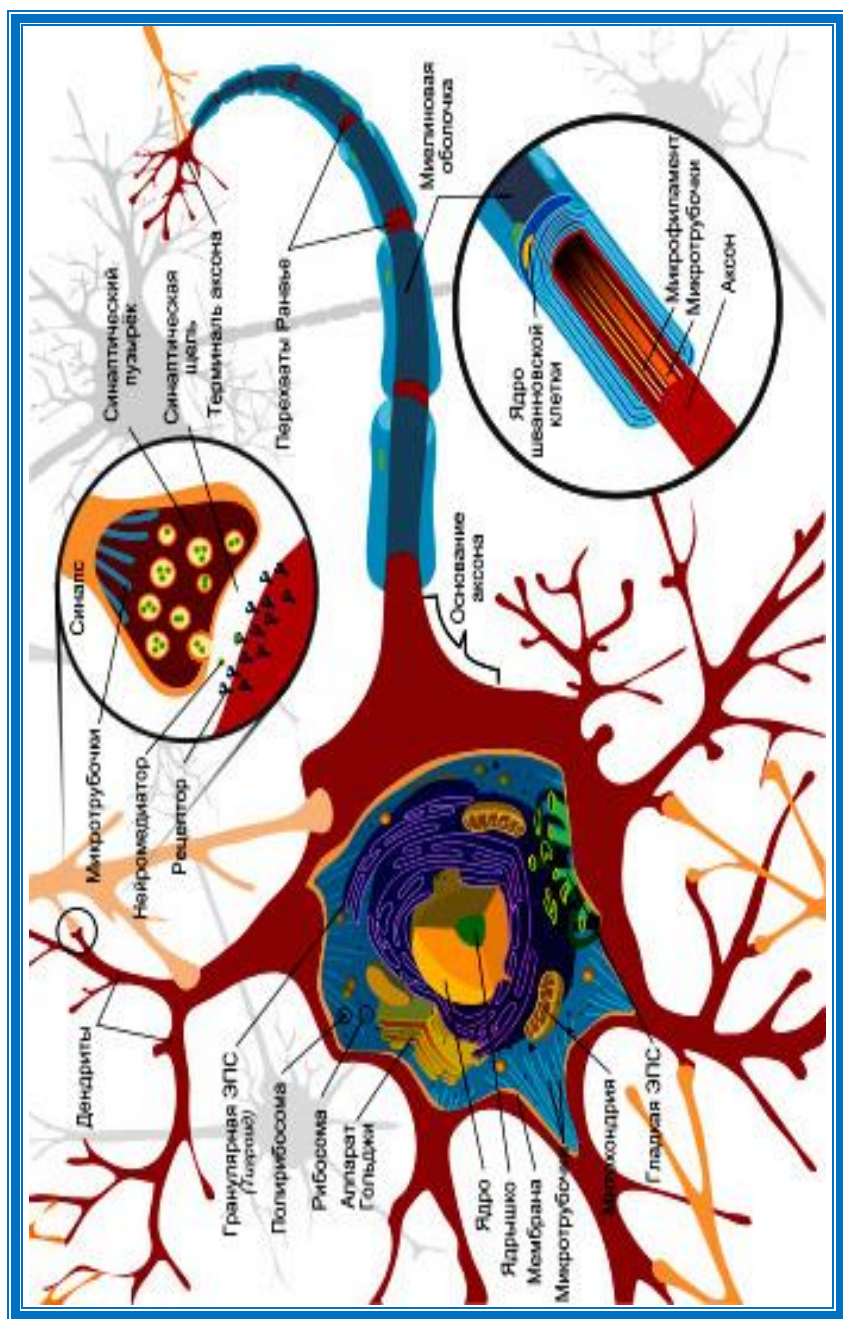


БОЯРЧУК Е. Д.



АНАТОМИЯ И
ЭВОЛЮЦИЯ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ



**Министерство образования и науки Украины
Государственное учреждение
«Луганский национальный университет
имени Тараса Шевченко»**

**Кафедра анатомии, физиологии человека
и животных**

Е. Д. Боярчук

АНАТОМИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

*Учебник для студентов
высших учебных заведений*

**Луганск
ГУ «ЛНУ имени Тараса Шевченко»
2014**

УДК 611.8(016)
ББК 28.706.99р3
Б86

Рецензенты:

- Чернобровкин В. Н.** – доктор психологических наук, профессор, зав. кафедры психологии ГУ «ЛНУ имени Тараса Шевченко».
- Виноградов А.А.** – доктор медицинских наук, профессор, зав. кафедры анатомии, физиологии человека и животных ГУ «ЛНУ имени Тараса Шевченко».
- Спрынь А. Б.** – кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии человека и иммунологии Херсонского государственного университета

Боярчук Е. Д.

Б86 **Анатомия и эволюция нервной системы:**
учеб. для студ. высш. уч. зав. / Е. Д. Боярчук; Гос. учреж. «Луган. нац. ун-т имени Тараса Шевченко» – Луганск: Изд-во ГУ «ЛНУ имени Тараса Шевченко», 2014. – 407 с.

В данном учебнике рассматриваются вопросы анатомии центральной нервной системы, эволюции и онтогенеза нервной системы. Материал учебника направлен на формирование у студентов прочной материальной базы для понимания сложного строения нервной системы, которая понадобится при изучении психических проявлений деятельности мозга. Учебник адресует студентам высших учебных заведений, которые изучают дисциплины биологического направления или которые специализируются в области психологии.

*Рекомендовано к печати Учебно-методическим советом
Луганского национального университета
имени Тараса Шевченко
(протокол № 10 от 4 июня 2014 года)*

УДК 611.8(016)
ББК 28.706.99р3

©Боярчук Е. Д., 2014
©ГУ «ЛНУ имени Тараса Шевченко», 2014

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	6
КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК.....	15
История развития нейробиологии в Украине.....	44
<i>ЛИТЕРАТУРА.....</i>	77

Модуль А

РАЗДЕЛ 1. АНАТОМИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.....	79
Общие представления о ЦНС.....	79
Нейроглия.....	82
Нейрон.....	90
Нервное волокно.....	94
Синапс.....	99
Рефлекторная дуга.....	101
Спинальный мозг.....	103
Головной мозг.....	114
Продолговатый мозг.....	116
Ретикулярная формация.....	122
Задний мозг.....	124
Четвертый желудочек.....	135
Средний мозг.....	137
Промежуточный мозг.....	141
Конечный мозг.....	151
Лимбическая система.....	177
Органы чувств.....	189
Орган зрения.....	190
Орган слуха.....	211

Орган равновесия.....	222
Орган вкуса.....	224
Орган обоняния.....	226
Кожа.....	228
Проприоцепция и интероцепция.....	242
Автономная нервная система.....	248
Симпатическая нервная система.....	254
Парасимпатическая нервная система.....	259
Метасимпатическая нервная система.....	263
Периферическая нервная система.....	278
<i>ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ.....</i>	285
<i>ЛИТЕРАТУРА.....</i>	287

РАЗДЕЛ 2. ОНТОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.....	290
Пренатальный период онтогенеза нервной системы.....	291
Постнатальный период онтогенеза нервной системы.....	296
Рост и развитие спинного мозга.....	297
Рост и развитие продолговатого мозга и моста.....	306
Рост и развитие мозжечка.....	311
Рост и развитие среднего мозга.....	313
Рост и развитие промежуточного мозга и базальных ядер.....	318
Развитие больших полушарий головного мозга.....	322
<i>ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ.....</i>	328
<i>ЛИТЕРАТУРА</i>	329

РАЗДЕЛ 3. ЭВОЛЮЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.....	331
Общий филогенез нервной системы.....	332
Филогенез нервной системы у Беспозвоночных.....	341
Филогенез нервной системы у Позвоночных.....	355
<i>ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ.....</i>	<i>373</i>
<i>ЛИТЕРАТУРА</i>	<i>374</i>
ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ.....	376
ВОПРОСЫ К МОДУЛЮ.....	381
ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ.....	384
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ.....	393
ОТВЕТЫ К ТЕСТОВЫМ ЗАДАНИЯМ.....	406

ПРЕДИСЛОВИЕ

Педагогический опыт показывает, что главным условием совершенствования образования в таких областях, как биология, педагогика, психология и физическое воспитание является как можно более раннее профилирование процесса обучения. Потому что в системе подготовки специалистов с высшим образованием в этих областях знание анатомии нервной системы занимает важное место. Это вполне понятно, так как изучение строения и функций нервной системы человека, и в первую очередь головного мозга, является неременным условием не только для понимания процессов жизнедеятельности человека, но и для формирования адекватных способов воздействия на его организм, применяемых и в педагогической практике, и в целях психологической коррекции.

Анатомия нервной системы является одним из разделов анатомии человека, в котором рассматриваются строение и развитие головного и спинного мозга, а также периферической нервной системы, включающей нервы, нервные узлы (ганглии), нервные сплетения и автономную нервную систему.

В анатомии нервной системы находит отражение важный принцип единства строения организма и его функций. Наряду с физиологией, антропологией, генетикой и другими медико-биологическими и психолого-педагогическими дисциплинами она закладывает фундаментальные знания о закономерностях жизнедеятельности организма человека, определяющих характер и особенности его поведения.

Таким образом, нейроанатомия как наука и как учебная дисциплина содержит огромный фактический материал. Все это послужило основанием для написания специального небольшого по объему учебника по анатомии и эволюции нервной системы человека, в котором кратко и доступно были бы изложены основы анатомии нервной системы с учетом современных достижений науки.

При изучении анатомии нервной системы, особенно на начальных этапах профессиональной подготовки, чрезвычайно важно уяснить, какова функциональная взаимосвязь различных анатомических структур. Это позволяет сформировать представление о целостности нервной системы и ее огромной роли в коммуникативных взаимоотношениях. Известно, что в основе поведения

человека, как и поведения всех других живых существ, лежит удовлетворение различных потребностей, которые в значительной степени определяются строением и функциональными возможностями их собственного организма. Удовлетворение потребностей живого существа, позволяющее ему выжить и оставить жизнеспособное потомство, означает его успешную адаптацию к условиям существования. Во взаимодействии с внешней средой каждый организм вырабатывает адаптационные формы поведения, которые у подавляющего большинства животных, и человека в том числе, осуществляются при самом непосредственном участии нервной системы.

Знание анатомии нервной системы необходимо и для биологов, и для учителей, и для психологов. В силу характера своей профессиональной деятельности учителя и психологи способны оказывать влияние на психику ребенка или взрослого, именно поэтому, ознакомившись с основами анатомии нервной системы, они должны в дальнейшем самостоятельно углублять знания в этой области.

В соответствии с принятой в отечественной науке концепцией нервизма, нервная система играет основополагающую роль в регулировании всех проявлений жизнедеятельности организма и его поведения. У человека нервная система

- управляет деятельностью различных органов и их систем, составляющих целостный организм;
- координирует процессы, протекающие в организме, с учетом состояния внутренней и

внешней среды, анатомически и функционально связывая все части организма в единое целое;

- посредством органов чувств осуществляет связь организма с окружающей средой, обеспечивая взаимодействие с ней;
- способствует становлению межличностных контактов, необходимых для организации социума.

Поэтому для психолога так важно изучение анатомии нервной системы. Не располагая знаниями о ее строении и развитии, невозможно разобраться во всем многообразии функциональных проявлений организма человека, включая различные формы психической деятельности.

