ продолговатого мозга – мозжечково-ретикулярный путь
- к оливе продолговатого мозга – мозжечково-оливный
- от вестибулярных ядер - преддверно-мозжечковый путь
- от проприорецепторов – задний спинно-мозжечковый путь Флексига
- от ядер Голля и Бурдаха – бульбарно-мозжечковый
- от ядер ЧМН – ядерно-мозжечковый
- от оливы продолговатого мозга – оливо-мозжечковый

Средние ножки мозжечка:

- от собственных ядер моста – корково-мосто-мозжечковый путь (собственные ядра моста получают также коллатерали от пирамидного пути)

Верхние ножки мозжечка:

- к РФ среднего мозга – мозжечково-ретикулярный
- к красному ядру среднего мозга – мозжечково-зубчато-красноядерный путь
- к центральным ядрам таламуса – мозжечково-зубчато-таламический путь
- от проприорецепторов – передний спинно-мозжечковый путь Говерса

Связи коры мозжечка

1. Афферентные связи

- Моховидные волокна:

- 1) От вестибулярных ядер - вестибулоцеребеллярные тракты
- 2) От спинного мозга - спиноцеребеллярные тракты
- 3) От ретикулярной формации - ретикулоцеребеллярные тракты
- 4) От коры больших полушарий - кортикоцеребеллярные тракты

- Лиановидные волокна:

- 1) От нижней оливы - клетки Пуркинье (1 волокно-1 клетка)

2. Эфферентные связи - к подкорковым ядрам.

Связи ядер мозжечка

1. Афферентные связи всех ядер - от коры мозжечка:

- Зубчатые ядра: от латеральных зон коры мозжечка
- Промежуточные ядра (пробковое и шаровидное): от средней части

коры мозжечка

- Ядро шатра: от медиальной части коры (червь)

2. Эфферентные связи ядер:

- Зубчатые ядра: к моторным ядрам таламуса и затем к двигательной зоне коры больших полушарий

- Промежуточные ядра: к красным ядрам, часть – к таламусу

- Ядро шатра: к ретикулярной формации, вестибулярным ядрам, часть – к красному ядру

Функции мозжечка

1. Регуляция мышечного тонуса, позы и равновесия
2. Координация позы и выполняемого целенаправленного движения, синергии медленных и быстрых движений, в том числе и с участием коры больших полушарий
3. Программирование целенаправленных движений.
4. Инициация движения: активность нейронов мозжечка (зубчатого ядра) на 0,1-0,3 с предшествует началу движения
5. Влияние на вегетативные функции организма

Признаки поражения мозжечка

Нарушается координация статических, статокинетических рефлексов:

1. Атаксия – нарушение координации движения, расстройство силы, величины, скорости и направления движения (Дисметрия- недостаточность или избыточность движений.)
2. Адиахокинез – нарушение правильного чередования противоположных движений (например, пронации и супинации кисти).
3. Асинергия – невозможность одновременно включать в работу мышцы-синергисты, нарушение выполнения ими дружественных реакций.
4. Дистония – отсутствие тонуса одних мышц, с преобладанием тонуса другой группы мышц.
5. Астазия – мышцы теряют способность к слитному тетаническому сокращению. В результате голова, туловище и конечности постоянно дрожат и качаются, особенно при выполнении произвольных движений.
6. Интенционный тремор - дрожание, которое отсутствует при в покое и проявляется при движении.

7. Абазия – нарушение походки: походка "пьяного") - шаткая, с широко расставленными ногами и размашистыми движениями.
8. Астения - повышенная утомляемость, так как движения производятся не экономично, при участии большого количества мышц.
9. Нистагм - подергивание глазных яблок (горизонтальное, вертикальное, ротационное).
10. Дизартрия может принимать одну из двух форм: замедление или нечеткость речи (как при псевдобульбарном параличе) либо «скандированная речь» при которой слова фрагментированы на слоги, каждый из которых может произноситься с большей или меньшей силой, чем в норме.

ТЕМА 11. ФИЗИОЛОГИЯ ПРОМЕЖУТОЧНОГО МОЗГА, БАЗАЛЬНЫХ ГАНГЛИЕВ И ЛИМБИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Промежуточный мозг

Промежуточный мозг, диенцефалон, развивается из каудальной части переднего мозгового пузыря. Внутри него расположена полость третьего мозгового желудочка. В состав промежуточного мозга входят:

1. Зрительный мозг

- Таламус
- Эпиталамус (надталамическая область – эпифиз, поводки, спайка поводков, треугольники поводков)
- Метаталамус (заталамическая область – медиальные и латеральные коленчатые тела)

2. Гипоталамус (подталамическая область)

- Передняя гипоталамическая область (зрительная - зрительный перекрест, тракт)
- Промежуточная гипоталамическая область (серый бугор, воронка, гипофиз)
- Задняя гипоталамическая область (сосочковые тела)
- Собственно подталамическая область (заднее гипоталамическое ядро Люизи)

Таламус

Зрительный бугор состоит из серого вещества, разделенного прослойками белого вещества на отдельные ядра. Происходящие из них волокна образуют лучистый венец, связывающий таламус с другими отделами мозга. Таламус является коллектором всех афферентных (сенсорных) путей, идущих к коре головного мозга. Это ворота на пути к коре, через которые проходит вся информация от рецепторов.

Ядра таламуса

1. Специфические - переключение афферентной импульсации в строго локализованные зоны коры.

Релейные (переключательные)

- **Сенсорные** (вентральные задние, вентральное промежуточное ядро) переключение афферентной импульсации в сенсорные зоны коры. Наряду с этим происходит перекодирование и обработка информации.
- **Несенсорные** – переключение несенсорной информации в кору, поступающей в таламус из гипоталамуса, базальных ганглиев и некоторых моторных центров головного мозга. Таким образом, через эти ядра таламуса происходит передача в моторную кору сложных двигательных программ, образованных в мозжечке и базальных ганглиях.
- **Лимбические ядра** (передние ядра) – подкорковый центр обоняния. Передние ядра таламуса - лимбическая кора-гиппокамп-гипоталамус-мамиллярные тела гипоталамуса - передние ядра таламуса (круг ревербации Пейпеца - формирование эмоций).
- **Моторные ядра:** (вентральные) переключают импульсы от базальных ганглиев, зубчатого ядра мозжечка, красного ядра в моторную и премоторную зону КГМ (передача сложных двигательных программ, образованных в мозжечке и базальных ганглиях).

Ассоциативные

Ассоциативные (интегративная функция, получают информацию от других ядер таламуса, посылают импульсы в ассоциативные участки КГМ, существует обратная связь)

- ✓ **Ядра подушки** - импульсы от коленчатых тел и неспецифических ядер таламуса, в височно-теменно-затылочные зоны КГМ, участвующие в гностических, речевых и зрительных реакциях (интеграция слова со зрительным образом), восприятии схемы тела. Электростимуляция подушки ведёт к нарушению называния предметов, разрушение подушки – нарушение схемы тела, устраняет тяжёлые боли.

- ✓ **Медиодорсальное ядро** – от гипоталамуса, миндалины, гиппокампа, таламических ядер, центрального серого вещества ствола, к ассоциативной лобной и лимбической коре. Формирование эмоций и поведенческой двигательной активности, участие в механизмах памяти. Разрушение – устраняет страх, тревогу, напряжённость, страдание от боли, но снижается инициатива, безразличие, гипокинезия.
- ✓ **Латеральные ядра** – от коленчатых тел, вентрального ядра таламуса, к теменной коре (гнозис, праксис, схема тела.)

2. Неспецифические ядра – (интраламинарные ядра, ретикулярное ядро) передача сигналов во все участки КГМ, имеют множество входящих и выходящих волокон, являются аналогом РФ ствола. Неспецифические ядра выполняют интегрирующую роль между стволом мозга, мозжечком и базальными ганглиями, новой и лимбической корой, объединяя их в единый функциональный комплекс. Модулирующее влияние, обеспечивают тонкое регулирование поведения, «плавную настройку» ВНД.

Метаталамус

Медиальные коленчатые тела вместе с нижними бугорками четверохолмия среднего мозга образуют подкорковый центр слуха. Они играют роль коммуникационных центров для нервных импульсов, направляющихся в кору головного мозга. На нейронах ядра медиального коленчатого тела заканчиваются волокна латеральной петли. Латеральные коленчатые тела вместе с верхними бугорками четверохолмия и подушкой зрительного бугра являются подкорковыми центрами зрения. Они представляют собой коммуникационные центры, на которых заканчивается зрительный тракт, и в которых прерываются пути, проводящие нервные импульсы к зрительным центрам коры больших полушарий.

Эпиталамус

Эпифиз связывают с теменным органом некоторых высших рыб и пресмыкающихся. У круглоротых он сохранил до известной степени строение глаза, у бесхвостых земноводных находится в редуцированном виде под кожей головы. У млекопитающих и человека Эпифиз имеет железистое строение и является железой внутренней секреции (гормон – мелатонин).

Эпифиз (шишковидная железа) относится к железам внутренней секреции. Он вырабатывает серотонин, из которого затем образуется мелатонин. Последний является антагонистом меланоцитостимулирующего гормона гипофиза, а также половых гормонов. Деятельность эпифиза зависит от освещенности, т.е. проявляется циркадность ритма, а это регулирует репродуктивную функцию организма.

Гипоталамус

Гипоталамическая область содержит сорок две пары ядер, которые делятся на четыре группы: переднюю, промежуточную, заднюю и дорсолатеральную. Гипоталамус - это вентральная часть промежуточного мозга, анатомически состоит из преоптической области, области перекреста зрительных нервов, серого бугра и воронки, сосцевидных тел. Выделяют следующие группы ядер:

- *Передняя группа ядер* (спереди от серого ядра) – преоптические ядра, супрахиазматическое, супраоптическое, паравентрикулярное
- *Промежуточная (туберальная) группа* (в области серого бугра и воронки) – дорсомедиальное, вентромедиальное, аркуатное (инфундибулярное), дорсальное подбугорное, заднее ПВЯ и собственные ядра бугра и воронки. Первые две группы ядер являются нейросекреторными.
- *Задняя* – ядра сосочковых тел (подкорковый центр обоняния)
- *Субталамическое ядро Луиса* (интеграционная функция)

В гипоталамусе имеется самая мощная в мозге сеть капилляров и самый большой уровень локального кровотока (до 2900 капилляров на мм квадратный). Высока проницаемость капилляров, т.к. гипоталамус имеет клетки избирательно

чувствительные к изменениям параметров крови: изменениям pH, содержанию ионов калия, натрия, напряжению кислорода, углекислого газа.

Супраоптическое ядро имеет осморецепторы, вентромедиальное ядро имеет хеморецепторы, чувствительные к уровню глюкозы, имеются рецепторы к половым гормонам. Есть терморецепторы. Чувствительные нейроны гипоталамуса не адаптируются, и находятся в возбуждении до тех пор, пока та или иная константа в организме не нормализуется.

Эфферентные влияния гипоталамус осуществляет с помощью симпатической и парасимпатической нервных систем, и эндокринных желёз. Здесь расположены центры регуляции различных видов обменов: белкового, углеводного, жирового, минерального, водного, а также центры голода, жажды, насыщения, удовольствия. Гипоталамическую область относят к высшим подкорковым центрам вегетативной регуляции. Вместе с гипофизом она образует гипоталамо-гипофизарную систему, посредством которой в организме сопрягается нервное и гормональное регулирование. В гипоталамической области синтезируются эндорфины и энкефалины, входящие в состав естественной противоболевой системы и влияющие на психику человека.

Нервные пути к гипоталамусу идут от лимбической системы, КГМ, базальных ганглиев, РФ ствола. От гипоталамуса – в РФ, моторные и вегетативные центры ствола вегетативные центры спинного мозга, от мамиллярных тел к передним ядрам таламуса, далее в лимбическую систему, от СОЯ и ПВЯ к нейрогипофизу, от вентромедиального и инфундибулярного – к аденогипофизу, также имеются связи с лобной корой и полосатым телом. Гормоны СОЯ и ПВЯ: АДГ (вазопрессин), окситоцин. Гормоны медиобазального гипоталамуса: вентромедиального и инфундибулярного ядер: либерины (рилизинги) - кортиколиберин, тиролиберин, люлиберин, фоллилиберин, соматолиберин, пролактолиберин, меланолиберин; статины (ингибины) - соматостатин, пролактостатин и меланостатин

Функции

1. Поддержание гомеостаза
2. Интегративный центр вегетативных функций

3. Высший эндокринный центр
4. Регуляция теплового баланса (передние ядра - центр теплоотдачи, задние - центр теплообразования)
5. Регулятор цикла «сон-бодрствование» и других биоритмов
6. Роль в пищевом поведении (средняя группа ядер: латеральное ядро - центр голода и вентромедиальное ядро – центр насыщения)
7. Роль в половом, агрессивном-оборонительном поведении. Раздражение передних ядер стимулирует половое поведение, раздражение задних ядер угнетает половое развитие.
8. Центр регуляции различных видов обменов: белкового, углеводного, жирового, минерального, водного.
9. Является элементом антиноцицептивной системы (центр удовольствия)

Конечный мозг

Полушария:

1. Плащ
 - Кора головного мозга
 - Белое вещество
2. Базальные ганглии
3. Обонятельный мозг

Базальные ганглии

К базальным ганглиям относятся следующие анатомические образования: полосатое тело (стриатум), состоящее из хвостатого ядра и скорлупы; бледный шар (паллидум), подразделяющийся на внутренний и внешний отделы; черная субстанция и субталамическое ядро Льюиса.

Функции БГ:

1. Центры сложных безусловных рефлексов и инстинктов
2. Участие в формировании условных рефлексов
3. Координация тонуса мышц и произвольных движений. Контроль амплитуды, силы, направления движений

4. Координация сочетанных двигательных актов
5. Контроль за движением глаз, саккады
6. Программирование сложных целенаправленных движений
7. Центры торможения агрессивных реакций
8. Высшие психические функции (мотивации, прогнозирование, познавательная деятельность). Сложные формы восприятия внешней информации (например, осмысление текста)
9. Участие в механизмах сна

Афферентные связи базальных ганглиев

Большая часть афферентных сигналов, приходящих к базальным ганглиям поступает в полосатое тело. Эти сигналы исходят почти исключительно из трех источников:

- от всех областей коры больших полушарий;
- от внутримышечных ядер таламуса;
- от черной субстанции (по дофаминэргическому пути).

Эфферентные волокна от стриатума идут к бледному шару и черной субстанции. От последней начинается не только дофаминэргический путь к полосатому телу, но и пути, идущие к таламусу.

От внутреннего отдела бледного шара берет начало самый важный из всех эфферентных трактов базальных ганглиев, заканчивающийся в таламусе, а так же в крыше среднего мозга.

По средствам стволовых образований, с которыми связаны базальные ганглии, центробежные импульсы следуют к сегментарным двигательным аппаратам и мускулатуре по нисходящим проводникам:

- от красных ядер - по руброспинальному тракту;
- от ядра Даршкевича – по заднему продольному пучку к ядрам 3, 4,6 нервов и через его посредство к ядру вестибулярного нерва;
- от ядра вестибулярного нерва – по вестибулоспинальному тракту;
- от четверохолмия - по тектоспинальному тракту;

- от ретикулярной формации - по ретикулоспинальному тракту.

Таким образом, базальные ганглии играют, главным образом, роль промежуточного звена в цепи, связываемой двигательные области коры со всеми остальными ее областями.

В раннем филогенезе, когда кора головного мозга еще не была развита, стрио-паллидарная система являлась главным двигательным центром, определяющим поведение животного. Чувствительные импульсы, притекающие из зрительного бугра, перерабатывались здесь в двигательные, направляющиеся к сегментарному аппарату и мускулатуре. За счет стрио-паллидарных аппаратов осуществлялись диффузные движения тела достаточно сложного характера: передвижения, плавание и др. Одновременно с этим обеспечивалась поддержка общего мышечного тонуса, «готовность» сегментарного аппарата к действию, перераспределение мышечного тонуса при движениях. При дальнейшей эволюции нервной системы ведущая роль в движениях переходит к коре головного мозга с ее двигательным анализатором и пирамидной системой. Наконец, у человека возникают сложнейшие действия, носящие целенаправленный, произвольный характер с тонкой дифференцировкой отдельных движений. Тем не менее, стриопаллидарная система не утратила своего значения у человека. Она лишь переходит в соподчиненное, субординированное положение, обеспечивая «настройку» двигательных аппаратов, их «готовность к действию» и необходимый для быстрого осуществления движения мышечный тонус.

Становление функции базальных ганглиев в онтогенезе

Базальные ганглии развиваются интенсивнее, чем зрительные бугры. Бледное ядро миелинизируется раньше, чем полосатое тело и кора головного мозга. Установлено, что миелинизация в бледном шаре почти полностью заканчивается к 8 месяцам развития плода. В полосатом теле миелинизация начинается у плода, а заканчивается только к 2 месяцам жизни. Хвостатое тело в течение первых 2 лет жизни увеличивается в 2 раза, что связывают с развитием у ребенка автоматических двигательных актов.

Двигательная активность новорожденного в значительной мере связана с бледным ядром, импульсы от которого вызывают некоординированные движения головы, туловища и конечностей.

У новорожденного паллидум уже имеет связи со зрительным бугром, подбугровой областью и черной субстанцией. Связь паллидума со стриатумом развивается позже, часть стриопаллидарных волокон оказывается миелинизированной на первом месяце жизни, а другая часть - лишь к 6 месяцам и позже. Считают, что такие акты, как плач, в моторном отношении осуществляются за счет одного паллидума. С развитием полосатого тела связано появление мимических движений, а затем умение сидеть и стоять. Так как стриатум оказывают тормозное влияние на паллидум, то создается постепенное разделение движений. Для того чтобы сидеть, ребенок должен уметь вертикально держать голову и спину. Это появляется у него к двум месяцам. Сидеть начинает к 6-8 месяцам. В первые месяцы жизни у ребенка имеется отрицательная реакция опоры: при попытке поставить его на ножки он поднимает их и подтягивает к животу. Затем эта реакция становится положительной: при прикосновении к опоре ножки разгибаются. В 9 месяцев ребенок может стоять с помощью поддержки, в 10 месяцев он стоит свободно. С 4-5 месячного возраста довольно быстро развиваются произвольные движения, но они еще длительное время сопровождаются многообразными дополнительными движениями.

Появление произвольных (таких как схватывание) и выразительных движений (улыбка, смех) связывают с развитием стриатной системы и двигательных центров коры больших полушарий. Громко смеяться ребенок начинает с 8 месяцев. По мере роста и развития всех отделов головного мозга и коры больших полушарий движение ребенка становится менее обобщенными и более координированными. Только к концу дошкольного периода устанавливается определенное равновесие коркового и подкоркового двигательных механизмов.

Признаки поражения базальных ганглиев

Повреждение базальных ганглиев сопровождается самыми различными нарушениями движений. Из всех этих нарушений наиболее известен синдром Паркинсона.

Походка - осторожная, мелкими шажками, замедленная, напоминает старческую походку. Нарушена инициация движения: двинутся вперед удастся не сразу. Но в дальнейшем больной может сразу остановиться: его все еще продолжает тянуть вперед.

Мимика – крайне бедна, лицо принимает застывшее маскообразное выражение. Улыбка, гримаса плача при эмоциях с запозданием возникают и так же медленно исчезают.

Обычная поза - спина согнута, голова наклонена к груди, руки согнуты в локтевых, в лучезапястных, ноги – в коленных суставах (поза просителя).

Речь - тихая, монотонная, глухая, без достаточных модуляций и звучности.

Акинезия - (гипокинезия) – большие трудности в проявлении и двигательной инициации: затруднение при начале и завершения движения.

Ригидность мышц - постоянное увеличение мышечного тонуса, независимое от положения суставов и движений. Больной, приняв определенную позу, долгое время сохраняет ее, хотя бы она и была не удобной. «Застывает» в принятом положении - пластическая или восковая ригидность. При пассивных движениях мышцы расслабляются не постепенно, а прерывисто, как бы ступенчато.

Тремор покоя - дрожание, которое наблюдается в покое, выражено в дистальных отделах конечностей, иногда в нижней челюсти и отличается малой амплитудой, частотой и ритмичностью. Тремор исчезает во время целенаправленных движений и возобновляется после их окончания (отличие от мозжечкового тремора, появляющегося при движении и исчезающего в покое).

Синдром Паркинсона связан с разрушением пути (тормозного), идущего от черной субстанции к полосатому телу. В области полосатого тела из волокон

этого пути выделяется медиатор дофамин. Проявление паркинсонизма и, в частности, акинезия успешно лечатся введением предшественника дофамина - дофа. Наоборот, разрушение областей бледного шара и таламуса (вентролатерального ядра), при котором прерываются пути к двигательной коре, приводит к подавлению произвольных движений, но не снимает акинезии.

При поражении хвостатого ядра развивается атетоз - в дистальных отделах конечностей наблюдаются медленные, червеобразные, извивающиеся движения с некоторыми интервалами, во время которых конечность принимает неестественные положения. Атетоз может быть ограниченным и распространенным.

При поражении скорлупы развивается хорей - отличается от атетоза быстротой подергиваний и наблюдаются в проксимальных отделах конечностей и на лице. Характерна быстрая сменяемость локализации судорог, то подергиваются мимические мышцы, то мускулатура ноги, одновременно глазные мышцы и рука. В выраженных случаях больной становится похожим на паяца. Часто наблюдается гримасничанье, причмокивание, расстраивается речь. Движения становятся размашистыми, избыточными, походка танцующей.

Лимбическая система

К лимбической системе относятся структуры, расположенные на медиальной поверхности больших полушарий головного мозга. Это образование представляет собой систему взаимосвязанных ядер и путей. Термин «лимбическая система» был предложен П.Мак-Лином в 1952 году и отражает особенность её расположения в виде кольца на границе новой коры, отделяя её от ствола мозга.

ЛС – функциональное объединение различных структур конечного (обонятельный мозг), промежуточного (зрительные бугры и гипоталамус) и среднего мозга (верхние бугорки), обеспечивающее эмоционально-мотивационные компоненты поведения и интеграцию висцеральных функций организма. Структурно выделяют: 1. Древняя кора (парагиппокампальная извилина и

крючок). Сводчатая извилина: поясная, парагиппокампальная и крючок. 2. Старая кора (гиппокамп, зубчатая и поясная извилины). 3. Новая кора (орбитальная поверхность лобной доли).

Подкорковые ядра (передние ядра таламуса, гипоталамус: МТ, миндалины, ядра перегородки, крыша среднего мозга, свод) Афферентные связи: от РФ ствола через гипоталамус, от обонятельных рецепторов. Эфферентные связи: через МТ гипоталамуса на ниже лежащие вегетативные и соматические центры ствола и спинного мозга, к новой коре (ассоциативная) – регуляция психических функций.

Характерной чертой функционирования ЛС является наличие хорошо выраженных кольцевых нейронных связей, объединяющих её структуры. Это сложные двухсторонние связи между собственными структурами, корой больших полушарий, гипоталамусом, таламусом, мозговым стволом и другими образованиями нервной системы в виде замкнутых кругов, что обеспечивает длительное поддержание возбуждения и взаимодействие всех отделов этой системы. Два круга ревербации импульса:

- *Круг Пейпца (формирование эмоций, научения и памяти):* гиппокамп – через свод – МТ гипоталамуса – передние ядра таламуса – поясная извилина – парагиппокампальная извилина – гиппокамп.
- *Формирование агрессивно-оборонительных, пищевых и сексуальных реакций:* Миндалины – через терминальную полосу - МТ гипоталамуса - крыша среднего мозга – миндалины.