При составлении учебника были приняты во внимание специфика существующей программы по анатомии человека для студентов биологов, педагогов, психологов и физического воспитания, уменьшение количества учебных часов по курсу. Тем не менее, в курсе анатомии и эволюции нервной системы человека студенты должны ознакомиться со всем, что в настоящее время известно о строении центральной и периферической нервной систем, о строении вегетативной нервной системы, о строении органов чувств, а также о строении нервной системы на микроскопическом уровне, но с большим или меньшим ограничением деталей, которые не имеют существенного значения для образования специалистов биологов, педагогов, психологов и физического воспитания. В учебнике анатомическое описание строения нервной системы рационально сочетается с описанием психофизиологических особенностей ее функционирования. Поэтому для психолога также важно изучение анатомии нервной

системы. Не располагая знаниями о ее строении и развитии, невозможно разобраться во всем многообразии функциональных проявлений организма человека, включая различные формы психической деятельности.

При изложении анатомического материала особое внимание уделено раскрытию принципов системной структурно-функциональной организации мозга, что играет важную роль в понимании становления функциональных возможностей центральной нервной системы в процессе роста и развития детей и подростков.

Большое внимание уделено вопросам эволюции нервной системы. Освещены многие частные вопросы как онто-, так и филогенеза, рассмотрены основные закономерности эволюции нервной системы. Восприятие учебного материала существенно облегчается благодаря многочисленным рисункам и схемам.

Данный учебник создавался как специальный курс по анатомии нервной системы человека для студентов психологических и педагогических специальностей.

В соответствии с модульно-кредитной системой организации учебного процесса в Луганском национальном университете имени Тараса Шевченко курс "Анатомия и эволюция нервной системы" имеет один смысловой модуль, которых включает в себя лекционную, практическую, а также самостоятельную части. Лекционная часть ставит перед собой задачу раскрыть основные теоретические положения тем курса с целью их дальнейшего более глубокого обсуждения на

лабораторных и семинарских занятиях и помочь студентам в работе над модулем самостоятельной работы.

Курс «Анатомия и эволюция нервной системы» преподается для студентов специальностей «Психология» и «Практическая психология» на 1 курсе Института психологии и педагогики на дневном и заочном отделениях. На изучение курса выделяется:

- на дневном отделении - 72 часа (14 часов - лекции, 12 часов - практические работы, 46 часов - самостоятельная работа);

- на заочном отделении - 72 часа (4 часа - лекции, 2 часа - практическая работа, 66 часов - самостоятельная работа).

Изучение курса заканчивается итоговой формой контроля в виде экзамена.

Настоящий учебник создан как специальный курс по анатомии нервной системы человека для студентов психологических и педагогических специальностей, он также может быть полезным и для подготовки студентов биологов.

**СМЫСЛОВЫЕ МОДУЛИ КУРСА
“АНАТОМИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ”**

**Смысловой модуль 1
для дневного отделения**

“Общие представления об анатомии и эволюции НС”

Лекционный модуль

1. Общий план строения нервной системы.
2. Головной мозг.
3. Лимбическая система.
4. Автономная нервная система.
5. Эволюция нервной системы.

Практический модуль

Практические занятия:

1. Продолговатый мозг и мост : строение и развитие.
2. Строение и развитие среднего мозга и мозжечка.
3. Строение и развитие промежуточного мозга.
4. Строение и развитие серого вещества конечного мозга.
5. Строение и развитие белого вещества конечного мозга.
6. Общий план строения головного мозга.

Семинарские занятия:

1. Онтогенез и эволюция нервной системы.

Модуль самостоятельной работы

1. Защитные структуры головного и спинного мозга; внутренняя среда ЦНС и особенности кровоснабжения головного мозга.
2. Спинной мозг: строение, эволюция.
3. Ведущие пути центральной нервной системы.
4. Понятие об анализаторных системах организма.

5. Слуховой анализатор.
6. Зрительный анализатор.
7. Характеристика специфических для человека полей коры полушарий.
8. Эмбриогенез головного мозга человека и его возрастные особенности.

Смысловой модуль 1
для заочного отделения

“Общие представления об анатомии и эволюции НС”

Лекционный модуль

1. Головной мозг.
2. Эволюция нервной системы.

Практический модуль

Лабораторные занятия:

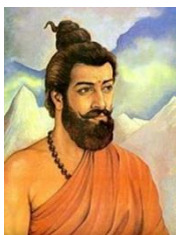
1. Общий план строения головного мозга

Модуль самостоятельной работы

1. Защитные структуры головного и спинного мозга; внутренняя среда ЦНС и особенности кровоснабжения головного мозга.
2. Спинной мозг: строение, эволюция.
3. Продолговатый мозг: строение, функции.
4. Задний мозг: строение, функции.
5. Средний мозг: строение, функции.
6. Промежуточный мозг: строение, функции.
7. Ведущие пути центральной нервной системы.
8. Понятие об анализаторных системах организма.
9. Слуховой анализатор.

10. Зрительный анализатор.
11. Строение и значение лимбической системы.
12. Характеристика специфических для человека полей коры полушарий.
13. Эмбриогенез головного мозга человека и его возрастные особенности.
14. Онтогенез головного мозга.

КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК



Алкмеон
(V в. до н. э.)



Гиппократ
(IV в. до н. э.)

Анатомия человека является одной из самых древних естественных наук. Первые дошедшие до нас анатомические сведения относятся к медицине Древнего Вавилона и Древнего Египта (3–2 тысячелетия до н. э.).

Позже в Древней Греции, возникают некоторые реалистические представления о строении тела человека. В сохранившихся до нашего времени трудах Алкмеона (около 500 лет до н. э.), который изучал строение тела человека на вскрытых им трупах людей, было впервые признано, что головной мозг является центром психической деятельности человека [1, 2, 7].

Знаменитый врач античного



Аристотель
(384-322 г.г. до н.э.)



Герофил (335-280 г.г. до н.э.)



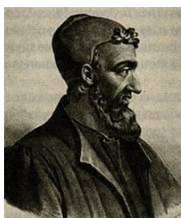
Эрази́страт
(304-250 г.г. до н.э.)

мира Гиппократ (460–377 гг. до н. э.) много занимался изучением строения тела человека и создал оригинальное учение о конституции человека соответственно высказанным им суждениям о соках организма (sanguis – кровь, phlegma – слизь, chole – желчь и telaina chole – черная желчь). Отсюда долгое время в медицине существовали определения типов конституции: сангвиник, флегматик, холерик и меланхолик.

В IV в. до н. э. Аристотель создал известный труд по психологии – трактат «О душе».

Одним из центров медицинской науки и анатомии была Александрия. Творцом анатомии, давшим ей теперешнее название, был придворный врач Птолемея (Египет) Герофил (около 300 лет до н. э.). Он, вскрывая трупы, описал головной мозг, его оболочки и венозные синусы, отчетливо различал нервы и др. Его соотечественник Эрази́страт (350–300 гг. до н. э.) изучал нервные стволы, впервые разделив их на двигательные и чувствительные [1, 2, 7].

Древнеримский период развития анатомической науки связан с именем выдающегося врача Клавдия Галена (131–201 гг.), который путем



К. Гален
(131-201 г.г.)

вскрытия трупов животных (в том числе и обезьян), установил многие достоверные анатомические факты. Так, им впервые было дано описание вен головного мозга; ему принадлежит в основном правильная, дошедшая до нашего времени характеристика обонятельного, зрительного, глазодвигательного, блокового, тройничного, преддверно-улиткового, лицевого, блуждающего и подъязычного нервов и многое другое. К. Гален дал название «симпатический» нервному стволу, располагающемуся вдоль позвоночного столба, описал ход и распределение блуждающего нерва.



Авицена
(980-1037г.г.)

Развитие и распространение христианства в Европе и ислама на Ближнем Востоке повлекли за собой длительный упадок наук. Господство церкви в период расцвета феодализма (V–XVI вв.) придало учению Галена схоластическую направленность. В такой интерпретации это учение в течение целого тысячелетия оставалось неизменной или даже регрессивной основой медицинского образования. Только в Средней Азии врач и ученый Разес (850–923) из Багдада и особенно Ибн-Сина (Авиценна, 980–1037) из Таджикистана дальше развивали

учение Гипократа, Герофила, Эразистрата и Галена. В 1012–1024 годах Авиценна (Абу Али ибн Сина) в «Каноне врачебной науки» дал описание нервов черепномозговых и спинномозговых, чувствительных и двигательных. Считал мозг местом пребывания душевной силы и источником ее действия.

В эпоху Возрождения, ознаменовавшуюся великими открытиями во всех областях человеческого знания, необыкновенно широкого развития и расцвета достигла наука о строении тела человека, что нашло свое наиболее яркое отражение в бессмертном труде Андреаса Везалия (1514–1564) «De corporis humani fabrica» (1543), где он дал подробное описание симпатических узлов, ганглиев солнечного сплетения, полагая, что эти образования осуществляют связь внутренних органов с мозгом; а также в трудах его современников – гениального Леонардо да Винчи (1452–1519), Габриэля Фаллопия (1523–1562) и Бартоломео Евстахия (1510–1574). Эти великие сподвижники науки дали подробное описание основных компонентов человеческого организма, которое является



А. Везалий
(1514-1564 г.г.)

общепризнанным и в настоящее время [1, 2, 7].

Сторонники умозрительных заключений Галена встретили в штывы прогрессивное преобразование анатомии Везалием. Великого реформатора и приверженцев нового течения в анатомической науке травили и всячески преследовали. Самого Везалия обязали поехать для покаяния в Иерусалим. Один из последователей нового направления в анатомии Мигель Сервет (1509–1553) был сожжен на костре как еретик.

Тем не менее, вскоре были совершены новые блестящие открытия по анатомии человека (Боталло, Фабриций, Арранций, Варолий, Баугин, Спигелий и др.).

В эпоху Возрождения анатомия человека в основном завершила свое развитие как описательная наука. Философское осмысление полученных анатомических фактов в то время либо не производилось вовсе, либо делалось с позиций умозрительных идеалистических и близких к ним теорий. Широкое распространение в XVI – XIX вв. приобрела, в частности, вновь возродившаяся натурфилософия.

Сторонники натурфилософских воззрений в

биологических науках (Окэн, 1781–1851; Карус, 1789–1869 и др.) внесли в науку немало ценных и прогрессивных для своего времени знаний [1, 2, 7].



Р. Декарт
(1596-1650 г.г.)



М. В. Ломоносов
(1711-1765 г.г.)

В 1637 году Р. Декарт (R. Descartes, Франция) дал первое описание двигательного рефлекса. В 1732 году Дж. Уинслоу (J. Winslow, Великобритания), изучая симпатические ганглии считал их независимыми нервными центрами, координирующими и согласующими функции различных органов. В 1756 г. М. В. Ломоносов в «Слове о происхождении света, новую теорию о цветах представляющее» высказал гипотезу о достаточности трех основных цветов для получения многообразия цветовых оттенков. И. Прохаска (J. Prochaska, Чехия, 1784) развил представление о рефлексе, предложил этот термин и описал рефлекторную дугу.

Конец XVII–XVIII и первая половина XIX вв. – это период триумфального развития не только анатомии как науки о строении тела человека, но и морфологии вообще. Были обстоятельно изучены все разделы анатомии, совершенствовалась техника



Ф. Биша
(1771-1802 г.г.)



Е. О. Мухин
(1766-1850 г.г.)



Ч. Белл
(1774-1842 г.г.)

морфологического исследования. Этапами в развитии морфологии были открытие и разработка клеточной теории; дальнейшее развитие учения о тканях; расцвет эмбриологии и сравнительной анатомии и, наконец, создание эволюционного учения. Наибольшее значение для анатомии нервной системы имели работы Ф. Биша (F. Bichat, Франция, 1801), который разделил жизненные процессы в организме на животные и органические, полагая, что животная жизнь зависит от спинного мозга и является соматической, в то время как органическая поддерживается симпатической ганглионарной системой, он также считал, что симпатические узлы наделены самостоятельной деятельностью; Е. О. Мухина (Россия, 1804 г.), который привел экспериментальные данные о действии раздражителей на органы чувств; И. Рейла (I. Real, Великобритания, 1807), который ввел понятие «вегетативная нервная система», Ч. Белла (Ch. Bell, Великобритания, 1811) и Ф. Мажанди (F. Magendie, Франция, 1822), открывшие порядок распределения чувствительных и двигательных



Ф. Мажанди
(1783-1855 г.г.)



Г. Валентин
(1810-1883 г.г.)

нервных волокон между дорсальными и вентральными корешками спинного мозга (закон Белла-Мажанди); И. Мюллера (J. Muller, Германия), выпустившего в 1826 г. монографию «К сравнительной физиологии чувства зрения» и в 1837 г. «Руководство по физиологии человека», в которых обобщил работы по сенсорной физиологии и провозгласил «закон специфических нервных энергий»; М. Голла и И. Мюллера (M. Goll, J. Muller, Германия), изложивших в 1832 г. учение о рефлексе; Э. Вебера (E. Weber, Германия), установившего в 1834 г. логарифмическую зависимость между величиной раздражителя и вызываемым ощущением; В. Эленберга и Г. Валентина (W. Elenberg, G. Valentin, Германия), представивших в 1833 и 1836 г.г. первое микроскопическое описание ганглионарной нервной клетки; И. Брате (I. Brachet, Франция), издавшего в 1836 г. монографию о функциях ганглионарной нервной системы, в которой утверждал, что эта система регулирует деятельность внутренних органов и описал ее влияния на сердце, легкие, тонкую кишку, органы выделения, органы



Т. Шванн
(1810-1882 г.г.)



**А. М.
Филомафитский**
(1807-1849 г.г.)



К. Бернар
(1813-1878г.г.)

чувств; Т. Шванна (Th. Schwann, Германия), который описал в 1838 г. строение оболочки нервного волокна (шванновская оболочка); А. М. Филомафитского (Россия, 1840) который различил в симпатическом нерве такие свойства, как чувствительность, двигательную и органическую силу; братьев Э. Г и Э. Веберов (Ег. Н. и Ed. Weber, Германия), которые в 1845 г. обнаружили тормозящее влияние блуждающего нерва на деятельность сердца, это было первое исследование о торможении (угнетении) физиологических процессов [1, 2, 7].

Крупнейший перелом в науке произошел во второй половине XIX в.

Значительные результаты были получены благодаря установлению закона сохранения энергии, созданию методики электрического раздражения и других. В этом отношении особенно велики заслуги К. Бернара (C. Bernard, Франция), который в 1852 г. описал сосудодвигательную функцию симпатических нервов, а его концепция о значении постоянства внутренней среды организма в дальнейшем послужила основой для формирования учения о гомеостазе;



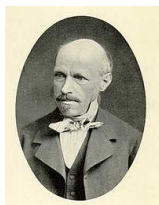
**Р. Вирхов
(1821-1902)**

Р. Вирхова (R. Virchow, Германия), открывшего в 1856 г. нейроглию; Г. Гельмгольца (H. Helmholtz, Германия) выпустившего в 1856 г. «Руководство по физиологической оптике» и в 1862 г. – книгу «Учение о слуховых ощущениях как физиологическая основа теории музыки», а в 1863 г. обосновавшего резонансную теорию слуха.



**Г. Гельмгольц
(1821-1894)**

В 1857, 1864 г.г. Г. Мейсснер и Л. Ауэрбах (G. Meissner, L. Auerbach, Германия) представили описание гистологического строения подслизистого и межмышечного сплетений стенки кишки, а М. Шифф (M. Schiff, Германия) в 1858 г. описал специальные нервы регуляции питания, что создавало почву для последующего развития представлений о трофической функции симпатической нервной системы.

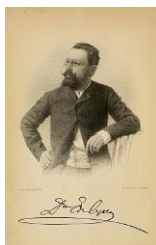


**Г. Мейсснер
(1829-1905)**

Физические методы исследования оказали огромную помощь при изучении органов чувств и условий восприятия внешнего мира. К. Геринг (K. Hering, Германия) в 1862 – 1864 г.г. создает теорию цветового зрения на основании работ по восприятию пространства с помощью зрения. Э. Мах (E. Mach, Австрия) и



**И. М. Сеченов
(1829-1905)**



**И. Ф. Цион
(1842-1912)**



**Г. Фехнер
(1801-1887)**

И. Брейер (J. Breuer, Австрия) создают теорию вестибулярного восприятия. В 1865 г. О. Дейтерс (O. Deiters, Германия) описал отростки нейронов – аксон и дендриты [1, 2, 7].

В 1863 г. И. М. Сеченов в работе «Рефлексы головного мозга» описал явление центрального торможения и распространил принцип рефлекторной реакции на психическую деятельность и поведение человека, а в 1866 г. И. М. Сеченов в «Физиологии нервной системы» описал «темное мышечное чувства», и его роль в координации движений.

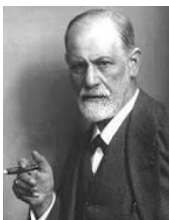
Новые методические приемы позволили изучать функции нервов и нервных центров. Так, в 1866 г. И. Ф. Цион (Россия) и К. Людвиг (K. Ludwig, Германия) открыли у кролика нерв депрессор, раздражение центрального конца которого вызывает рефлекторное падение кровяного давления и расширение кровеносных сосудов.

В 1869 г. Г. Фехнер (G. Fechner, Германия) повторяет открытие Э. Вебера, которое позднее получило название основного психофизического закона, или закона Вебера-Фехнера.



В. Вундт
(1832-1920)

В 1874 г. В. Вундт (W. Wundt, Германия) основал первую лабораторию экспериментальной психологии и ввел психометрию – количественный метод изучения психики, а в 1895 г. З. Фрейд (Z. Freud, Австро-Венгрия) заложил основы психоанализа.



З. Фрейд
(1856-1939)

П. Эрлих (P. Ehrlich, Германия) в 1885 г. впервые высказал мысль о существовании барьера между кровью и мозгом [1, 2, 7].

В 1889 г. И. Р. Тарханов в труде «О гальванических явлениях в коже человека при раздражении органов чувств и различных формах психической деятельности» описал кожно-гальваническую реакцию.



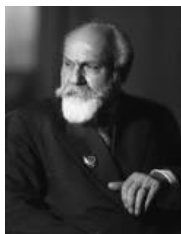
Г. Вальдейер
(1836-1921)

В 1891 г. Г. Вальдейер (H. Waldeyer, Германия) предложил термин «нейрон», а в 1897 г. Ч. Шеррингтон (Ch. Sherrington, Великобритания) ввел понятие «синапс».

В конце XIX – начале XX в.в. У. Гаскеллом и Дж. Ленгли были заложены основы современных представлений о автономной нервной системе. Они разделили ее на симпатическую, парасимпатическую и метасимпатическую части. Ученые установили также двухнейронную структуру симпатических и



**Ч. Шерингтон
(1857-1952)**



**Л. А. Орбели
(1882-1958)**

парасимпатических нервов и разделили все вегетативные нервные волокна на пре- и постганглионарные. Серьезную поправку в представления о автономной нервной системе внес Л. А. Орбели (Россия, 1923) совместно со своим учеником А. Г. Гинецинским, обнаружив, что раздражение симпатических нервов повышает работоспособность утомленных скелетных мышц. В дальнейшем Орбели показал, что симпатическая нервная система оказывает влияние на состояние центральной нервной системы и на возбудимость рецепторов. Он развил теорию об адаптационнотрофической функции симпатической нервной системы, согласно которой этот отдел нервной системы обеспечивает приспособление организма к текущим потребностям, подготавливая рефлекторный аппарат к выполнению его функций.

В XX в. начался новый этап в исследовании нервной системы. Важнейшими достижениями явились создание учения о высшей нервной деятельности, учения о медиаторах, значительные достижения были получены благодаря использованию электроники, что дало возможность провести детальный анализ

электрических явлений, протекающих в центральной и периферической нервной системе.

В XX веке огромное значение для исследования нервной системы имело открытие в 1902 г. году И. П. Павловым условных рефлексов, создание в 1923 году А. А. Ухтомским учения о доминанте [1, 2, 7].



**И. П. Павлов
(1849-1936)**

В XX в. было раскрыто функциональное значение центров промежуточного мозга и ретикулярной формации мозгового ствола.

И. П. Карплюс и А. Крейдль (1905 и позднее) обнаружили, что электрическое раздражение стенок третьего мозгового желудочка вызывает изменение ряда вегетативных функций: повышение артериального давления, учащение сердечной деятельности, расширение зрачков, потоотделение. В дальнейшем было показано, что ядра гипоталамуса регулируют многие вегетативные функции, а также температуру тела, водный, жировой и углеводный обмен.



**А. А. Ухтомский
(1875-1942)**

Крупными достижениями в начале XX в. являются создание в 1905 г. А. Бине и Т. Симоном (A. Binet, Th. Simon, Франция) первого теста для оценки интеллекта (впоследствии IQ



А. Бине
(1857-1911)



К. Гольджи
(1843-1926)



С. Рамон-и-Кахаль
(1852-1934)

– коэффициент интеллектуальности»); получение в 1906 г. Гольджи (С. Golgi, Италия) и С. Рамон-и-Кахалем (S. Ramon y Cajal, Испания) Нобелевской премии за доказательство клеточного строения нервной системы, в 1911 г. А. Гульстрандом (А. Gullstraiid, Швеция) Нобелевской премии за открытие механизма аккомодации, в 1914 г. Р. Барани (R. Bagany, Австрия) Нобелевской премии за работы по физиологии и патологии вестибулярного аппарата и его связи со зрительной и проприоцептивной системами; а также описание в 1909 г. К. Бродманом (К. Brodmann, Германия) в коре больших полушарий головного мозга 11 областей, включающих в себя 52 цитоархитектонических поля [1, 2, 7].

Новая глава физиологии центральной нервной системы и учения о координации двигательных функций была создана в первой четверти XX столетия классическими исследованиями голландского физиолога Р. Магнуса и его сотрудников. Они открыли большую группу рефлексов, посредством которых достигается распределение тонуса мускулатуры и возможность



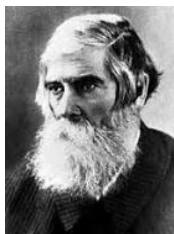
**К. Бродман
(1869-1918)**



**Р. Магнус
(1873-1927)**

поддержания определенного положения тела в пространстве. Магнус разделил открытые им рефлексы на статические (рефлексы положения тела и его установки) и стато-кинетические (реакции, обусловленные движением тела — вращением и линейным ускорением). Изучение механизмов этих рефлексов показало, что они вызываются афферентными импульсами, приходящими от рецепторов лабиринтов и проприорецепторов шейных мышц. Детально было выяснено функциональное значение в осуществлении исследуемых реакций центров промежуточного, среднего и продолговатого мозга. Таким образом, Магнус открыл ранее неизвестные функции центров мозгового ствола. Вся совокупность экспериментальных данных изложена в его монографии «Установка тела» (1924).