Лимбическая система отвечает за вегетативную регуляцию, формирование эмоций, выполнение сложных поведенческих актов, направленных на продолжение рода и сохранение индивида.

Функции лимбической системы:

1. Формирование эмоций
2. Организация вегетативно-соматических компонентов эмоций (через гипоталамус) – изменение ЧСС, моторики ЖКТ.
3. Участие в формировании кратковременной и долговременной памяти, обучения (круги Пейпца, роль миндалины однократном обучении, за счёт формирования

сильных отрицательных эмоций). Гиппокамп ответственен за консолидацию памяти.

4. Центр обонятельной сенсорной системы
5. Участие в формировании ориентировочно-исследовательской деятельности
6. Организация простейшей мотивационно-информационной коммуникации (речи)
7. Участие в механизмах сна

Эмоции – переживания, отражающие субъективное отношение человека к предметам внешнего мира и результатам собственной деятельности. Эмоции являются субъективным моментом мотиваций – состояний, запускающих и реализующих поведение, направленное на удовлетворение возникших потребностей. Эмоции сопровождаются периферическими (вегетативные и соматические) проявлениями.

Электрическая стимуляция миндалины у человека вызывает страх, гнев, ярость, удаление миндалин у обезьян снижало их агрессивность, повышало тревожность, неуверенность в себе, снижалась способность оценивать зрительную и слуховую информацию, нарушались зоосоциальные отношения в группе. Миндалины участвуют в процессе сравнения конкурирующих мотиваций – выделении доминирующей – выбор поведения. Поясная извилина выполняет интегрирующую роль в формировании эмоций. При поражении вентральной лобной коры развивается эмоциональная тупость. Страдают эмоции, связанные с творчеством, отношениями людей, растормаживаются эмоции, связанные с удовлетворением биологических потребностей.

ТЕМА 12. ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Вегетативная нервная система (ВНС) в основном обеспечивает иннервацию внутренних органов. Она построена из специфических и неспецифических афферентных путей, нервных центров, заложенных на различных этажах центральной нервной системы, преганглионарных эфферентных нервных волокон, ганглиев, расположенных вне центральной нервной системы и постганглионарных волокон, заканчивающихся в иннервируемых ими органах.

ВНС является частью единой нервной системы человека, осуществляет иннервацию сосудов, внутренних органов, сердца, ГМТ, желёз. ВНС регулирует трофику и обмен веществ, обеспечивает гомеостаз и приспособление внутренней среды к меняющимся условиям (механическая работа, приём пищи, недостаток воды, жара, холод), ведает ростом и размножением. Эта система имеет центральную часть (нервные центры) и периферическую (нервные волокна, сплетения).

Классификацию ВНС на 3 отдела предложил в 1903 году английский физиолог Ленгли:

1. Симпатический отдел
2. Парасимпатический отдел
3. Метасимпатический (Энтеральный)

Отличия вегетативной от соматической нервной системы

1. Не находится под контролем сознания
2. Возможность автономного функционирования (даже при полном нарушении связи с ЦНС)
3. Генерализованный характер распространения возбуждения в периферическом отделе ВНС (особенно в симпатическом отделе).
4. Наличие вегетативного ганглия в эфферентном отделе рефлекторной дуге. Таким образом, эфферентная часть ВНС представлена двумя нейронами: преганглионарный нейрон в пределах ЦНС (ствол мозга, спинной мозг),

постганглионарный нейрон в вегетативном ганглии. Т.е. тела последних нейронов вегетативных дуг вынесены за пределы ЦНС.

5. Низкая скорость проведения нервного импульса (преганглионарные волокна типа В, постганглионарные типа С)

6. Ткани-мишени для ВНС: ГМТ, ПП сердечная МТ, железистая ткань (для соматической - ПП скелетная МТ). Симпатические волокна способны влиять на гликогенолиз в печени и липолиз в жировых клетках (метаболический эффект)

Обычно внутренние органы имеют двойную иннервацию: симпатическую и парасимпатическую, однако мочевой пузырь и ресничная мышца получают в основном парасимпатическую, сосуды, потовые железы, волоковые мышцы кожи, селезёнка, матка, мозг, органы чувств, надпочечники – только симпатическую.

Высшие вегетативные центры

Структуры лимбической системы, базальные ганглии, КГМ, гипоталамус (обильное кровоснабжение, высокая проницаемость капилляров, наличие термо-, осмо-, хеморецепторов, передние ядра – зона парасимпатических ядер, задние - зона симпатических ядер), центральное серое вещество среднего мозга, ретикулярная формация (её нейроны формируют жизненно важные центры продолговатого мозга ССЦ, ДЦ).

Нервные центры (центральный отдел) симпатической нервной системы – промежуточно-латеральные ядра боковых рогов спинного мозга $S_{VIII-L_{II-III}}$

Нервные центры (центральный отдел) парасимпатической нервной системы – вегетативные ядра III пары (глазодвигательный нерв – Ядро Якубовича), VII (лицевой нерв – верхнее слюноотделительное), IX (языкоглоточный нерв – нижнее слюноотделительное), X (блуждающий нерв – заднее ядро), промежуточно-латеральные ядра спинного мозга $S_{II-S_{IV}}$.

На уровне рабочих отделов заложены эфферентные клетки, аксоны которых идут не сразу к рабочему органу, в отличие от соматических, а прерываются в периферическом вегетативном ганглии. Здесь они переключаются на последние нейроны, Волокна нейронов спинного мозга называются

преганглионарными. Преганглионарные волокна переключаются в вегетативном ганглии на следующий нейрон, аксон которого носит название постганглионарного.

Симпатический вегетативный ганглий

Ганглий покрыт сверху СТ капсулой и имеет следующие клетки:

1. Чувствительные нейроны
2. Эфферентные нейроны
3. Хромаффинные клетки, выделяющие катехоламины (регулируют

уровень возбудимости клеток узла.

Функции ганглия: проводниковая, замыкательная и рецепторная.

Нейроны вегетативного ганглия обладают теми же свойствами, что и нейроны центральной нервной системы.

Парасимпатический вегетативный ганглий

Ганглий покрыт сверху СТ капсулой и имеет следующие клетки:

1. Чувствительные - клетки Догеля 2-го типа, их рецепторы могут быть механо-, термо-, хемочувствительными.
2. Эффекторные нейроны – клетки Догеля 1-го типа, имеют много коротких дендритов и один аксон, уходящий за пределы ганглия.
3. Вставочные – клетки Догеля 3-го типа.
4. В ганглии имеются также хромаффинные клетки, выделяющие катехоламины, возможно, серотонин, АТФ, нейропептиды (регуляторная функция).

Физиология вегетативного ганглия

(переключение с преганглионарных волокон на постганглионарные)

1. *Низкая лабильность* нейронов вегетативных ганглиев (10-15 импульсов в секунду), у соматических 200 имп/сек.
2. *Длительная синаптическая задержка*, больше в 5 раз.

3. *Большая длительность ВПСП* (20-50 мс), длительность потенциала действия 1,5-3 мс из-за продолжительной следовой гиперполяризации нейронов ганглия.

4. Большую роль имеет пространственная и последовательная *суммация*. Медиатор: в вегетативных ганглиях – преганглионарные нейроны выделяют АХ.

5. На уровне ганглия хорошо развита конвергенция и дивергенция (мультипликация).

Симпатическая НС

Симпатические вегетативные ганглии (роасположены близко к ЦНС, далеко от органа-эффектора) в паравертебральных узлах: симпатическом стволе, превертебральных узлах: узлах сплетений (брюшное аортальное, верхнее и нижнее подчревное).

Преганглионарные волокна короткие, сильно ветвятся. Постганглионарные волокна длинные тонкие многократно ветвятся, образуют сплетения. Хорошо развита мультипликация.

Медиатор постганглионарных адренергических симпатических волокон – НА (90%), адреналин (7%), дофамин (3%). Медиатор стойкий, длительно проявляет свою активность. НА связывается с α и β -адренорецепторами органов-эффекторов.

Классификация основана на чувствительности их к препаратам: α -адренорецепторы блокируются фентоламином, β - пропранололом.

Адренорецепторы имеются не только на органах, иннервируемых симпатическими волокнами (сердце, жировая ткань, сосуды, мышца-дилататор зрачка, матка, пиломоторы, семявыносящий проток, кишечник) (α_1 и β_1), но и вне синапсов (на тромбоцитах, скелетные мышцы, эндокринные и экзокринные железы) (α_2 и β_2), а также на пресинаптической мембране.

Передача возбуждения осуществляется быстрее, чем по симпатическому отделу. Влияния краткосрочные.

1. Постоянное (тоническое)

2. Фазное (пусковое) – резкое изменение функции (зрачковый рефлекс)
3. Адаптационно-трофическое

Адаптационно-трофическое влияние симпатической нервной системы

Орбели-Гинецинского

Симпатическая нервная система оказывает влияние на обменные процессы, изменяя их скорость и интенсивность соответственно уровню функциональной активности ткани. Идею о трофическом влиянии сформулировал И.П. Павлов. В опыте на собаке обнаружил симпатическую веточку, идущую к сердцу, раздражение которой вызывало усиление сердечных сокращений, без изменения частоты. Усиление сокращений утомлённой мышцы связано с активацией обменных (трофических) процессов под влиянием НА. Он активирует специфические рецепторы мембраны мышечных волокон, запускает каскад химических реакции в цитоплазме, ускоряющих синтез макроэргов, повышает возбудимость периферических рецепторов. Предполагается наличие трофогенов в нервных окончаниях. К трофогенам относятся нуклеотиды, некоторые аминокислоты, простагландины, катехоламины, серотонин, АХ, сложные липиды, ганглиозиды.

Парасимпатическая НС

Парасимпатические вегетативные ганглии (находятся далеко от ЦНС) расположены внутри органов (интрамурально) или околоорганно (ресничный, крылонёбный, ушной, подъязычный, поднижнечелюстной узлы), в узлах сплетений.

Преганглионарные волокна длинные, слабо ветвятся. Постганглионарные волокна короткие мало ветвятся. Мультипликация развита слабо.

Медиатор постганглионарных парасимпатических волокон: АХ.

АХ на клетках-эффекторах связывается М-холинорецепторами. М-холинорецепторы возбуждаются мускарином, блокируются ядом кураре.

Ацетилхолин – нестойкий медиатор, основная часть разрушается ацетилхолинэстеразой до холина и ацетата, которые затем захватываются пресинаптической мембраной и используются для синтеза. Меньшая часть диффундирует в интерстиций и кровь.

1. Постоянное (тоническое) влияние
2. Фазное влияние (пусковое) – резкое изменение функции (торможение работы сердца, активация перистальтики, сужение зрачка)

Тонус вегетативных центров

Многие преганглионарные и ганглионарные нейроны обладают постоянной активностью, называемой тонусом. В покое частота электрических импульсов в вегетативных волокнах 0,1-5 имп/с. Тонус вегетативных нейронов подвержен суточным колебаниям: симпатотонус днём выше, ночью ниже, во время сна повышается тонус парасимпатических волокон. Симпатотонус обеспечивает постоянный тонус сосудов. Тоническое влияние блуждающего нерва (ваготонус) на сердце постоянно сдерживает ЧСС. Чем выше двигательная активность у человека, тем больше выражен парасимпатический тонус (уменьшение ЧСС у спортсменов). Причины вегетативного тонуса:

1. Спонтанная активность. Высокий уровень спонтанной активности характерен для нейронов РФ.
2. Поток афферентных импульсов от различных рефлексогенных зон.
3. Действие БАВ и метаболитов

Вегетативные рефлексы. Классификация

По уровню замыкания:

1. центральные (соматовегетативный рефлекс - имеет общую афферентную часть с соматическим рефлексом)
2. периферические, автономные (дуга рефлекса может замыкаться вне ЦНС в вегетативном ганглии интраорганно или экстраорганно, возможно существование аксон-рефлекса)

По расположению рецепторов:

1. *Интероцептивные* (механо-, хемо-, термо-, ноце-, полимодальные рецепторы)
 - а. Висцеро-висцеральные (каротидный синус, солнечное сплетение, перистальтика)
 - б. Висцеро-соматические (висцеро-кутанные зоны: области кожной гиперестезии и боли при заболеваниях внутренних органов - Захарьина-Геда, висцеро-моторные: симптомы мышечной защиты передней брюшной стенки при воспалении внутренних органов)
2. *Экстероцептивные* - кутано-висцеральные (Данини-Ашнера, воздействие на кожу ведёт к изменению сосудистого тонуса - дермографизм, массаж, банки, горчичники)
3. *Проприоцептивные* (физическая нагрузка ведёт к изменению работы сердца, дыхания, температуры, давления)

ТЕМА 13. ИНТЕГРАТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЦНС. УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ, ТОРМОЖЕНИЕ В КОРЕ. УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ ВЫСОКИХ ПОРЯДКОВ, ДИНАМИЧЕСКИЙ СТЕРЕОТИП

Высшая нервная деятельность (ВНД) – совокупность нейрофизиологических процессов, обеспечивающих сознание, подсознательное усвоение поступившей информации и индивидуальное приспособительное поведение организма в окружающей среде.

Психическая деятельность – это идеальная субъективно осознаваемая деятельность организма, осуществляемая с помощью нейрофизиологических процессов. Таким образом, психическая деятельность осуществляется с помощью ВНД. Психическая деятельность протекает только в период бодрствования и осознается, а ВНД – и в период сна как неосознаваемая переработка информации, и в период бодрствования как осознаваемая и подсознательная переработка.

Все рефлексы делятся на 2 группы – безусловные и условные.

Безусловными рефлексами называются врожденные рефлексы. Эти рефлексы носят видовой характер. Условные рефлексы являются приобретенными, индивидуальными. Важную роль в развитии представлений о ВНД сыграл И.М. Сеченов (1829-1905). Свои взгляды и результаты экспериментальных исследований он изложил в 1863 г. в знаменитой книге «Рефлексы головного мозга». Наблюдая за поведением и формированием сознания ребенка, ученый показал, как врожденные рефлексы с возрастом усложняются, вступают в разнообразные связи друг с другом и создают всю сложность человеческого поведения.

Основоположником учения о ВНД является знаменитый русский физиолог И.П. Павлов (1849-1936). Павлов открыл условные рефлексы и, используя их как объективный метод исследования психической деятельности (ВНД по И.П. Павлову), разработал основы учения о ВНД.

Высшая нервная деятельность, согласно И.П. Павлову, – это условно-рефлекторная деятельность ведущих отделов головного мозга, обеспечивающих адекватные и наиболее совершенные отношения целого организма к внешнему

миру, т.е. поведение. И.П. Павлов сформулировал основные законы ВНД на основе объективного метода изучения ВНД с помощью метода условных рефлексов. Он установил, что для образования условного рефлекса необходимо появление в ЦНС, в первую очередь в ее высших отделах, временной связи (замыкания) между нейронами, воспринимающими условное раздражение, и нейронами, входящими в дугу безусловного рефлекса.

Виды условных рефлексов

По отношению сигнального раздражителя к безусловному раздражителю все условные рефлексы делят на натуральные и искусственные (лабораторные).

I. Натуральные условные рефлексы формируются на сигналы, являющиеся естественными признаками подкрепляющего раздражителя. Например, запах, цвет мяса могут быть условными сигналами подкрепления мясом. Легко возникают условные рефлексы без специальной выработки на время. Так, прием пищи в одно и то же время ведет к выделению пищеварительных соков и других реакций организма (например, лейкоцитоз к моменту приема пищи).

II. Искусственными (лабораторными) называют условные рефлексы на такие сигнальные раздражители, которые в природе не имеют отношения к безусловному (подкрепляющему) раздражителю.

1. По сложности различают:

- а) простые условные рефлексы, вырабатываемые на одиночные раздражители (классические условные рефлексы И.П. Павлова);
- б) комплексные условные рефлексы, т.е. на несколько сигналов, действующих одновременно или последовательно;
- в) цепные рефлексы – на цепь раздражителей, каждый из которых вызывает свой условный рефлекс (динамический стереотип).

2. По выработке условного рефлекса на базе другого условного рефлекса различают условные рефлексы второго, третьего и других порядков. Рефлексы первого порядка – это условные рефлексы, выработанные на базе безусловных рефлексов (классические условные рефлексы). Рефлексы второго порядка вырабатываются на базе условных рефлексов первого порядка, при которых

безусловный стимул отсутствует. Рефлекс третьего порядка образуется на базе условного рефлекса второго порядка. Чем выше порядок условных рефлексов, тем труднее идет их выработка. У собак удается образовать условные рефлексы только до третьего порядка.

3. В зависимости от сигнальной системы различают условные рефлексы на сигналы первой и второй сигнальных систем, т.е. на слово. Последние вырабатываются только у человека: например, после образования условного зрачкового рефлекса на свет (сужение зрачка) произнесение слова «свет» также вызывает сужение зрачка у испытуемого.

Биологическое значение условных рефлексов состоит в их предупредительной роли, они имеют для организма приспособительное значение, готовя организм к будущей полезной поведенческой деятельности и помогая ему избежать вредных воздействий, адаптироваться к окружающей природной и социальной среде. Условные рефлексы формируются благодаря пластичности нервной системы.

Основные условия выработки условных рефлексов

1. Наличие двух раздражителей, один из которых безусловный (пища, болевой раздражитель и др.), вызывающий безусловно-рефлекторную реакцию, а другой – условный (сигнальный), сигнализирующий о предстоящем безусловном раздражении (свет, звук, вид пищи и т.д.);
2. Многократное сочетание условного и безусловного раздражителей;
3. Условный раздражитель должен предшествовать действию безусловного и в течение определенного времени сопровождать его;
4. По своей биологической целесообразности безусловный раздражитель должен быть сильнее условного;
5. Деятельное состояние центральной нервной системы.

Механизмы образования условных рефлексов

Физиологической основой для возникновения условных рефлексов служит образование функциональных временных связей в высших отделах ЦНС.

Временная связь – это совокупность нейрофизиологических, биохимических и ультраструктурных изменений в мозге, возникающих в процессе совместного действия условного и безусловного раздражителей. Согласно И.П. Павлову, временная связь образуется между корковым центром безусловного рефлекса и корковым центром анализатора, на рецепторы которого действует условный раздражитель, т.е. связь замыкается в коре большого мозга (Рис. 50).

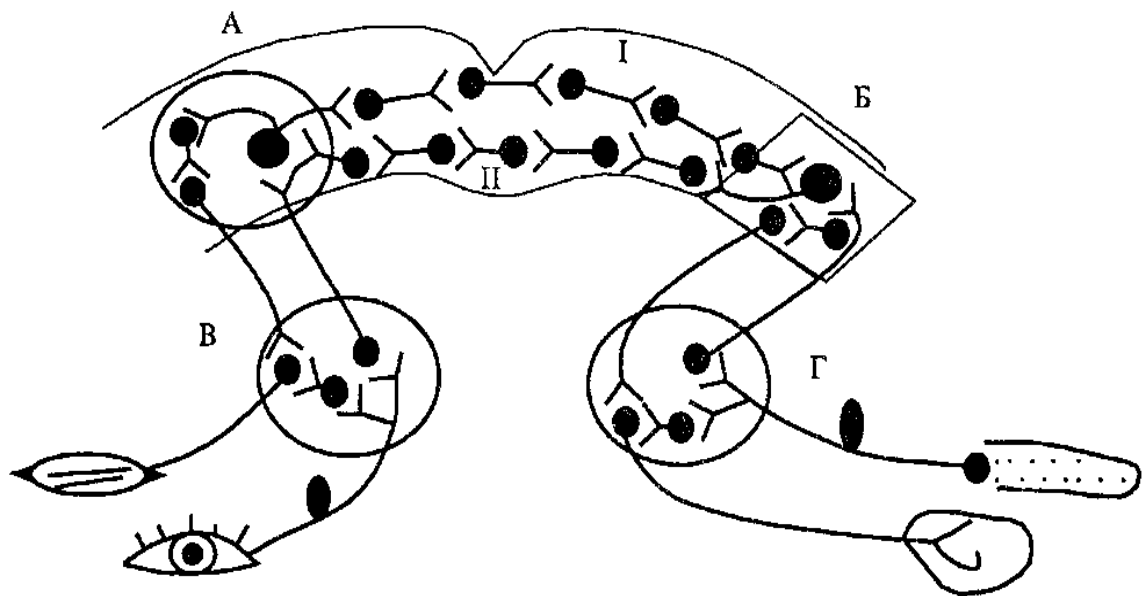


Рис. 50 Схема образования условного рефлекса с двусторонней связью: а – кортикальный центр мигательного рефлекса; б – кортикальный центр пищевого рефлекса; в, г – подкорковые центры мигательного и пищевого рефлексов соответственно; I – прямая временная связь; II – обратная временная связь.

В основе замыкания временной связи лежит *процесс доминантного взаимодействия* между возбужденными центрами. Импульсы, вызываемые условным сигналом с любого участка кожи и других органов чувств (глаз, ухо), поступают в кору большого мозга и обеспечивают там образование очага возбуждения. Если после условного раздражителя подается пищевое подкрепление (подкормка), то возникает более мощный второй очаг возбуждения в коре больших полушарий, к которому направляется ранее возникшее и

иррадиирующее по коре возбуждение. Неоднократное сочетание в опытах условного сигнала и безусловного раздражителя облегчает прохождение импульсов от коркового центра условного сигнала к корковому представительству безусловного рефлекса – синаптическое облегчение– доминанта.

Нужно отметить, что очаг возбуждения с безусловного раздражителя всегда сильнее, чем с условного, так как безусловный раздражитель всегда биологически более значим для животного. Этот очаг возбуждения является доминантным, следовательно, притягивает к себе возбуждение от очага условного раздражения.

Нужно отметить, что образовавшаяся временная связь носит двусторонний характер. В процессе выработки условного рефлекса образуется двусторонняя связь между двумя центрами – корковым концом анализатора, на рецепторы которого действует условный раздражитель, и центром безусловного рефлекса, на базе которого вырабатывается условный рефлекс. Это было показано в опытах, где были взяты два безусловных рефлекса: мигательный рефлекс, вызываемый струей воздуха у глаз, и безусловный пищевой. При их сочетании выработался условный рефлекс, причем если подавали воздушную струю, то возникал пищевой рефлекс, а при даче пищевого раздражителя отмечалось мигание.

Условные рефлексы второго, третьего и более высоких порядков

Если выработать прочный условный пищевой рефлекс, например, на свет, то такой рефлекс является условным рефлексом первого порядка. На его базе можно выработать условный рефлекс второго порядка, для этого дополнительно применяют новый, предшествующий сигнал, например звук, подкрепляя его условным раздражителем первого порядка (светом).

В результате нескольких сочетаний звука и света звуковой раздражитель также начинает вызывать слюноотделение. Таким образом, возникает новая, более сложная опосредованная временная связь. Следует подчеркнуть, что подкреплением для условного рефлекса второго порядка является именно условный раздражитель первого порядка, а не безусловный раздражитель (пища),

так как если и свет и звук подкреплять пищей, то возникнут два отдельных условных рефлекса первого порядка. При достаточно прочном условном рефлексе второго порядка можно выработать условный рефлекс третьего порядка.