В XX столетии много было сделано в определении функционального значения различных участков коры больших полушарий головного мозга в осуществлении разных видов деятельности. Задачу этих исследований И. П. Павлов сформулировал как «приурочение динамики к структуре».



**В. М. Бехтерев
(1857-1927)**



**К. С. Лешли
(1890-1958)**

Эту проблему экспериментально изучали морфолог О. Фогт, физиологи Г. Дюссер де Баренн, Дж. Фултон, российский невролог В. М. Бехтерев, психолог К. С. Лешли и многие другие. Большое значение в разработке этой проблемы имело развитие нейрохирургии, благодаря чему стало возможным применять методику электрического раздражения разных участков коры головного мозга во время хирургических операций, производимых у человека под местной анестезией, когда у оперируемого сохранено сознание и он может сообщить о своих ощущениях. Впервые такие наблюдения были проведены Г. Кушингом в 1909 г., затем О. Фестером, У. Пеифильдом и Т. Расмуссеном. В 30-х годах П. К. Анохин (Россия) развил представление о пластичности нервных центров, т. е. динамической изменчивости их функций. С помощью локального электрического раздражения и электрофизиологической методики была определена локализация первичных и вторичных сенсорных зон; была также подробно изучена локализация в коре головного мозга



**Г. Кушинг
(1869-1939)**



**П. К. Анохин
(1898-1974)**

открытых в 1870 г. Г. Фритчем и Э. Гитцигом моторных зон [1, 2, 7].

В первой половине XX в. оживленную дискуссию вызывала проблема локализации сложных психических функций. Здесь выявились две крайние точки зрения. Представители так называемого «психоморфологического»

направления, например немецкий психиатр К. Клейст, составляли «функциональные карты» коры больших полушарий и приписывали разным ее участкам «активное мышление», «числовые представления» и даже «личное, социальное и религиозное «Я». Сторонники другой точки зрения (Г. Хэд, К. С. Лешли) признавали абсолютно невозможным связать наиболее сложные проявления деятельности мозга с определенными нервными структурами. Обе эти точки зрения оказались несостоятельными.

Как показали клиникофизиологические наблюдения, для осуществления таких сложных функций коры мозга, как узнавание, целенаправленное действие и предвидение его результатов, речь, письмо, чтение, счет, необходимы обширные зоны коры. В выполнении указанных

функций участвуют динамически создающиеся нервные структуры, так сказать конstellляции большого числа нейронов и их цепей. В формировании таких конstellляций некоторые участки коры имеют преимущественное значение, и их поражение в большинстве случаев вызывает тяжелые функциональные нарушения.

В 1924-1925 г. Российский физиолог и хирург Л. А. Андреев в лаборатории И. П. Павлова подверг экспериментальной проверке резонаторную теорию слуха, созданную Г.Гельмгольцем, пользуясь методом условных рефлексов.



В.В. Правдич-Неминский (1879-1953)

В. В. Правдич-Неминский (Россия, 1925) сообщил о возможности графически зарегистрировать электрическую активность головного мозга с помощью струнного гальванометра [1, 2, 7].

Результатом электрофизиологических исследований было использование разработанной методики для регистрации электрической активности мозга человека, осуществленное немецким психиатром Г. Бергером (1929). Отведение электрических

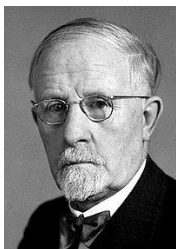


Г. Бергер
(1873-1941)

потенциалов он производил с помощью игл, вводимых под кожу черепа. Бергер нашел, что в покое и при закрытых глазах у человека наблюдаются ритмические колебания частотой от 6 до 12 в секунду (альфа-ритм, или ритм Бергера). Под влиянием различных раздражений частота колебаний увеличивается (появляются бета-волны). Регистрируемую кривую Бергер назвал электрокефалограммой. В дальнейшем ее стали называть электроэнцефалограммой.

Методика

электроэнцефалографии быстро получила широчайшее распространение в физиологических лабораториях и в неврологических и нейрохирургических клиниках. Этому способствовало применение ламповых усилителей и шлейфных осциллографов, значительно облегчивших технику регистрации. Первым применил электроэнцефалографию в клинике Бергер. Им были найдены характерные изменения электрической активности мозга при эпилепсии. Вскоре У. Г. Уолтер показал возможность электроэнцефалографического определения локализации опухолей



В. Р. Гесс
(1881-1973)

мозга.

Начиная с 1928 г. швейцарский физиолог В. Р. Гесс для изучения функций гипоталамической области стал применять в опытах на кошках электрическое раздражение вживленными на длительный срок электродами. Он наблюдал, что раздражение определенных участков промежуточного мозга вызывает у животных состояние, не отличающееся от естественного сна. Эксперименты привели Гесса к заключению о существовании в промежуточном мозгу центра сна [1, 2, 7].

Исследования по физиологии органов чувств в первой половине XX в. проводились преимущественно в двух направлениях: психофизиологическом, состоявшем в словесном отчете испытуемого об ощущениях, возникающих у него под влиянием различных световых, звуковых, химических, тепловых или механических раздражений; физиологическом и электрофизиологическом, при которых об эффектах раздражения органов чувств судят по рефлекторным реакциям или по импульсам, регистрируемым в афферентных нервах, отходящих от



Э. Д. Эдриан
(1889-1977)

тех или иных рецепторов. Электрофизиологические исследования рецепторов в широких масштабах стали практиковаться лишь со второй половины 20-х годов после ставших классическими работ Э. Д. Эдриана. Эдрианом было показано, что при усилении раздражения, действующего на рецепторы, учащаются импульсы, поступающие в центральную нервную систему. Общим почти для всех органов чувств является феномен адаптации рецепторов к длительно действующему раздражению. В 1914 и 1921 гг. Ф. И. Фрелих описал рецепторный потенциал в глазу моллюска. Г. Хартлайн (1938) обнаружил, что в некоторых волокнах зрительного нерва импульсы возникают только при включении света, в других — при выключении его, в третьих — и при включении, и при выключении. На этом основании был сделан вывод о наличии трех групп фоторецепторов, по-разному реагирующих на световое раздражение. В 1935—1936 гг. Г. Уолд изучил химические превращения зрительного пурпура (родопсина) и показал, что он представляет собой соединение производного витамина А — ретинена

— с белком опсином [1, 2, 7].

Обширные материалы были получены при электрофизиологическом исследовании слуховой рецепции. Сенсационный характер имело открытие Е. Г. Уивером и К. У. Бреем в 1930 г. микрофонного эффекта улитки. Этот феномен был обнаружен при отведении к усилителю и громкоговорителю электрических потенциалов от внутреннего уха кошки. При звуковом раздражении уха животного громкоговоритель, расположенный в другом помещении, точно воспроизводит произнесенную экспериментатором фразу или музыкальную мелодию. Оказалось, что рецепторный аппарат внутреннего уха функционирует подобно микрофону, трансформирующему звуковые колебания в электрические, которые громкоговоритель в свою очередь преобразует в звуковые.



К. Г. Юнг
(1875-1961)

Таким образом, в 20–30-е годы было введено понятие об интра- и экстраверсии, а в основу типологий характеров положена доминирующая психическая функция индивида (К. Юнг, Швейцария, 1921), понятие о статических и статокинетических



**Л. С. Штерн
(1878-1968)**



**Дж. Папес
(1883-1958)**



**У. Пенфилд
(1891-1976)**

рефлексах ствола мозга (Р. Магнус и А. Де Клейн, Нидерланды, 1924), зарегистрированы электрические процессы в мозгу человека (Г. Бергер, Германия, 1929), было введено понятие о гистогематических барьерах (Л.С. Штерн, Россия, 1929), были описаны функции «круга Папеса», включающего в себя гиппокамп, маммилярное тело, часть таламуса, кору поясной извилины и другие структуры мозга (Дж. Папес, США, 1937), обнаружена правильная пространственная проекция скелетных мышц на двигательную область коры больших полушарий головного мозга (У. Пенфилд, Канада), разработана камера Скинера, для выработки инструментальных рефлексов у крыс (Б. Скиннер, США, 1938). Нобелевской премией были отмечены труды Ч. Шеррингтона и Э. Эдриана (E. Adrian, Великобритания) в 1932 г. за открытие роли рецепторов нервов, передачи информации в виде электрических импульсов, О. Лёви (O. Loewi, Австрия) и Г. Дейла (H. Dale, Великобритания) в 1936 г. за открытие механизма синаптической передачи и К. Хейманса (C. Neumans, Бельгия) в 1938 г. за открытие роли синусного и аортального механизмов в регуляции дыхания [1, 2, 7].



Н. А. Бернштейн
(1896-1966)



**В. Н.
Черниговский**
(1907-1981)

Фундаментальным открытием явилось выяснение функций ретикулярной формации ствола мозга. Функциональное значение этой формации было выяснено лишь в 40-х годах Г. Мегуном, Р. Райнисом, Дж. Морuzzi. Исследованиями функций ретикулярной формации выявлено ее значение в регуляции возбудимости и тонуca всех отделов центральной нервной системы. Установлено, что раздражение определенных участков ретикулярной формации, получивших название активирующей системы, вызывает пробуждение спящего животного и появление характерных для бодрствующего состояния изменений электроэнцефалограммы (реакция активации). Напротив, раздражение неспецифических ядер таламуса вызывает синхронизацию ритмов электрических колебаний в коре мозга, подобную наблюдаемой при наступлении сна [1, 2, 7].

Большое внимание нейрофизиологов привлекли исследования Р. Гранита, открывшего в 1945 г. специальный механизм регуляции (гаммаафферентные волокна) состояния проприорецепторов скелетных мышц



**Н. П. Бехтерева
(1924-2008)**



**Г. Гассер
(1888-1963)**



**Дж. Эрлангер
(1874-1965)**

(мышечных веретен). Много было сделано в изучении механизмов боли — проблеме, столь важной для медицинской практики. Была подробно изучена роль механо- и хеморецепторов во внутренних органах (К. Хейманс).

Крупные успехи были достигнуты в изучении как низших отделов центральной нервной системы: создана схема рефлекторного кольца (Н. А. Бернштейн, Россия, 1941) установлено, что рефлекс на растяжение скелетной мышцы является моносинаптическим (Д. Ллойд, Великобритания, 1943), установлено, что электрическое раздражение ретикулярной формации ствола мозга может либо активировать, либо тормозить двигательные рефлексы (Г. Мэгун, США, 1944), издана монография «Интероцепторы» (В. Н. Черниговский, Россия, 1960), описаны законы вовлечения в возбуждение мотонейронов двигательных ядер в зависимости от их размеров и возбудимости (Э. Хеннеман, ФРГ, 1965); так и высших: обнаружена соматотопическая локализация



Д. Бекеш
(1889-1972)

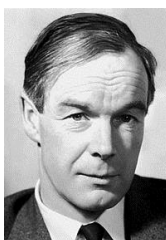
моторных функций в коре больших полушарий головного мозга (Пёнфилд, США, 1950), показано, что соматосенсорная кора больших полушарий головного мозга организована в элементарные функциональные единицы – колонки (В. Маунткасл, США, 1957), открыты энкефалины – медиаторы опиоидной системы (Дж. Хьюз и Г. Костерлиц, Великобритания, 1975) [1, 2, 7, 8].