Для этого используется новый раздражитель, например, прикосновение к коже. В этом случае прикосновение подкрепляется только условным раздражителем второго порядка (звуком), звук возбуждает зрительный центр, а последний - пищевой центр. Возникает еще более сложная временная связь. Рефлексы более высокого порядка (4, 5, 6 и т.д.) вырабатываются только у приматов и человека.

Торможение условных рефлексов

Имеются два вида торможения условных рефлексов, принципиально отличающихся друг от друга: врожденное и приобретенное, каждое из которых имеет собственные варианты (Рис. 51).

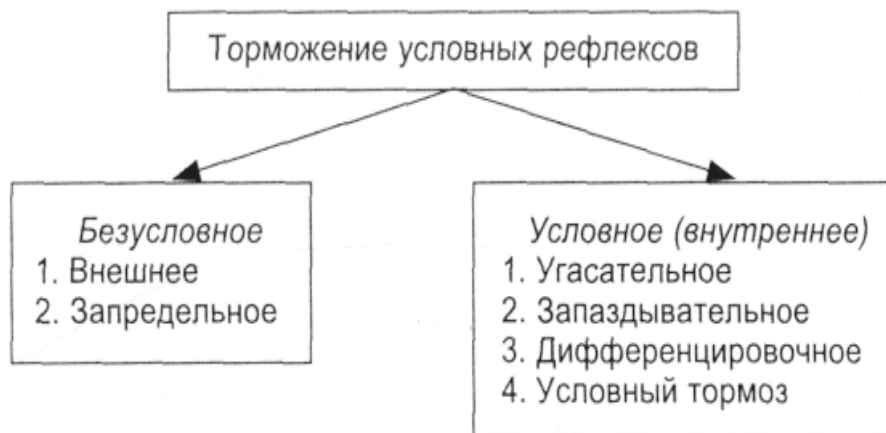


Рис. 51 Торможение условных рефлексов

Безусловное (врожденное) торможение условных рефлексов подразделяется на внешнее и запредельное торможение.

1. Внешнее торможение — проявляется в ослаблении или прекращении протекающего в данный момент условного рефлекса при действии какого-либо постороннего раздражителя. Например, включение звука, света во время текущего условного рефлекса вызывает появление реакции, ослабляющей или

прекращающей наличную условно-рефлекторную деятельность. Эту реакцию, возникшую на изменение внешней среды (рефлекс на новизну), И.П. Павлов называл рефлексом «что такое?». Он состоит в настораживании и подготовке организма к действию на случай внезапно возникающей необходимости (нападение, бегство и др.).

Примеры: рефлекторная задержка дыхания при резком запахе нашатырного спирта; замедление сердечной деятельности после бега; задержка дыхания при падении в воду.

Механизм внешнего торможения. Согласно теории И.П. Павлова, посторонний сигнал сопровождается появлением в коре большого мозга нового очага возбуждения, который оказывает угнетающее влияние на текущий условный рефлекс по механизму доминанты. Внешнее торможение является безусловно-рефлекторным. Поскольку в этих случаях возбуждение клеток ориентировочного рефлекса, возникающего от постороннего раздражителя, находится вне дуги наличного условного рефлекса, это торможение называли внешним. Внешнее торможение *способствует* экстренному приспособлению организма к меняющимся условиям внешней и внутренней среды и дает возможность при необходимости переключиться на другую деятельность в соответствии с ситуацией.

2. Запредельное торможение возникает в том случае, если сила или частота действия раздражителя лежит за пределами работоспособности клеток коры головного мозга. Например, если выработать условный рефлекс на свет лампочки и включить прожектор – условно-рефлекторная деятельность прекратится. Многие исследователи относят запредельное торможение по механизму к пессимальному. Поскольку появление указанного торможения не требует специальной выработки, оно, как и внешние торможения, является безусловно-рефлекторным и выполняет охранительную роль.

Пример: сонное состояние или невнимательность учеников при весьма громком и монотонном рассказе учителя на уроке. При однообразных (монотонных) длительных, хотя и слабых раздражениях происходит процесс

суммации раздражений, который выходит за предел работоспособности нервных клеток.

Условное (приобретенное, внутреннее) торможение условных рефлексов – это активный нервный процесс, который требует своей выработки, как и сам рефлекс. Поэтому его и называют условно-рефлекторным торможением: оно является приобретенным, индивидуальным. Согласно теории И.П. Павлова, оно локализовано в пределах («внутри») нервного центра данного условного рефлекса. Различают следующие виды условного торможения: угасательное, запаздывательное, дифференцировочное и условный тормоз.

1. Угасательное торможение возникает при повторном применении условного сигнала и неподкреплении его. При этом вначале условный рефлекс ослабевает, а затем полностью исчезает, через некоторое время он может восстановиться. Скорость угасания зависит от интенсивности условного сигнала и биологической значимости подкрепления: чем они значительнее, тем труднее совершается угасание условного рефлекса. Этот процесс связан с забыванием полученной ранее информации, если она длительно не повторяется. Угасший условный рефлекс быстро восстанавливается при его подкреплении.

Пример: забывание иностранного языка при отсутствии практики.

2. Запаздывательное торможение возникает при отставлении подкрепления на 1-2 мин относительно начала действия условного раздражителя. Постепенно проявление условной реакции уменьшается и затем прекращается совсем. Этому торможению также присуще явление растормаживания.

Пример: в природе проявление запаздывательного торможения чрезвычайно свойственны хищникам, охотящимся из засады (кошачьи); у человека – переход в состояние общей заторможенности и сна. Проявления отсутствия у человека запаздывающего торможения: поведение ученика младших классов в случае, когда он хорошо знает ответ на поставленный перед классом вопрос, а учитель его не замечает. Ученик назойливо протягивает руку вверх, подпрыгивает на парте от нетерпения, он не может сдерживать свои порывы, он должен немедленно, во что бы то ни стало достичь цели поведенческой реакции.

3. Дифференцировочное торможение вырабатывается при дополнительном включении раздражителя, близкого к условному, и неподкреплении его. Например, если у собаки тон 500 Гц подкреплять пищей, а тон 1000 Гц не подкреплять и их чередовать в течение каждого опыта, то через некоторое время животное начинает различать оба сигнала. Это значит, что: на тон 500 Гц будет возникать условный рефлекс в виде движения к кормушке, поедания корма, слюноотделения, а на тон 1000 Гц животное будет отворачиваться от кормушки с пищей, слюноотделения не будет. Чем меньше различия между сигналами, тем труднее идет выработка дифференцировочного торможения. Условное дифференцировочное торможение при действии посторонних сигналов средней силы ослабевает и сопровождается явлением растормаживания, т.е. это такой же активный процесс, как и при других видах условного торможения.

Пример дифференцировочного торможения: человек слушает собеседника в комнате, где, помимо них находятся другие разговаривающие люди, работает телевизор. Но если в момент разговора по телевизору передают важное для данного человека сообщение, то его внимание может переключиться на более важный раздражитель (телевизор).

4. Условный тормоз возникает при добавлении к условному сигналу другого раздражителя и неподкреплении этой комбинации. Так, если выработать условный слюноотделительный рефлекс на свет, затем к условному сигналу «свет» подключить дополнительный раздражитель, например «звонок», и не подкреплять эту комбинацию, то на нее постепенно условный рефлекс угасает. Сигнал «свет» необходимо продолжать подкреплять пищей. После этого присоединение сигнала «звонок» к любому условному рефлексу ослабляет его, т.е. «звонок» стал условным тормозом для любого условного рефлекса. Этот вид торможения также растормаживается, если подключить другой раздражитель.

Пример: если человек привык к расположению лампы на письменном столе, которой регулярно пользовался, то в случае ее замены, он еще какое-то время будет рефлекторно пытаться включить лампу там, где она раньше была. Человек

отвыкает это делать, потому что положительный сигнал перестанет поступать – свет перестанет включаться как результат его действия.

Значение всех видов условного (внутреннего) торможения условных рефлексов заключается в устранении ненужной в данное время деятельности – тонком приспособлении организма к окружающей среде.

Динамический стереотип

Отдельные условные рефлексы в определенной ситуации могут связываться между собой в комплексы. Если осуществлять ряд условных рефлексов в строго определенном порядке с примерно одинаковыми временными интервалами и весь этот комплекс сочетаний многократно повторять, то в мозге сформируется единая система, имеющая специфическую последовательность рефлекторных реакций, т.е. ранее разрозненные рефлексы связываются в единый комплекс.

Таким образом, в коре больших полушарий при длительном использовании одной и той же последовательности условных сигналов (внешний стереотип) создается определенная система связей (внутренний стереотип). Возникает динамический стереотип, который выражается в том, что на систему различных условных сигналов, действующих всегда один за другим через определенное время, вырабатывается постоянная и прочная система ответных реакций. В дальнейшем, если применять только первый раздражитель, то в ответ будут развиваться все остальные реакции. Динамический стереотип – характерная особенность психической деятельности человека.

Воспроизведение стереотипа носит, как правило, автоматический характер. Динамический стереотип мешает созданию нового (легче человека научить, чем переучить). Устранение стереотипа и создание нового нередко сопровождаются значительным нервным напряжением (стрессом). В жизни человека стереотип играет значительную роль: профессиональные навыки связаны с образованием определенного стереотипа, последовательность гимнастических элементов, заучивание стихов, игра на музыкальных инструментах, отработка определенной последовательности движений в балете, танцах и т.д. – все это примеры

динамических стереотипов, и их роль очевидна. Возникают относительно устойчивые формы поведения в обществе, во взаимоотношениях с другими людьми, в оценке текущих событий и реагирования на них. Такие стереотипы имеют большое значение в жизни человека, так как позволяют выполнять многие виды деятельности с меньшим напряжением нервной системы. Биологический смысл динамических стереотипов сводится к тому, чтобы освободить корковые центры от решения стандартных задач, для того чтобы обеспечить выполнение более сложных.

**ТЕМА 14. СИГНАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ДЕЙСТВИТЕЛЬНОСТИ.
ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ. ТЕМПЕРАМЕНТЫ.
ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ МОЗГА. ПАМЯТЬ. РЕЧЬ.
СОЗНАНИЕ.**

Первая сигнальная система – условные рефлексы любого порядка. Она является общей у человека и животных. И.П. Павлов писал «Большими полушариями собаки постоянно производится как анализирование, так и синтезирование падающих на них раздражений, что можно и должно назвать элементарным конкретным мышлением». Условные раздражители сигнализируют о тех изменениях, которые происходят в окружающей среде, при этом создаются конкретные представления о ситуации и предметах.

У человека в процессе эволюции появляется лишняя дополнительная сигнальная система. И.П. Павлов писал «Слово или речь составляют вторую сигнальную систему действительности, будучи сигналами первых сигналов или сигналами сигналов. Речь допускает отвлечение от конкретной действительности, что и создаёт специальное человеческое (абстрактное) мышление». Формирование II сигнальной системы осуществляется в первые годы жизни и в общении людей между собой.

Различают три собственно человеческих типа высшей нервной деятельности:

Художественный – преобладает первая сигнальная система действительности. Для людей этого типа свойственно образное восприятие окружающего мира, оперирование в процессе мышления чувственными образами. К их числу относятся большей частью художники и музыканты.

Мыслительный – преобладает вторая сигнальная система действительности. Эти люди с выраженной способностью к абстрактному мышлению. Их отличает способность к логическому построению, отвлеченному мышлению. Это ученые, философы.

Смешанный (гармоничный, или средний, или промежуточный) – характеризуется уравновешенностью, равной степенью развития как I, так и II

сигнальных систем. К этому типу принадлежит основная масса людей. Им свойственно как конкретное, так и абстрактное мышление.