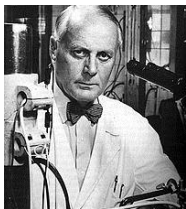
Д. Экклс
(1903-1997)

П. Маклин (P. MacLean, США) в 1952 г. развил идеи Папеса и ввел понятие «лимбическая система». В 1957г. Ч. Осгуд (Ch. Osgood, США) разработал метод семантического дифференциала.

Д. Грйффин (D. Griffin, США) в 1958 г. в книге «Слушая в темноте» обобщил данные об эхолокации у животных. В 1970 г. Р. Гранит (R. Granit, Швеция) опубликовал классическую монографию о физиологических механизмах регуляции движений. Г. Шеперд (G. Shepherd, США, 1987) в руководстве «Нейробиология» дал сравнительно-физиологический анализ организации сенсорных систем животных. Большая роль в исследованиях центральной нервной системы принадлежит работам Н. П. Бехтеревой (Россия, 1971-2003) по



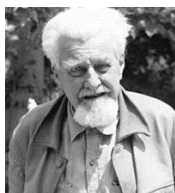
А. Ходжкин
(1914-1998)



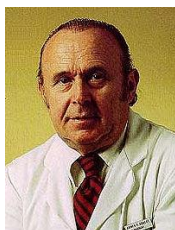
**Р. Гранит
(1900-1991)**



**Б. Кац
(1911-2003)**



**К. Лоренц
(1903-1989)**



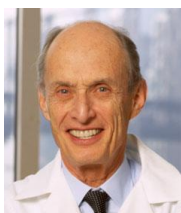
**Э. Шалли
(1926)**

изучению корково-подкорковых отношений [1, 2, 7, 8].

В XX веке произошел огромный количественный рост научных исследований, разрабатывающих в разных странах проблемы нервной системы, грандиозный успех которых был отмечен Нобелевской премией: в 1944 г. за открытие функциональных различий между нервными волокнами различных типов (Дж. Эрлангер и Г. Гассер, США), в 1949 г. за открытие гипоталамических центров регуляции вегетативных функций (В. Гесс, Швейцария), в 1961 г. за открытие механизма возбуждения в улитке внутреннего уха (Д. Бекеш, США), в 1963 г. за открытие ионных механизмов передачи возбуждения по нервному волокну (Дж. Эклс, Австралия, А. Ходжкин, Великобритания и А. Хаксли, Великобритания), в 1967 г. за открытие роли палочек и колбочек, превращения зрительных пигментов, процессов кодирования зрительной информации (Р. Гранит, Швеция, Х. Хартлайн, США, Дж. Уолд, США), в 1970 г. за открытие роли норадреналина в синаптической передаче (Б. Кац, Великобритания, У. фон Эйлер, Швеция и Дж. Аксельрод, США), в 1973 г. за создание этологии



**А. Карлсон
(1923)**



**П. Грингард
(1925)**



Л. Бак (1947)

(науки о поведении) (К. фон Фриш, ФРГ, К. Лоренц, Австрия и Н. Тинберген, Великобритания), в 1977 г. за открытие тиролиберина — первого из рилизинг-факторов гипоталамуса (Р. Гиймен и Э. Шалли, США), в 1977 г. за развитие методов радиоиммунологического исследования (RIA) пептидных гормонов (Р. Ялоу, США), в 1979 г. за разработку метода компьютерной томографии (А. Кормак, США и Г. Хаунсфилд, Великобритания), в 1981 г. за открытие функциональной специализации полушарий мозга (Р. Сперри, США), в 1981 г. за открытие закономерностей переработки информации в зрительной системе (Д. Хьюбел и Т. Бизел, США), в 2000 г. за открытия в области передачи сигналов в нервной системе (А. Карлссон, Швеция, П. Грингард и Э. Кэндел, США), в 2004 г. За исследование рецепторов обоняния и организацию системы органов обоняния (Р. Эксел, Л. Бак, США) [7].

История развития нейробиологии в Украине.

Нейроанатомия на Украине зародилась в 19 веке. Первые университеты и в них естественно-научные кафедры создаются в таких крупных городах Украины, как Киев, Харьков, Одесса и Львов.

В старейшем университете восточной Украины – Харьковском в 1805 году был организован медицинский факультет. Руководить кафедрой анатомии и преподавать анатомию был приглашен известный ученый из Фрейнбурга Людвиг Иосифович Ванотти. Также элементы анатомо-физиологических знаний входили в курс «Обзор трех царств природы», читавшийся с 1805 по 1826 г. Францем Александровичем Делавиным[3, 5, 6, 8].

Тот же курс с 1826 по 1844 гг. читал крупный ботаник Василий Матвеевич Черняев, а с 1844 по 1857 гг. – доктор зоологии Александр Викентьевич Черкас. И только с 1857 г. талантливый исследователь Алексей Францевич Масловский начинает чтение



В.П.Воробьев
(1876-1937)

самостоятельного курса сравнительной физиологии и анатомии животных.

Один из самых талантливых ученых анатомов Харьковской анатомической школы - проф. В. П. Воробьев (в 1917 г., Академик АН УССР в 1934 г.). Под его руководством окончательно оформилась Харьковская анатомическая школа, были развернуты большие исследования периферической нервной системы. В. П. Воробьев одним из первых начал разрабатывать функциональную анатомию, открыл новые законы структурной организации нервной системы.

Киевский университет создается в 1841 году, в его состав сразу же входил медицинский факультет, который имел уже в тот период отдельные кафедры анатомии и физиологии. Первым заведующим кафедрой анатомии был ученик М. И. Пирогова профессор Николай Илларион Козлов (1841-1844 г.г.). Кафедру физиологии возглавлял в течение первых двадцати годов талантливый анатом Эдуард Эрнестович Мирам. С 1844 по 1868 г.г. кафедрой анатомии



**О.П.Вальтер
(1817-1889)**



**В.А.Бец
(1834-1891)**

руководил профессор Александр Петрович Вальтер, по инициативе которого было построено специальное здание для анатомического театра. О. П. Вальтер написал первый учебник из анатомии «Курс анатомии человеческого тела для учеников» (в 1843 г.). С 1868 по 1890 р.р. профессором кафедры был избранный Владимир Алексеевич Бец. Он впервые в мире открыл неодинаковое строение коры в разных отделах головного мозга человека и выделил 8 цитоархитектонических поля, которые отличались микроскопическим строением. В. А. Бец открыл гигантские пирамидные клетки в коре предцентральной извилины, эти клетки назвали его именем. На Мировой Венской выставке препараты В. А. Беца были отмечены медалью.

Третий большой центр науки в Украине - Одесский университет был основан в 1865 году. Первым заведующим кафедры анатомии был доктор медицины, профессор Николай Александрович Батуев (1855-1917), ученик выдающегося чешского анатома



**Н. А. Батуев
(1855-1917)**



**А. А. Бек
(1863-1942)**

В. Л. Груббера. Начальное преподавание курса физиологии было поручено известному ученому Н. О. Бернштейну, а с 17 сентября в 1870 г. кафедру физиологии человека и животных возглавил выдающийся физиолог Иван Михайлович Сеченов [3, 5, 6, 8].

Еще один мощнейший научный центр в Украине был создан во Львове. Первая кафедра физиологии с высшей анатомией основана в составе медицинского факультета Львовского университета после его возобновления 16 ноября в 1784 г. и просуществовала недолго, к закрытию Университета в 1805 г. Потому настоящее развитие нейробиологии во Львовском университете началось, когда чрезвычайным профессором физиологии возобновленного медицинского факультета 28 мая 1895 р. был назначен Адольф Бек (Adolf Abraham Beck, 1863-1942 г.г.). Основным направлением его научных исследований была нейрофизиология. А. Бек - один из первых проработал метод электроэнцефалографии и описал спонтанную биоэлектрическую активность мозга (1890)[3, 5, 6, 8].



**И.С.Бериташвили
(1885-1974)**

В этот период начинается развитие университетской анатомо-физиологической науки. Именно в конце IX – начале XX столетий впервые создаются ценные научные направления. К одному из новых направлений принадлежат исследования в области анатомии и физиологии нервной системы представленные такими выдающимися учеными Украины как И. М. Сеченов, В. Я. Данилевский, П. А. Спиро, С. И. Чирьев, В. Ю. Чаговец, И. Л. Раво, Б. Ф. Вериго.

Очень недолгое время в Одесском университете занимался исследованием анатомии и физиологии центральной нервной системы И. С. Бериташвили (1915-1919 гг.). За эти годы ему удалось открыть закон сопряженной иррадиации возбуждения в нервной системе. Позднее ученый всегда вспоминал одесский период своей работы как исключительно плодотворный.

В 20-е годы прошлого столетия начинается крупное развитие анатомо-физиологической науки на Украине. Наряду с кафедрами,

лабораториями и исследовательскими институтами университетов и педагогических институтов создаются мощные научно-исследовательские институты и лаборатории в системе НАН Украины, а также медицинских институтов МЗО Украины.



**В.Я.Данилевский
(1852-1939)**

Первые исследования по анатомии и физиологии животных и человека в Национальной академии наук Украины до 1934 г. проводились в лабораториях и на кафедрах биологического и медицинского профиля.



**А.В.Леонтович
(1869-1943)**

Значительная научная работа проводилась в этот период физиологами В. Я. Данилевским и А. В. Леонтовичем. В 1927-1938 гг. В. Я. Данилевский опубликовал ряд работ по эндокринологии, имеющих принципиальное значение при оценке роли и значения гормонов и нервной системы в регуляторных процессах организма. А. В. Леонтовичем в этот период выполнены работы по изучению тончайших нервных структур — перичеллюляров, заканчивающихся около тел нервных клеток. На основании полученных в этих исследованиях данных А. В. Леонтовичем была

предложена оригинальная теория возбуждения нейрона потенциалами действия перичеселлюляров.

Весьма интересные исследования, посвященные физиологии последовательного торможения и взаимоотношениям наличных и следовых рефлексов, проводились на кафедре физиологии человека и животных Черкасского педагогического института. Коллектив кафедры под руководством проф. М. К. Босого более 15 лет изучал те следы, которые долгое время остаются в центральной нервной системе после прекращения действия раздражителей. Здесь было открыто явление волнообразного характера изменений во времени эффекта растормаживающих действий [3, 5, 6, 8].



**Ф.Н.Серков
(1908-2011)**

На кафедре физиологии Одесского университета в период, когда в него входил медицинский факультет, под руководством проф. Ф. Н. Серкова значительного развития достигла электрофизиология нервов и мозга. Ф. Н. Серков глубоко исследовал влияние ионизирующей радиации на нервные процессы и в ряде своих



Н.С.Кондратьев
(1888-1951)

исследований по парабриозу открыл не однотипность, в зависимости от характера возбуждения, его биоэлектрического потенциала. С 1923 по 1948 годы кафедра анатомии Одесского университета под руководством доктора медицинских наук, профессора Николая Сергеевича Кондратьева начинает исследование вегетативной нервной системы. По его инициативе был издан первый в истории кафедры сборник научных трудов «Морфология вегетативной нервной системы в классах и группах позвоночных» (1940).

На кафедре физиологии Днепропетровского университета с 1921 по 1941 годы под руководством проф. В. М. Архангельского научно-исследовательская работа была посвящена проблеме изучения высшей нервной деятельности у животных в условиях нарушения функций желез внутренней секреции. В 1939 году профессор М. М. Денисенко выдал фундаментальный научный труд - «О роли периферии в механизме спинномозговой координации». Его ученик проф. П. Е. Моцний с

сотрудниками глубоко исследуют с помощью самой тонкой электрофизиологической методики природу центрального торможения и межцентральных взаимоотношений в организме.

Методами внутриклеточных электродов измеряются мембранные потенциалы клеток в их возрастном развитии в Харьковском университете.

Новый этап в развитии анатомо-физиологической науки в АН Украины связан с именем А. А. Богомольца и организацией в 1930 г. Института экспериментальной биологии и патологии МЗО Украины, а в 1934 г. Института клинической физиологии АН Украины, научным руководителем которых являлся А. А. Богомолец. В этих институтах работали выдающиеся украинские ученые: Н. Д. Стражеско, Н. Ф. Мельников-Разведенков, В. П. Воробьев, В. П. Филатов, А. В. Леонтович, Р. Е. Кавецкий, Н. Н. Сиротинин, Н. Н. Горев, В. П. Комиссаренко, В. П. Протопопов, Н. Б. Медведева и др. Научная деятельность коллективов этих институтов оказала огромное влияние на



А.А.Богомолец
(1881-1946)



Н.Н.Сиротинин
(1898-1977)

развитие патологической и нормальной анатомо-физиологической науки в Украине.

Особое внимание уделялось изучению реактивности организма и ее изменению под влиянием различных физиологических и патологических воздействий (Н. Н. Сиротинин, Р. Е. Кавецкий и др.). Изучение реактивности в фило- и отогенетическом аспектах показало, что в процессе филогенетического развития нервная система принимает все большее участие в патогенезе патологических процессов и в реактивности организма.

В 1936 г. в Институте клинической физиологии АН УССР был организован отдел нормальной физиологии, где под руководством А. В. Леонтовича продолжались исследования по изучению периферической нервной системы и перикаллярных сплетений вокруг нейронов вегетативных ганглиев сердца и кишечника.

В 1953 г. на базе Института клинической физиологии АН УССР и Института экспериментальной биологии и патологии МЗ УССР был организован Институт физиологии

им. А. А. Богомольца АН УССР. Усилия коллектива института концентрировались в это время на изучении влияний нервной системы, в особенности коры головного мозга, на деятельность различных органов и роли нервной системы в организации защиты организма при разных патологических состояниях. В настоящее время институт является крупным научным центром Украины в области физиологии, биофизики и патофизиологии [3, 5, 6, 8].

Ученые Украины внесли большой вклад в решение ряда фундаментальных и прикладных проблем анатомии и физиологии. Особое значение их работы имели для развития таких разделов как электрофизиология, нейрофизиология, физиология высшей нервной деятельности и т.д.

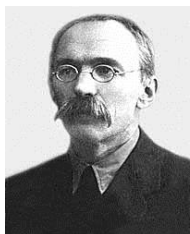
Мировой известностью пользуются электрофизиологические работы В. Я. Данилевского, которые положили начало исследованиям по электрофизиологии головного мозга.



**В.Ю. Чаговец
(1873-1941)**

В. Ю. Чаговец является создателем первой физико-химической теории происхождения биоэлектрических потенциалов и конденсаторной теории раздражения возбудимых образований.

Большое значение для развития отечественной электрофизиологии имели работы Д. С. Воронцова о генезе и природе биоэлектрических потенциалов живых клеток и о связи их с процессами возбуждения и торможения в нервных и мышечных клетках. Решению этих ключевых вопросов посвящены его работы «Раздражительность и возбуждение как общие свойства живых образований» (1947 г.), «О природе электрических потенциалов живых тканей» (1949 г.) и «Общая электрофизиология» (1961 г.). В них высказаны важные теоретические положения о сущности клеточной возбудимости, значении ее для жизни клетки и целого организма, природе биоэлектрических потенциалов и механизме раздражающего действия электрического тока на возбудимые образования.

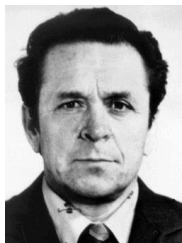


**Д.С.Воронцов
(1886-1965)**

Исследования по электрофизиологии в Украине значительно расширились после создания в 1956 г. в Институте физиологии им. А. А. Богомольца АН Украины отдела электрофизиологии (Д. С. Воронцов), в котором получили подготовку выдающиеся электрофизиологи и нейрофизиологи – В. И. Скок, М. Ф. Шуба, В. М. Сторожук, И. С. Магура и др. Вскоре этот отдел стал одним из ведущих электрофизиологических центров мировой науки. В нем на высоком теоретическом и методическом уровне изучались важнейшие вопросы общей и частной электрофизиологии. Так, получены данные о влиянии на потенциал действия нерва одно- и двухвалентных ионов, ацетилхолина, эзерина, адреналина, стрихнина, кофеина и некоторых наркотиков (Д. С. Воронцов). Измерены электрические параметры мембраны нейронов вегетативной нервной системы, изучены их проводящие пути, разработаны новые методы изучения естественной активности

нейронов вегетативной нервной системы (В. И. Скок) [6, 8].

Д. С. Воронцовым был исследован физический электротон в нервных волокнах. Изучено действие на электротон разных факторов, в том числе ингибиторов обмена веществ. Полученные данные обобщены в монографии Д. С. Воронцова и М. Ф. Шубы «Физический электротон в нервах и мышцах» (1966 г.). Оригинальные исследования проведены по электрофизиологии коры головного мозга (Д. С. Воронцов, В. М. Сторожук, О. Ф. Дембновецкий). Детальное изучение ионных механизмов, обуславливающих возбудимость и возникновение потенциалов действия в нервных и мышечных клетках, проведено гениальным украинским ученым П. Г. Костюком и его сотрудниками. П. Г. Костюк впервые разработал и широко использовал в нейрофизиологии методику микроэлектродных исследований, включая применение внутриклеточного отведения потенциалов. В созданной им лаборатории физиологии и биофизики нервной клетки овладевали новыми



М.Ф.Шуба
(1928-2007)



**П.Г.Костюк
(1924-2010)**



**О.А.Крышталъ
(1945)**

электрофизиологическими методиками научные сотрудники многих научно-исследовательских институтов мира. Написанное П. Г. Костюком руководство «Микроэлектродная техника» (1960 г.) и сейчас является пособием для ученых, работающих в области электрофизиологии [6, 8].

Для изучения трансмембранных ионных токов впервые в Украине применен метод фиксации напряжения на мембране. Использование этого метода позволило получить количественную характеристику входящих и выходящих трансмембранных токов при генерации клеткой потенциалов действия. Получены новые данные о свойствах натриевых, калиевых и кальциевых каналов в мембране нервной клетки и роли этих каналов в происхождении мембранного потенциала и генерации потенциалов действия (П. Г. Костюк, О. А. Крышталъ).

Получены данные о молекулярных механизмах действия транспортной АТФа-зы, принимающей участие в создании мембранного потенциала нервной клетки и работе ее «ионных



И. С. Магура

насосов» (В. К. Лишко). При помощи микроэлектродной методики определены основные электрические характеристики (сопротивление, емкость, постоянная времени) мембран нейронов спинного мозга (П. Г. Костюк), симпатических ганглиев (В. И. Скок), нейронов моллюсков (И. С. Магура, В. Д. Герасимов). Определены также основные параметры возбуждающих и тормозящих постсинаптических потенциалов и потенциалов действия двигательных и промежуточных нейронов спинного мозга (П. Г. Костюк), вегетативных ганглиев (В. И. Скок), ретикулярной формации мозгового ствола (Ю. П. Лиманский), слуховой коры (Ф. Н. Серков, Е. Ш. Яновский), гиппокампа (Д. П. Артеменко, В. М. Шабан) и гладкомышечных клеток (М. Ф. Шуба).

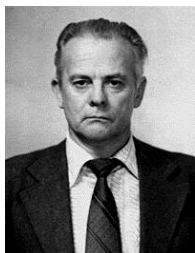
Опытно-конструкторским производством Института физиологии им. А. А. Богомольца совместно с сотрудниками этого института разработан и освоен серийный выпуск ряда приборов, необходимых для проведения современных

электрофизиологических исследований. Этими приборами снабжались все нейрофизиологические научные учреждения ближнего и дальнего зарубежья, что также оказывает плодотворное влияние на развитие отечественной электрофизиологии [5, 7].

Большой вклад сделан физиологами НАН Украины в нейрофизиологию. В монографии П. Г. Костюка «Двухнейронная рефлекторная дуга» (1959 г.) обобщены результаты исследования процессов возбуждения и торможения в нейронах спинного мозга. П. Г. Костюком, Д. А. Василенко, А. И. Пилявским и др. получены данные об особенностях организации синаптических связей ряда восходящих и нисходящих систем спинного мозга и определены принципы передачи информации в некоторых отделах этих систем. На основе широкого использования внутриклеточного отведения синаптических реакций различных типов центральных нейронов, а также микроскопического и ультрамикроскопического

изучения структуры синаптических связей получены полные схемы синаптических механизмов контроля центров спинного мозга со стороны двигательных центров головного мозга. Результаты обобщены в книге П. Г. Костюка «Механизмы нисходящего контроля деятельности спинного мозга» (1973 г.).

Получены новые данные о распределении и взаимодействии висцеральных и соматических окончаний афферентных волокон в различных сегментах спинного мозга. Итогом этих исследований явилась монография П. Г. Костюка и Н. Н. Преображенского «Механизмы интеграции висцеральных и соматических афферентных сигналов» (1975 г.) [6, 8].



**В.И. Скок
(1932-2003)**

При изучении физиологии вегетативной нервной системы получены данные об ионных механизмах действия медиаторов на постсинаптическую мембрану и изучен ход проводящих путей в разных ганглиях. Определены возможности участия вегетативных ганглиев в интегративной и рефлекторной деятельности. Результаты этих исследований обобщены в монографии В. И. Скока



Ю.П.Лиманский
(1930)

«Физиология вегетативных ганглиев» (1970 г.).

Ценные данные получены Ю. П. Лиманским, Н. Н. Преображенским при изучении реакций нейронов ретикулярной формации мозгового ствола на раздражение соматических и висцеральных афферентов. Детально изучены вне- и внутриклеточные реакции нейронов ядер тройничного нерва на разные раздражения. Эти данные обобщены в монографии Ю. П. Лиманского «Структура и функция системы тройничного нерва» (1976 г.).

Методом вызванных потенциалов и при изучении реакций отдельных нейронов разных ядер таламуса на различные раздражения Ф. Н. Серков определил их афферентные, эфферентные и внутриталамические связи. Создана примерная схема нейронной организации релейного ядра таламуса (медиальное коленчатое тело). Такая нейронная организация обеспечивает функциональное взаимодействие в таламусе разных афферентных систем.



**А.Ф. Макаrenchенко
(1903-1979)**



**Г.И.Маркелов
(1880-1952)**

А. Ф. Макаrenchенко и А. Д. Динабургом получены данные о влиянии различных структур гипоталамуса на кору больших полушарий и на обменные и вегетативные процессы. Показано, что вегетативные расстройства при поражении гипоталамуса могут протекать по симпатическому или парасимпатическому типу. На основе полученных данных предложены новые методы дифференциальной диагностики гипоталамических вегетативно-сосудистых синдромов и их комплексная терапия [6, 8].