Тип высшей нервной деятельности – это совокупность врожденных и приобретенных качеств нервной системы, которые определяют характер взаимодействия организма с окружающей средой и находят свое отражение во всех функциях организма. Согласно И.П. Павлову критериями типологических свойств нервной системы являются СИЛА процессов возбуждения и торможения, их УРАВНОВЕШЕННОСТЬ и ПОДВИЖНОСТЬ. Различные комбинации трех основных свойств нервной системы позволили выделить четыре резко очерченных типа, отличающихся по адаптивным способностям и устойчивости к неблагоприятным факторам.

1. Сильный, уравновешенный подвижный (*сангвиник*);
2. Сильный, подвижный, неуравновешенный (*холерик*);
3. Сильный, уравновешенный, инертный (*флегматик*);
4. Слабый. Подвижность и уравновешенность варьируют (*меланхолик*).

Под силой нервных процессов понимают работоспособность корковых клеток, которая определяется длительностью нервного напряжения, выражающегося в процессах возбуждения и торможения. Под уравновешенностью нервных процессов понимают соотношение процессов возбуждения и торможения по их силе. Подвижность нервных процессов – это способность нервных клеток в различных условиях существования быстро переходить из состояния возбуждения в торможение или наоборот.

Типы ВНД животных, описанные и научно обоснованные И.П. Павловым, оказались очень близки по свойствам к «темпераментам», описанным Гиппократом.

Древнегреческий врач, основатель медицины Гиппократ (460-377 до н. э.) объяснял неодинаковое течение одной и той же болезни у разных людей за счет различного состояния «соков тела» в организме человека: крови, слизи, желчи, черной желчи. Согласно учению Гиппократа, различают четыре темперамента:

сангвинический (от лат. *sanguis* – кровь), холерический (от лат. *chole* – желчь), флегматический (от лат. *phlegma* – слизь, мокрота) и меланхолический (от греч. *melanos* + *chole* – черная желчь).

Существует большое количество различных классификаций типов личности. Одну из самых первых и популярных типологий личности разработал исследователь типов личности психолог Ганс Юрген Айзенк (1916-1997).

Айзенк использовал для сбора данных о людях самые разнообразные методы: самонаблюдение, экспертные оценки, анализ биографических сведений, физические и физиологические параметры, психологические тесты. В 1952 году он предложил два основных полярных диапазонных измерений личности: интроверсия – экстраверсия и невротизм – стабильность.

ЭКСТРАВЕРСИЯ – ИНТРОВЕРСИЯ:

Характеризуя типичного экстраверта, автор отмечает его общительность и обращенность индивида вовне, широкий круг знакомств, необходимость в контактах. Он действует под влиянием момента, импульсивен, вспыльчив, беззаботен, оптимистичен, добродушен, весел. Предпочитает движение и действие, имеет тенденцию к агрессивности. Чувства и эмоции не имеют строгого контроля, склонен к рискованным поступкам. На него не всегда можно положиться.

Типичный интроверт – это спокойный, застенчивый, интроективный человек, склонный к самоанализу. Сдержан и отдален от всех, кроме близких друзей. Планирует и обдумывает свои действия заранее, не доверяет внезапным побуждениям серьезно относится к принятию решений, любит во всем порядок. Контролирует свои чувства, его нелегко вывести из себя. Обладает пессимистичностью, высоко ценит нравственные нормы.

НЕЙРОТИЗМ:

Характеризует эмоциональную устойчивость или неустойчивость (эмоциональная стабильность или нестабильность). Нейротизм связан с показателями лабильности нервной системы. Эмоциональная устойчивость – черта, выражающая сохранение организованного поведения, ситуативной целенаправленности в обычных и стрессовых ситуациях. Характеризуется

зрелостью, отличной адаптацией, отсутствием большой напряженности, беспокойства, а также склонностью к лидерству, общительности. Нейротизм выражается в чрезвычайной нервности, неустойчивости, плохой адаптации, склонности к быстрой смене настроений (лабильности), чувстве виновности и беспокойства, озабоченности, депрессивных реакциях, рассеянности внимания, неустойчивости в стрессовых ситуациях. Нейротизму соответствует эмоциональность, импульсивность; неровность в контактах с людьми, изменчивость интересов, неуверенность в себе, выраженная чувствительность, впечатлительность, склонность к раздражительности.

ПСИХОТИЗМ:

Этот признак измерения личности говорит о склонности к асоциальному поведению, вычурности, неадекватности эмоциональных реакций, высокой конфликтности, неконтактности, эгоцентричности, эгоистичности, равнодушию.

Согласно Айзенку, высокие показатели по экстраверсии и нейротизму соответствуют психиатрическому диагнозу истерии, а высокие показатели по интроверсии и нейротизму – состоянию тревоги или реактивной депрессии. Нейротизм и психотизм в случае выраженности этих показателей понимаются в качестве «предрасположенности» к соответствующим видам патологии.

Основываясь на данных из физиологии высшей нервной деятельности, Айзенк высказывал гипотезу о том, что сильный и слабый типы, по Павлову, очень близки к экстравертированному и интровертированному типам личности. Природа интро- и экстраверсии усматривается во врожденных свойствах центральной нервной системы, которые обеспечивают уравновешенность процессов возбуждения и торможения. Таким образом, используя данные обследования по шкалам экстра-, интроверсии и нейротизма, можно вывести показатели темперамента личности по классификации Павлова, который описал четыре классических типа: сангвиник (по основным свойствам центральной нервной системы характеризуется как сильный, уравновешенный, подвижный), холерик (сильный, неуравновешенный, подвижный),

флегматик (сильный, уравновешенный, инертный), меланхолик (слабый, неуравновешенный, инертный) (Рис. 52).

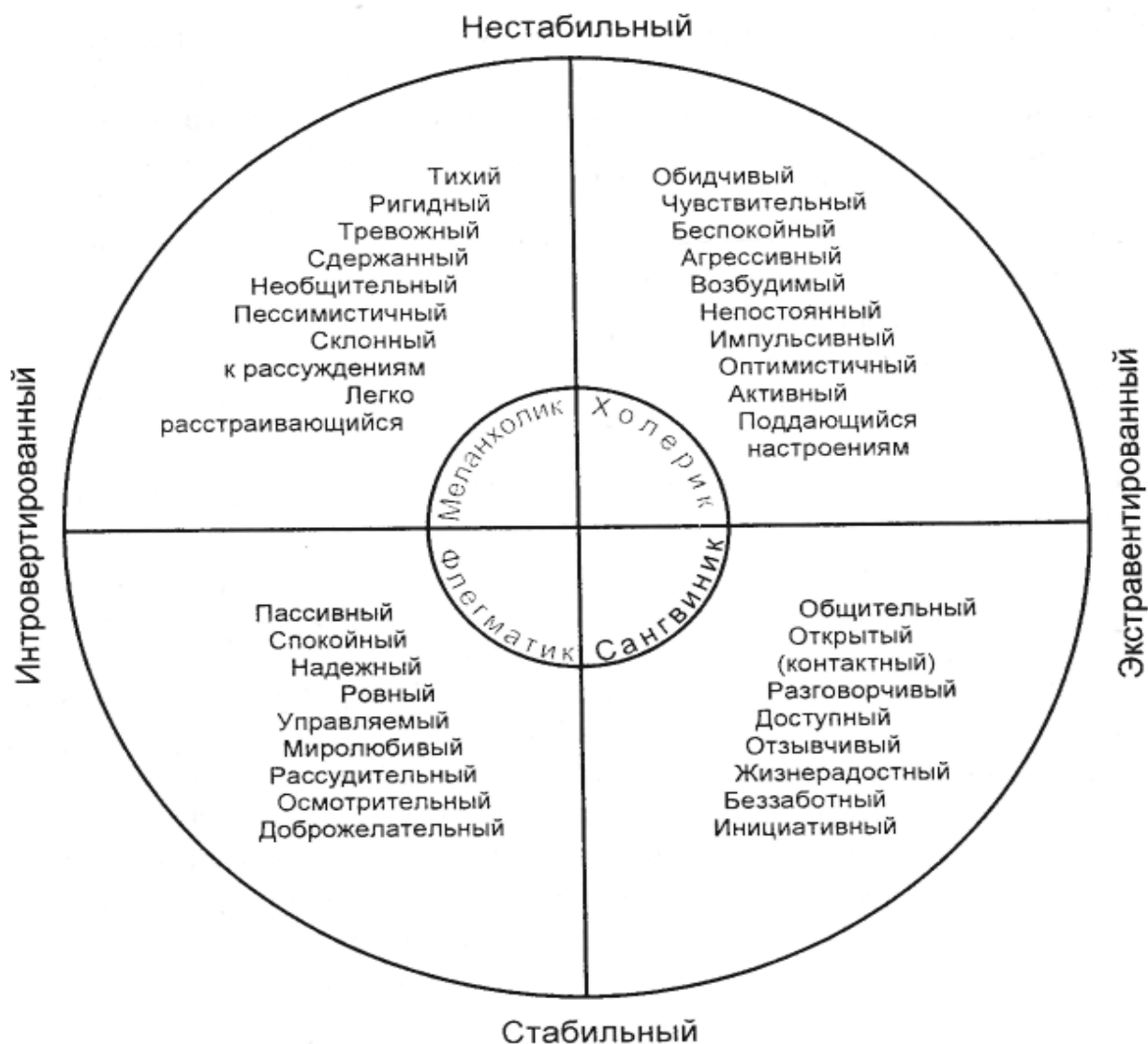


Рис. 52 Классические типы темперамента личности

Существуют методики для оценки черт характера, которые могут иметь скрытую форму в виде тенденции или иметь явные проявления, — акцентуации. Теоретической основой опросников является концепция «акцентуированных личностей» К. Леонгарда (1904-1988), который считал, что присущие личности черты могут быть разделены на основные и дополнительные. Основные черты составляют стержень, ядро личности. В случае яркой выраженности (акцента) основные черты становятся акцентуациями характера. Соответственно личности, у которых основные черты ярко выражены, названы Леонгардом «акцентуированными».

Психологи выделяют несколько психотипов человека: эмотивный, шизоидный, истероидный, эпилептоидный, паранойяльный, тревожно-мнительный, гипертим и депрессивный. Каждому характерны те или иные черты.

Гипертимы экстраверты. Их гормональная система всегда «заточена» на сильные эмоции. Им трудно заниматься однотипной деятельностью, так как в силу своего характера они активны, тем более в работе. Главный «конёк» – общительность, дипломатичность. Быстро раздражаются, с трудом контролируют эмоции.

Шизоиды склонны к рефлексии. Они живут, постоянно обрабатывая огромное количество информации. Их трудно назвать активистами по жизни, зато внутри у них бушуют страсти. Особенность шизоидов – ориентация на Склонны к конфликтам. Эмоциональны и легко возбудимы. По любому поводу выходят из себя. Стремятся получать много внимания от людей, даже от тех, кто им не интересен. Уделяют много внимания своему внешнему виду.

Люди с тревожно-мнительным психотипом очень эмоциональны. Им трудно контролировать поток сильных чувств. Они в большей мере подвержены стрессу и панике. Часто находятся в состоянии тревожности, даже если для этого нет причин. Такая личность – раб собственных чувств и убеждений. Крайне тяжело меняет мнение о чем-либо. Консерватор по натуре. Однако, такие люди очень преданные и честные. Несправедливость их сильно огорчает. Любят доводить начатое до конца.

Для эпилептоидов характерно постоянное стремление к контролю и власти. Они ощущают себя комфортно только в тех ситуациях, в которых исход зависит от них самих. Критически относятся к инакомыслию. Обладают невероятной харизмой, поэтому всегда занимают позицию ведущего. Ярко выраженные лидеры. Эпилептоиды всегда стремятся доказывать окружающим людям и себе самим своё превосходство над другими. Они ответственные, справедливые и сильные духом люди, на которых можно положиться.