Функциональные связи гипоталамуса с вегетативной нервной системой и корой головного мозга детально изучены Г. И. Маркеловым, который на основании данных о влиянии света и темноты на функцию разных органов выдвинул концепцию о наличии у животных и человека особой оптико-вегетативной системы.

Широко известны работы выдающихся анатомов и физиологов НАН Украины по изучению базальных ганглиев. Так, В. А. Черкес показал, что раздражение головки хвостатого

ядра вызывает не только торможение двигательных реакций, но и оказывает общее успокаивающее действие с появлением характерной для сонного состояния альфа-подобной веретенообразной электрической активности во многих структурах мозга. Одностороннее разрушение хвостатого ядра приводит к расстройству естественного сна и исчезновению в латеральной коре веретеновидной электрической активности. Двустороннее разрушение бледного шара вызывает исчезновение условного пищедобывающего рефлекса и рефлекса избегания.

Изучены электрические реакции нейронов базальных ганглиев на различные раздражения, что дало возможность уточнить сведения о нейронных связях между разными ядрами стриопаллидарной системы и о связях ядер с выше- и нижележащими образованиями головного мозга.

Значительное количество работ в Институте физиологии им. А. А. Богомольца выполнено по изучению физиологии коры больших полушарий и корково-

подкорковых взаимоотношений. Главным направлением этих исследований является изучение нервных процессов, возникающих в головном мозге при действии на организм разных афферентных раздражений. Установлено, что кратковременное раздражение вызывает в соответствующей проекционной области коры мозга длительную нейронную реакцию. Проведено детальное изучение нейронной организации двусторонних связей между таламусом и корой головного мозга; показано, что многие нейроны таламуса проецируются в несколько областей коры мозга. Определено число волокон и скорость проведения по ним нервных импульсов в некоторых центральных слуховых путях. Изучение синаптических процессов в нейронах проекционных областей коры мозга позволило выдвинуть положение о нейронных механизмах коркового торможения, согласно которому торможение в нейронах коры мозга возникает при обязательном участии специализированных вставочных тормозных нейронов. Эти нейроны находятся в основном на входе в



**Г.В.Фольборт
(1885-1960)**

кору мозга и непосредственно возбуждаются импульсами, поступающими в нее из таламуса. Изучено влияние на корковое торможение наркотических веществ. Результаты всех этих исследований обобщены в монографиях В. М. Сторожука «Функциональная организация соматической коры» (1973 г.) и Ф. Н. Серкова «Электрофизиология высших отделов слуховой системы» (1977 г.).

Интенсивно проводились в НАН Украины исследования по физиологии высшей нервной деятельности такими известными учеными как Г. В. Фольбортом, В. П. Протопоповым, А. И. Емченком, А. Е. Хильченком, П. В. Бирюковичем, Е. А. Рушкевич и др. В многочисленных работах Г. В. Фольборта (1949-1960) и его учеников детально изучены процессы истощения и восстановления. Показано, что торможение в центральной нервной системе является стимулятором развития в ней процессов восстановления. Установлено также, что развитие процессов истощения и

восстановления у животных с разными типами высшей нервной деятельности происходит по-разному. Большой заслугой Г. В. Фольборта в развитии физиологии высшей нервной деятельности было создание на Украине крупной физиологической школы [6, 8].

С 1960 г. в этом отделе под руководством А. Е. Хильченко исследовались физиологические механизмы формирования динамического стереотипа, особенности образования следовых условных рефлексов, а также оборонительных и пищедобывательных условных рефлексов у собак с различными типологическими особенностями высшей нервной деятельности. С помощью разработанной А. Е. Хильченко методики изучены подвижность нервных процессов и работоспособность головного мозга у людей разного возраста, изменения состояния высшей нервной деятельности человека под влиянием утомления, высокогорья, учебных нагрузок и др.

Под руководством В. А. Трошихина выполнен ряд работ по изучению формирования типа нервной системы в

онтогенезе, влияния на этот процесс половых и кортикостероидных гормонов (1968-1971).

В. В. Сиротским изучены особенности различных вегетативных реакций при выработке условных рефлексов у собак с разными типами нервной системы (1966-1975).

Создавались экспресс-методы и аппаратура для исследования основных свойств высшей нервной деятельности животных и человека. Так, впервые были разработаны критерии и методы оценки напряженности пилота в системе «пилот — самолет» с различным уровнем автоматизации, проведено изучение режимов труда водителей городских автобусов и такси. Определены физиологические критерии профотбора водителей автомобиля и распределения их по видам автотранспорта, профотбора телефонисток и радиотелеграфистов, рабочих гальванических цехов. Результаты этих работ использованы при решении вопросов, связанных с профотбором и профориентацией, эргономикой и инженерной



**В.П.Протопопов
(1880-1957)**

психологией.

Большой вклад в развитие физиологии высшей нервной деятельности на Украине был сделан В. П. Протопоповым (1950-1957). Созданный ним метод образования условных рефлексов в двигательной сфере позволил распространить изучение условных рефлексов на огромную по объему и значению область двигательных функций. Развитие им концепции о структуре моторного навыка, реакции преодоления, принцип «стимул — преграда» имеют большое значение для понимания сложных форм высшей нервной деятельности. В Институте физиологии им. А. А. Богомольца В. П. Протопоповым и его учениками были выполнены важные работы относительно физиологического анализа абстрактного мышления у здоровых людей и психически больных. Ради этого были созданы новые методики исследования временных связей на высоком уровне отвлечения и обобщения, которые позволили более дифференцировано определять функции второй сигнальной системы, ее типологические

особенности и характер нарушений при психической патологии [6, 8].

А. И. Емченко (1945-1960) провел детальное изучение значения факторов пространства и времени в условнорефлекторной деятельности, выявил участие двигательного анализатора при выработке и осуществлении условных движений в пространстве и показал роль промежутков времени как составного компонента условного раздражителя в условнорефлекторной деятельности.



**А.И.Емченко
(1893-1964)**

Изучая значение разных ядер гипоталамуса в регуляции деятельности органов пищеварения, П. Г. Богач (1970) вместе с группой сотрудников Института физиологии впервые установил роль гипоталамических механизмов в регуляции секреторной деятельности поджелудочной железы, желчсекреторной и желчевыделительной функции печени, а также всасывания пищевых веществ и солей в кишечнике. Были установлены закономерности взаимоотношений гипоталамуса, структур



**П.Г. Богач
(1918-1981)**

лимбической системы и коры больших полушарий мозга в регуляции деятельности пищеварительного тракта, роль центров гипоталамуса и структур лимбической системы мозга в регуляции количественного потребления еды и воды, а также локализация центра потребления воды в гипоталамусе [6, 8].

Во второй половине XX века были получены ценные для отечественной нейробиологии материалы.

Научно-исследовательская работа Днепропетровского университета в 1967-1988 годах была посвящена изучению нейрогуморальных механизмов регуляции висцеральных функций и изучению физиологических механизмов трофических влияний нервной системы на структуры спинного и продолговатого мозга и их роль в адаптивных процессах при висцеро-соматических взаимоотношениях. С 1985 по 1993 года под руководством проф. И. Я. Сердюченко научные интересы были сосредоточены на изучение механизмов нервно-трофических влияний, действия исключения периферии на состояние нервных



Е.А.Макий



Е.М. Поповкин

центров. В 1993 году была защищена докторская диссертация Е. А. Макия «Нейрофизиологические механизмы спинальной гиперрефлексии после повреждения периферических и центральных отделов нервной системы».

В Одесском университете в 1970 году под руководством Е. М. Поповкина изучаются эфферентные связки орбитально-фронтальной коры мозга, а с 1974 года научным направлением под руководством И. И. Ильина становится изучение морфологических проявлений адаптации разных отделов ЦНС, органов и тканей к неблагоприятным факторам в морских рейсах.



**И.И.Ильин
(1931)**

В лаборатории нейрогистологии Луганского национального университета с 1963 года проводились исследования особенностей строения и деятельности центральной нервной системы человека и животных, в частности, пробковых ядер двигательного и зрительного анализаторов. В 1965-1976 годах под руководством проф. С. М. Дионесова проводились



**С.М.Дионесов
(1901-1984)**



**А.А.Виноградов
(1942)**



**О.А.Виноградов
(1976)**

исследования в области физиологии боли, а именно изучение особенностей влияния болевых раздражений на организм в процессе онто- и филогенеза. С 2000 года под руководством проф. А. А. Виноградова научные интересы были сосредоточены на изучении механизмов развития и устранения острого вазогенного отека-набухания головного мозга. В 2001 году была защищена кандидатская диссертация О. А. Виноградова «Морфофункциональные механизмы развития венозного полнокровия в аденогипофизе при нарушении пульсового давления в пещеристых синусах» (экспериментальная работа). С 2011 года научные исследования доцента О. А. Виноградова посвящены изучению механизмов развития эндотелиальной дисфункции при черепно-мозговой травме. В это время в Луганском национальном университете под руководством проф. А. А. Виноградова научные исследования посвящены вопросам компьютерного моделирования имплантации трипанационных и травматических отверстий свода

черепа; изучается краниотопография черепа в вековом аспекте.

На базе Львовского национального медицинского университета имени Данилы Галицкого за инициативным планом в течение 2003-2007 лет в рамках национальной программы "Здоровье нации" выполнялась НИР на тему : "Актуальные проблемы неврологической патологии (рассеянный склероз, цереброваскулярные болезни, эпилепсия, болезни периферической нервной системы), новые возможности диагностики, лечения, профилактики".

Преимуществом работы над имеющимися аналогами является разработка новых диагностических и дифференциально-диагностических критериев рассеянного склероза. Впервые оценено качество жизни у украинских пациентов с эпилепсией и указано на пути улучшения лечебно-профилактических мероприятий относительно изменения тактики лечения, предоставления больным и их близким психологической помощи, определены социальные

приоритеты каждого больного и средства их достижения.

Современные исследования в Днепропетровском университете были посвящены решению научной проблемы – раскрытию механизмов развития спинальной суперрефлексии, по которой в 2008 году А. Г. Родинским была защищена докторская диссертация по теме: «Нейрофизиологический анализ функционирования спинного мозга в условиях особенно высокой возбудимости и возможности ее коррекции».

В это время под руководством проф. А. Г. Родинского научные исследования посвящены вопросам анализа биоэлектрических свойств рефлекторных дуг спинного мозга в условиях экспериментального сахарного диабета, а так же изучению электрофизиологических процессов в центральных и периферических структурах спинного мозга в этих условиях. Особенным блоком исследований по нейробиологии является вопрос компенсаторно-адаптационных механизмов нервной системы в условиях ее травматизации.



А.Г.Родинський

Рассматривается динамика ранней постденервационной спинальной гиперрефлексии с выяснением механизмов влияния на нее глюкокортикоидов и тестостерона. Изучаются особенности возобновления произвольных мышечных усилий сгибателей и разгибателей после повреждения периферических нервов.



Я.М. Шуба



Г.Г. Скибо

В Институте физиологии им. А. А. Богомольца в 1966–2003 гг. были созданы отделы физиологии коры головного мозга (акад. АН УССР Ф. Н. Серков), нервно-мышечной физиологии (акад. АН УССР М. Ф. Шуба, ныне – проф. Я. М. Шуба), физиологии вегетативной нервной системы (акад. АН УССР В. И. Скок), физиологии ствола мозга (проф. Ю. П. Лиманский), физико-химической биологии клеточных мембран (акад. НАН Украины О. А. Крышталь), нейрохимии (проф. М. К. Малышева), физиологии движений (докт. биол. наук К. В. Баев, ныне – проф. А. И. Костюков), цитологии (проф. Г. Г. Скибо), нейронных сетей (акад. НАН Украины Н. С. Веселовский).