Для людей с эмотивным психотипом характерна повышенная возбудимость. Они постоянно переживают сильные эмоции, которые с трудом

контролируют. Легко возбуждаются. Подвержены резкой смене настроения. Часто испытывают жалость к людям и животным, отчего ими легко манипулировать. Человека с таким психотипом легко обнаружить в толпе. Он скромный, застенчивый, не любит выделяться. Его излюбленный защитный механизм – неловкая улыбка.

Для параноиков характерно активное стремление побеждать. Они прикладывают огромное количество усилий для достижения цели, даже если это бессмысленно. Сдаваться – это не про них. Самый отчаянный и целеустремлённый психотип. Люди с таким типом личности обладают огромным запасом энергии. Их мозг «заточен» на решение разного рода сложных задач. Они проницательны и умны. Умеют принимать верное решение даже в запутанных ситуациях. Их главное отличие – одержимость делом. Если параноик в чём-то заинтересован – он точно добьётся желаемого результата.

Термин «акцентуированные личности» занял место между психопатией и нормой. Акцентуированные личности не следует рассматривать в качестве патологических, но в случае воздействия неблагоприятных факторов акцентуации могут приобретать патологический характер, разрушая структуру личности.

ФИЗИОЛОГИЯ ПАМЯТИ

ПАМЯТЬ – это совокупность взаимосвязанных нервных процессов, протекающих в коре головного мозга, направленных на сохранение прошлого опыта в целях использования его в дальнейшей деятельности (способность приобретать, сохранять и воспроизводить в сознании информацию о ранее воздействовавшем событии).

Память тесно связана с обучением. Обучение – способность приобретать опыт и формировать поведенческие акты, основываясь на этом опыте. Память и обучение являются основой для адаптации поведения к окружающей среде. Процесс памяти включает 4 стадии: восприятие, запечатление и запоминание информации; сохранение информации; воспроизведение необходимой информации; забывание. Память в зависимости от типа сохраняемой информации

подразделяется на не декларативную (рефлексивную или безотчетную) и декларативную (объяснимую, узнаваемую).

Декларативная память бывает:

1. Мгновенная или иконическая память (кратковременный сенсорный отпечаток) – не зависит от нашей воли;
2. Кратковременная продолжается от нескольких секунд до нескольких минут. Это непосредственная или прямая память. Не требует существенных затрат энергии;
3. Промежуточная долговременная память – от нескольких минут до нескольких недель;
4. Долговременная память; её разновидностью является память пожизненная. Запоминание и извлечение информации из долговременной памяти относительно трудная задача.

Различают виды долговременной памяти:

1. Двигательная память – способность запоминать и воспроизводить систему двигательных актов;
2. Образная память – воспринимать и воспроизводить образы:
 - а) Зрительная
 - б) Слуховая
 - в) Осязательная
 - г) Обонятельная
 - д) Вкусовая
3. Эмоциональная – запечатление пережитых чувств и событий;
4. Вербальная память – словесно-логическая (*семантическая*), лежащая в основе интеллекта.

КОНСОЛИДАЦИЯ ПАМЯТИ подразумевает переход кратковременной памяти в долговременную и представляет закрепление полученных знаний. Кратковременная память не требует консолидации. Минимальный срок для консолидации 5-10 мин. Для прочной консолидации требуется приблизительно один час. После этого срока различные воздействия не стирают информацию из

коры головного мозга. Для прочной консолидации необходимо повторение информации

Закон Павлова-Лешли или закон действия массы: чем большая часть коры головного мозга разрушена, тем хуже сохраняется память о приобретенных различных навыках. В коре головного мозга не существует центров памяти. За хранение и воспроизведение информации ответственна вся кора. Кора головного мозга является органом долговременной памяти.

В сохранении информации принимают участие и другие отделы мозга. Так гиппокамп переводит кратковременную память в долговременную. Эти процессы осуществляются совместно с миндалиной. Такую же функцию несут прилегающие к гиппокампу части медиальной височной коры. Таламус прямо и опосредованно связан с гиппокампом. Через гиппокамп таламус способствует консолидации долговременной памяти в коре. При повреждении дорсомедиального ядра таламуса исчезает возможность запоминания нового словесного материала. Удаление разных зон мозжечка может ликвидировать не только следы обучения, но и блокировать образование новых двигательных условных рефлексов. Разрушение глубинных мозжечковых ядер устраняет следы памяти об обучении движениям. Лимбическая система придаёт памяти эмоциональную окраску. Человек помнит не только те или иные события, но и те переживания, которые их сопровождали. Лобные доли являются одними из важнейших нервных структур, ответственных за кратковременную и долговременную память

МЕХАНИЗМЫ ПАМЯТИ. Минимальная память связана с синаптической передачей и обусловлена выбросом медиатора. Она сохраняется до тех пор, пока медиатор действует. Эта форма памяти может быть нарушена введением ингибиторов медиатора. Минимальная память может быть объяснена движением импульса возбуждения по системе замкнутых нейронов.

Общие биохимические механизмы кратковременной и долговременной памяти заключаются в том, что в синапсах освобождаются долгоживущие пептиды (комедиаторы), синтезируются специфические для нервной системы белки и пептиды активируются специфические протеазы, изменяющие структуру белка в

синапсах. В синапсах интенсивно протекают процессы фосфорилирования и дефосфорилирования белков ионных каналов, благодаря чему процесс возбуждения сохраняется длительное время. Различие же в том, что кратковременную память блокируют ферменты АТФ-азы, гипоксия, углекислый газ, вещества, влияющие на состояние рецепторов, синапсов и их взаимодействия с медиаторами. Формированию долговременной памяти препятствуют ингибиторы синтеза белка и РНК (пуромицин, циклооксигексимид и другие). При долговременной памяти синтезируются новые белки и нуклеиновые кислоты с новой структурой.

Для возникновения долговременной памяти необходим относительно сильный стимул. При этом возбуждаются и высвобождаются самые различные гормоны и *нейромедиаторы*, которые через системы вторичных посредников (цАМФ, протеинкиназа А и др.) действуют на ядро, запуская гены (главный из них C-fos), ответственные за память, благодаря чему в цитоплазме синапса запускается синтез новых белков. Затем белок из цитоплазмы поступает в ядро и там вступает во взаимодействие с *рецепторными участками ДНК*, содержащимися в десятках тысяч генов. И в каждой нервной клетке этот набор в зависимости от её состояния будет различным, что и определяет бесконечность памяти.

Механизмы пожизненной памяти:

1. Необходимы устойчивые системы для постоянного обновления специфических белков;

2. Ген, ответственный за синтез белка, может быть заблокирован *репрессором*. В результате воздействий репрессор отдалается и ген начинает синтезировать белок. После прекращения воздействия ген вновь блокируется репрессором. Но если вновь синтезированный белок свяжет репрессор, то синтез вновь образуемого белка не прекращается;

3. Могут образоваться антитела к репрессору, и тогда синтез вновь образуемого белка, хранящего информацию, будет пожизненным.

ЗАБЫВАНИЕ. Забывается то, в чём нет постоянной необходимости и потребности. Из сознания в подсознание вытесняются травмирующие нас события.

Это *защитный механизм*. Чем больше времени проходит с момента получения информации, тем она легче забывается. Пожилые люди легко воспроизводят старые события, но не помнят, что произошло недавно. Это закон РИБО(закономерность, сформулированная в конце XIX в. Т. Рибо) или закон обратного хода памяти (ретроградная память), согласно которой разрушения памяти при прогрессирующей амнезии, например, в случаях заболеваний или в пожилом возрасте, имеют определенную последовательность. Сначала становятся недоступными воспоминания о недавних событиях, затем начинает нарушаться умственная деятельность субъекта; утрачиваются чувствования и привычки; наконец, распадается инстинктивная память. В случаях восстановления памяти те же этапы происходят в обратном порядке.

ФИЗИОЛОГИЯ РЕЧИ

РЕЧЬ – это основная форма сознания людей, которая представляет собой исторически сложившийся способ общения людей с помощью звуковых и зрительных знаков, т.е. посредством языка. Это психофизиологическая функция человека, обеспечивающая возможность общения посредством звуков, знаков и символов.

Человек отличается от животного наличием речи, т.е. способности выражать свое внутреннее состояние с помощью слова или совокупности слов. Слово, обладающее смыслом, является абстракцией конкретного раздражителя, его символом, заменителем. И на этот заменитель можно вырабатывать бесконечное количество условных рефлексов.

У каждого участника речевого общения механизм речи обязательно включает три основных звена: восприятие речи, ее продуцирование и центральное звено, именуемое «внутренней речью». Таким образом, речь является многозвенным психофизиологическим процессом. Этот процесс основан на работе различных анализаторов (слухового, зрительного, тактильного и двигательного), с помощью которых происходит опознание и порождение речевых сигналов. Выполнение различных актов речевой деятельности связано с определенными

структурами высших отделов мозга человека. Эти структуры, названные *центрами речи*, были выявлены в клинических наблюдениях и обозначены по имени описавших их исследователей. Так, *двигательный центр речи Брока*, поражение которого вызывает расстройство движений, осуществляющих устную речь, находится у основания нижней фронтальной извилины. *Слуховой центр речи Вернике*, при повреждении которого теряется способность понимать смысл услышанных слов, занимает заднюю треть верхней височной извилины левого полушария. *Оптический центр речи*, патология которого лишает человека возможности узнавать написанное, расположен в ангулярной извилине. *Моторный центр письменной речи* расположен в зоне третьей лобной извилины, рядом с моторным центром мышц кисти правой руки.

Различают два основных вида речи: внешнюю и внутреннюю речь. Внешняя речь бывает устной и письменной. Устная речь является средством непосредственного прямого общения, а письменная речь позволяет накапливать знания и является средством опосредованного общения во времени и в пространстве. Внутренняя речь (речь для себя, молчаливое обдумывание) не предназначена для сообщения.

Выделяют три функции речи: коммуникативную, регулирующую и программирующую.

Функциональная асимметрия полушарий головного мозга. После открытия в левом полушарии моторного центра (Брока) и сенсорного центра речи (центр Вернике) это полушарие стали рассматривать доминирующим в отношении речевой функции и мышления. Под влиянием наблюдений за больными людьми с перерезкой спаек (комиссур) переднего мозга («расщепленный мозг») стала очевидна функциональная асимметрия полушарий головного мозга: левое полушарие специализируется на вербально-символических функциях, правое – пространственно-синтетических.

Расположение центров речи: более чем у 95% праворуких центр речи расположен в левом полушарии. У леворуких в 70% центр речи находится в левом полушарии, у 15% – в правом, и ещё у 15% – и в левом, и в правом. Если человек в

раннем детстве перенёс травму левой лобной доли, то у 70% леворуких и 20% праворуких за речь было ответственно правое полушарие.

В правом полушарии у большинства людей имеется зачаточный центр речи, не способный программировать речь и строить фразы.

ФУНКЦИИ ЛЕВОГО ПОЛУШАРИЯ: речь, положительные эмоции, интеллект, сознание, абстрактное мышление, логика, анализ, оперативная память, быстрое осознание информации, долговременная память, письмо (кроме иероглифов), установление сходства, оптимизм (эйфория), чувство веса, рок-музыка, ритм – **ЗАКОНОДАТЕЛЬ**.

ФУНКЦИИ ПРАВОГО ПОЛУШАРИЯ: интонация, сдерживание речи, отрицательные эмоции, чувствительность, подсознание, конкретное мышление, сопереживание, синтез, образное восприятие, медленное осознание информации, кратковременная память, рисунок, иероглифы, ноты, восприятие формы, цвета, насыщенности, установление различия, пессимизм (депрессия, агрессия), чувство температуры, классическая музыка – **ИСПОЛНИТЕЛЬ**.

СОЗНАНИЕ. МЫШЛЕНИЕ.

Все основные психические процессы (ощущение, восприятие, мышление, речь) неразрывно связаны с сознанием. До настоящего времени нет общепринятого определения сознания, одного из самых загадочных проявлений деятельности мозга.

А.М. Иваницкий, один из ведущих специалистов в области психофизиологии сознания, отмечает, что термином «сознание» обозначают два понятия, которые различны по смыслу.

1. Сознание – это бодрствование с возможностью контакта с внешним миром и адекватной реакцией на происходящие события, т.е. то, что утрачивается во время сна и нарушается при некоторых болезнях. В этом же значении слово «сознание» иногда применяется и к животным;

2. Сознание – это высшее проявление психики, связанное с абстракцией, отделением себя от окружающей среды и с социальными контактами с другими

людьми. В этом значении термин «сознание» применяется обычно только к человеку.

В наиболее общем смысле под сознанием понимают вербализацию ощущений, восприятий, понимание речи и способность говорить. Сознание характерно только для бодрствующего состояния.

Выделяют две функции сознания: чувство «Я» (самооценка, самосознание) и функцию коммуникации (осознание события, принятие суждения о событии).

У сознания имеется социальный аспект, который заключается в том, что сознание выступает в качестве способности к такой переработке знания, которая обеспечивает направленную передачу информации от одного лица к другому в виде абстрактных символов речи (языка) как главного средства межличностной коммуникации. Возникновение речи и связанного с ней человеческого сознания принципиально изменяет возможности человека. Кодирование мира внутренних переживаний абстрактными символами делает доступным этот мир с его мыслями и чувствами для других людей, создавая единое духовное пространство, открытое для общения и накопления знаний.

Мышление – это процесс отражения существенных свойств и явлений объективного мира, их связей и отношений, направленный на активное познание человеком окружающей среды и решение возникающих перед ними задач.

В основе мышления лежит процесс образования элементарных или сложных ассоциаций. Выделяют образное (элементарное, конкретно-образное) и абстрактное мышление.

Образное (элементарное, конкретно-образное) мышление – это свойственная животным форма отражения внешнего мира, представляющая собой мышление в действии и проявляющаяся в целесообразном адекватном поведении, направленном на удовлетворение потребностей. Физиологическую основу элементарного, конкретного мышления составляет первая сигнальная система.

Абстрактное мышление – это отвлеченно-понятийное мышление, свойственное только человеку. Оно развивается в связи со становлением речи и связанной с этим функцией отвлечения и обобщения. Центральным для

абстрактного мышления является функциональное употребление слова или знака в качестве средства для расчленения и выделения признаков, их абстрагирования и нового синтеза, в результате чего образуется понятие и на его основе – обобщение.

СОН – периодическое функциональное состояние человека и животных со специфическими проявлениями в вегетативной и моторной сферах. Характеризуется значительной обездвиженностью и отключенностью от сенсорных воздействий внешнего мира. Во время сна у человека наблюдается угнетение осознаваемой психической деятельности. У человека периоды сна и бодрствования приурочены к суточной смене дня и ночи.

Нормальный человек всегда находится в одной из двух состояний – либо он бодрствует, либо спит. В среднем, у взрослого здорового человека после 16-17 часов бодрствования наступает сон, а спустя 7-8 часов – бодрствование. Только так, тратя 1/3 часть жизни на сон, человек может жить долго, сохраняя до глубокой старости умственную и физическую работоспособность.

Можно выделить:

1. Естественный, в том числе ежесуточный (монофазный или полифазный) и сезонный;
2. Патологический (инсомнии, гиперсомнии и парасомнии);
3. Искусственный (медикаментозный сон, наркоз, электронаркоз, гипноз).

Ночной сон обычно состоит из 4-6 циклов. Каждый цикл длится примерно 60-100 мин. Он начинается фазой медленного сна, которая спустя 50-70 мин. сменяется на 10-20 мин. фазой быстрого сна, после чего вновь наступает фаза медленного сна и т.д. В отличие от многих животных, человек не просыпается после каждого цикла сна. Продолжительность медленного сна составляет 75-80%, а быстрого – 15-25% от общей продолжительности ночного сна. У взрослого человека на долю медленного сна приходится 6,5 часов, а на фазу быстрого сна – 1,5 часа. У новорожденного – на долю быстрого сна приходится 50-80% от общей длительности сна.

Потребность во сне относится к важнейшим витальным потребностям организма и зависит от возраста. Так, общая продолжительность сна

новорожденных составляет 18-20 часов в сутки. По мере роста время, необходимое для сна, укорачивается. В возрасте от 6 месяцев до 1 года – около 16 ч, а от 12 до 16 лет – 9 ч. По мере взросления изменяется соотношение фаз внутри цикла сна – сокращается быстрый сон и относительно возрастает медленный сон – к 14 годам цикл сна достигает 90 мин.

Взрослые спят в среднем 7-8 ч в сутки. Некоторые люди постоянно спят на 1-2 часа меньше. Искусственное лишение сна называется *депривация*.

Все люди каждую ночь во время быстрого сна и частично во время медленного сна видят сновидения – не менее 4-6 раз. Субъективно длительность сновидений соответствует объективной длительности периода быстрого сна. Таким образом, суммарное время сновидений составляет 60-100 мин. за ночь. Однако эти сновидения начинают достаточно быстро забываться, несмотря на продолжение длительного эпизода быстрого сна. Некоторые люди утверждают, что они вообще не видят сны. На самом деле они не всегда могут их вспомнить после пробуждения. Это зависит от момента пробуждения, интенсивности и эмоциональной насыщенности сновидений, их необычности, а также от индивидуальных особенностей процессов памяти. В ряде случаев быстрое забывание содержания сновидений является механизмом психологической защиты.

Цветные сновидения чаще видят люди с художественным типом ВНД, черно-белые – люди с мыслительным типом ВНД. Независимо от типа ВНД, цветные сновидения чаще испытывают люди, спящие на правом боку.

В сновидениях могут присутствовать реальные и необычные, фантастические картины. И.М. Сеченов назвал сновидения «небывальными комбинациями бывалых впечатлений».

ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИСХОДНОГО УРОВНЯ ЗНАНИЙ

Выберите один правильный ответ:

1. К ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ ЧЕЛОВЕКА ОТНОСЯТСЯ

- 1). Нервные узлы (ганглии);
- 2). Головной и спинной мозг;
- 3). Нервные окончания;
- 4). Нервные стволы.

2. ПЕРВАЯ ФАЗА СПИНАЛЬНОГО ШОКА ХАРАКТЕРИЗУЕТСЯ

- 1). Арефлексией, анестезией, сохранением движений;
- 2). Гиперрефлексией, анестезией, сохранением движений;
- 3). Атонией, обездвиженностью, анестезией;
- 4). Гипертонусом мышц, сохранением чувствительности, обездвиженностью.

3. СТАТИЧЕСКИЕ РЕФЛЕКСЫ ОПРЕДЕЛЯЮТ

- 1). Положение неподвижного тела в пространстве;
- 2). Стабильное кровенаполнение органов брюшной полости;
- 3). Положение тела в пространстве при его пассивном движении;
- 4). Гипертонус мышц-разгибателей.

4. ПРИ ДЕЦЕРЕБРАЦИОННОЙ РИГИДНОСТИ ПОЯВЛЯЕТСЯ

- 1). Гипертонус мелких мышечных групп;
- 2). Гипертонус мышц-сгибателей;
- 3). Атония мышц-сгибателей;
- 4). Гипертонус мышц-разгибателей.

5. СЕГМЕНТАРНЫЕ ЦЕНТРЫ СИМПАТИЧЕСКОГО ОТДЕЛА ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ НАХОДЯТСЯ

- 1). В тораколюмбальном отделе спинного мозга;
- 2). В сократительном отделе спинного мозга;
- 3). В краниальном отделе спинного мозга;
- 4). В сакральном отделе спинного мозга.

6. АДАПТАЦИОННО-ТРОФИЧЕСКОЕ ВЛИЯНИЕ СИМПАТИЧЕСКОЙ НЕВРНОЙ СИСТЕМЫ ОРБЕЛИ-ГИНЕЦИНСКОГО ЗАКЛЮЧАЕТСЯ В

- 1). Приспособлении обменных процессов к уровню функциональной активности;
- 2). Совокупности взаимосвязанных нервных процессов, направленных на сохранение прошлого опыта в целях использования его в дальнейшей деятельности;
- 3). Длительной специфической активности того или иного образования, не сопровождающейся ее снижением;
- 4). Облегчении проведения нервного импульса.

7. И.П. ПАВЛОВ ПОЛАГАЛ, ЧТО НИЗШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

- 1). Поддерживает постоянство внутренней среды организма;
- 2). Осуществляет рефлекторную регуляцию и гармонию частей организма;
- 3). Поддерживает постоянство внешней среды организма;
- 4). Осуществляет рефлекторную регуляцию жизненно важных функций организма.

8. УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ ВЫРАБАТЫВАЮТСЯ НА УРОВНЕ

- 1). Кору;
- 2). Подкорки;
- 3). Кору и подкорки;
- 4). Ассоциативных нейронов.

9. У ЛИЦ С ПРЕОБЛАДАНИЕМ ОБРАЗНОГО ТИПА МЫШЛЕНИЯ ДОМИНИРУЕТ

- 1). Ретикулярная формация среднего мозга;
- 2). Левое полушарие;
- 3). Гипоталамус и обонятельный мозг;
- 4). Правое полушарие.

10. УКАЖИТЕ ПРАВИЛЬНОЕ ОПИСАНИЕ, ХАРАКТЕРНОЕ ДЛЯ ТИПА ТЕМПЕРАМЕНТА “САНГВИНИК”

- 1). Сильный, уравновешенный, подвижный;
- 2). Сильный, неуравновешенный, подвижный;
- 3). Сильный, уравновешенный, инертный;
- 4). Слабый, подвижность и уравновешенность варьируют.

ЭТАЛОНЫ ОТВЕТОВ К ТЕСТОВЫМ ЗАДАНИЯМ

1. 2
2. 3
3. 1
4. 4
5. 1
6. 1
7. 4
8. 3
9. 4
10. 1

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная литература

1. Ноздрачев, А. Д. Нормальная физиология: учебник Ноздрачев А.Д., Маслюков П.М. - Москва: ГЭОТАР – Медиа, 2021 г. 1088 с. - ISBN 978-5-9704-4593-8.
2. Гайворонский И. В. Клиническая анатомия черепа: учебное пособие / Гайворонский И.В., Ничипорук Г.И. - Санкт-Петербург: ЭЛБИ, 2018 г.
3. Крылова Н. В. Анатомия органов чувств (глаз, ухо) в схемах и рисунках: учебное пособие / Крылова Н.В., Наумец Л.В.- Москва: Издательство МИА, 2019 г

Дополнительная литература

1. Нормальная физиология человека: учебник для высш. учеб. зав. / Под ред. Б.И. Ткаченко. – М.: Медицина, 2005. – 927 с.
2. Нормальная физиология: учебник для мед. вузов / Н.А. Агаджанян. – М.: МИА, 2007. – 515 с.
3. Современный курс классической физиологии (избранные лекции): курс лекций / Под ред. Ю.В. Наточина, В.А. Ткачука. – М.: ГЭОТАР – Медиа, 2007. – 382 с.
4. Физиология человека: в 3-х томах. Пер. с англ./ Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – 3 изд. – М.: Мир, 2005. – 323 с., ил.
5. Наглядная физиология: учебное пособие / Уард Джереми. – М.: ГЭОТАР – Медиа, 2010. – 136 с.
6. Атлас по физиологии. В двух томах: атлас / А.Г. Камкин. – М.: ГЭОТАР – Медиа, 2010. – 408 с.
7. Нормальная физиология: учебник / Под ред. К.В. Судакова. – М.: ГЭОТАР – Медиа, 2012. 880 с.
8. <http://www.medstudy.narod.ru/anatomp.html>
9. <http://www.booksmed.com/fiziologiya/>
10. <http://meduniver.com/Medical/Book/44.html>

11.<http://www.webmedinfo.ru/library/fiziologiya-library>