В настоящее время эти отделы объединены в секторы

молекулярной физиологии и нейрофизиологии и образуют мощный международный научный центр, который проводит приоритетные исследования физико-химических основ организации биологических систем, проблем нейрофизиологии, нейрохимии и нейроморфологии [4].

Такой далеко неполный обзор хода анатомо-физиологических исследований в университетах и научно-исследовательских институтах Украины.

Литература

1. Азимов А. Краткая история биологии / А. Азимов. – М. : Мир, 1967. – 75 с.
2. Анохин П. К. От Декарта до Павлова / П. К. Анохин. – М. : Медгиз, 1994. – 109 с.
3. Биологическая наука в университетах и педагогических институтах Украины за 50 лет. – Харьков: Изд-во Харьковского ун-та, 1968. – 399 с.
4. Веселовский Н. С. Институт физиологии им. А. А. Богомольца НАН Украины – флагман исследований

молекулярной и клеточной физиологии мозга (к 75-летию о снования института) / Н. С. Веселовский, Ю. П. Лиманский, А. Н. Шевко // нейрофизиология / *neurophysiology*. – 2009. – Т. 41, № 2. – С. 99–112.

5. *Зіменковський Б. С.* Професори Львівського Національного Медичного Університету імені Данила Галицького: 1784 – 2009 / Б. С. Зіменковський, М. Р. Гжегоцький, О. Д. Луцик. – Львів : Наутілус, 2009. – 472 с.

6. *История Академии наук Украинской ССР* / Б. Е. Патон и др. – К. : Наукова думка, 1979. – 835 с.

7. *История биологии с начала XX века до наших дней* / Е. Б. Бабский и др. – Т.2. – М.: Наука, 1975. – 659 с.

8. Физиологические научные школы в СССР. – Л: Наука, 1988. – 368 с.

РАЗДЕЛ 1.

- **АНАТОМИЯ**
- **НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ**

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ЦНС

Нервная система играет основополагающую роль в регулировании всех проявлений жизнедеятельности организма и его поведения. Она контролирует и координирует работу разных органов и разных систем органов, объединяя их тем самым в целостный, функционально единый организм. Важной функцией нервной системы является обеспечение взаимодействия между организмом и окружающей его средой. Посредством органов чувств и специальных чувствительных нервных окончаний, расположенных в коже, внутренних органах и скелетных мышцах, нервная система постоянно полу-

чает информацию о состоянии внешней и внутренней среды. Таким образом, деятельность нервной системы, с одной стороны, направлена на интеграцию работы всех частей организма, а с другой — на взаимоотношения организма с окружающей средой и на регуляцию этих взаимоотношений.

Функционирование нервной системы связано с восприятием и обработкой разнообразной сенсорной информации, а также информационным обменом между различными частями организма и внешней средой. Передача информации между нервными клетками осуществляется в форме нервных импульсов. Нервные импульсы возникают в сенсорных нейронах как результат активации их воспринимающих структур, называемых *рецепторами*. Посредством связей, обеспечивающих передачу нервных импульсов между нервными клетками, осуществляется избирательное объединение (интеграция) рецепторного аппарата и эффекторного аппарата, реализующего ответную реакцию организма.

Нервная система обладает также памятью – способностью хранить и накапливать значимую для организма информацию, получаемую из внешней и внутренней среды.

Нейроны в нервной системе объединяются в нервные сети, которые обеспечивают сложную координированную деятельность организма. Для организации нервной системы в целом характерен принцип иерархического соподчинения нейронных сетей, структурно и функционально связанных с различными отделами мозга.

По топографическому принципу в нервной системе (НС) выделяют два основных отдела:

- центральную НС – содержит скопление нервных клеток, носящих название центров или ядер;
- периферическую НС – представлена нервами, т.е. отростками нервных клеток, тела которых находятся в ЦНС.

Функционально нервная система делится на соматическую и автономную. Соматический отдел нервной системы иннервирует тело и некоторые внутренние органы. Автономный отдел состоит из симпатической и парасимпатической частей, которые включают скопления клеток, расположенных в головном и спинном мозге, узлы, сплетения и вегетативные нервы, иннервирующие внутренние органы.

Нервная система:

Центральная НС

- головной мозг;
- спинной мозг

Периферическая НС:

а) соматическая НС:

- 12 пар ч.м.н.;
- 31 пара с.м.н.

б) автономная НС:

- симпатическая НС;
- парасимпатическая НС;
- метасимпатическая НС.

Центральная нервная система состоит из спинного и головного мозга. Спинной мозг заключен в позвоночном канале, а головной мозг – внутри мозгового черепа. На разрезе спинного и головного мозга различают участки более темного цвета – это серое вещество и участки белого цвета – это белое вещество мозга. *Серое вещество* представляет собой скопление тел нервных клеток и дендритов. *Белое*

вещество состоит из отростков нервных клеток (аксонов), покрытых миелиновой оболочкой, образующих проводящие пути.

Нервная система состоит из нервной ткани. Ткань – это совокупность клеток и межклеточного вещества, сходных по строению, происхождению и выполняемым функциям. Особенностью нервной ткани является почти полное отсутствие межклеточного вещества. Нервная ткань состоит из нейронов и вспомогательных клеток – нейроглии.

НЕЙРОГЛИЯ

Нейроглия, neuroglia – это аморфное вещество, окружающее нейроны, состоящее из особого рода клеток. Окружая нейроны, она способствует реализации специфической функции нервных клеток. В некоторых отделах нервной системы клеток нейроглии в 10 раз больше, чем самих нейронов. Нейроглия состоит из клеток различной формы и размеров и выполняет следующие функции: защитную, опорную, трофическую (участвует в обмене веществ). Нейроглия подразделяется на макроглию и микроглию. *Макроглия*, как и нейроны, возникает из эктодермы, а *микроглия* развивается из мезодермы и является производным мезенхимы. В состав макроглии входят эпендима, астроглия и олигодендроциты.

Астроглия в процессе эмбрионального гистогенеза возникает позже, чем эпендима. В нервной ткани высших позвоночных астроглия выполняет ряд важных функций. Астроглия состоит из клеток — *астроцитов* (astron — звезда), названных так потому, что от них радиально отходят

многочисленные отростки. Некоторые отростки заканчиваются концевой ножкой на поверхности кровеносных сосудов. Ядра астроцитов обычно имеют овальную форму, они крупные и располагаются в перикарионе. Цитоплазма перикарионов светлая и бедна органоидами. Из органоидов встречаются рибосомы, цистерны гладкой эндоплазматической сети, мелкие митохондрии. Цистерны гранулярной эндоплазматической сети отсутствуют. Из клеточных включений наблюдаются глыбки гликогена.

Различают два вида астроцитов: протоплазматические, или короткоотростчатые (плазматические), и фибриллярные, или волокнистые (рис.1).

Протоплазматические астроциты имеют многочисленные разветвленные, расходящиеся во все стороны от перикариона короткие отростки. Эти астроциты встречаются главным образом в сером веществе головного и спинного мозга; они не образуют волокон, а переплетением своих отростков формируют сетевидный каркас, или строуму, в которой располагаются нейроны.

В белом веществе головного и спинного мозга находятся преимущественно *фибрилярные, или волокнистые, астроциты*, отличающиеся тем, что имеют не столь многочисленные, но весьма длинные и тонкие отростки, которые образуют пучки волокон. Отростки астроцитов этого вида заполняют также все пространство между телами и отростками нервных клеток и образуют густую сеть, в которой лежат нейроны. Отростки

волокнистых астроцитов подходят к кровеносным капиллярам и образуют пограничные глиальные периваскулярные мембраны, осуществляя трофическую функцию по отношению к нейронам. Отростки астроцитов образуют также пограничный слой на поверхности головного и спинного мозга – пограничную мембрану мягкой мозговой оболочки, прилегающую к базальной мембране.

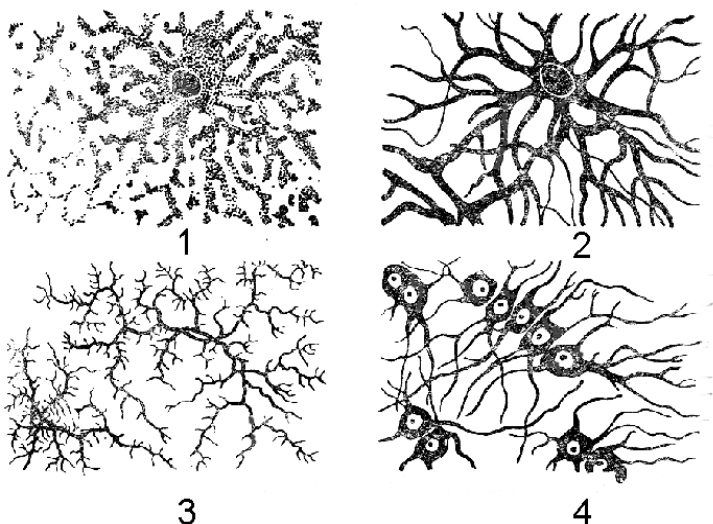


Рис. 1. Виды нейроглии:

1 – плазматические астроциты; 2 – волокнистые астроциты; 3 – микроглия (клетки Гортега); 4 – олигодендроглиоциты.

Астроциты выполняют следующие функции:
- служат опорой для нейронов;

- обеспечивают репарацию нервов после повреждения;
- изолируют и объединяют нервные окончания;
- участвуют в метаболических процессах.

В настоящее время отвергнуты прежние представления о том, что астроциты образуют часть гематоэнцефалического барьера или что они принимают участие в транспорте питательных веществ от кровеносных сосудов к нервным клеткам.

Олигодендроглия состоит из клеток, называемых *олигодендроглиоцитами*. Они находятся в сером и белом веществе головного и спинного мозга, а также за пределами центральной нервной системы. В сером веществе центральных отделов нервной системы они тесно прилегают к телам нейронов, в белом веществе располагаются рядами или группами, а за пределами центральной нервной системы сопровождают отростки нервных клеток и их концевые аппараты и известны под названием *шванновских клеток* или *нейролеммоцитов*. Клетки олигодендроглии мельче астроцитов, от их тел отходят немногочисленные более тонкие и короткие, древовидно ветвящиеся отростки, что и обусловило их название. Они не образуют синапсов. Форма олигодендроцитов овальная либо приближающаяся к кубической, ядро круглое, светлое, с одним ядрышком.

Лучше всего у них развита эндоплазматическая сеть. В центральной нервной системе олигодендроциты располагаются вокруг нейронов и их отростков, плотно контактируя с ними и образуя вокруг них капсулы и оболочки.

Олигодендроциты синтезируют вещество белого цвета липоидной природы, которое называется *миелином*. Последний входит в состав плазмалеммы олигодендроцитов, и ему присущи хорошие изоляционные свойства. Изолируя отростки нервных клеток, олигодендроциты препятствуют рассеиванию нервного возбуждения. Кроме того, олигодендроциты принимают участие в питании нейронов и водном обмене мозга, поскольку всегда контактируют с кровеносными сосудами и, по некоторым данным, вместе с астроцитами участвуют в хранении следов возбуждения в нервной системе. Предполагают, что они симбиотически связаны с некоторыми нервными клетками, осуществляя с ними сложный метаболический обмен.

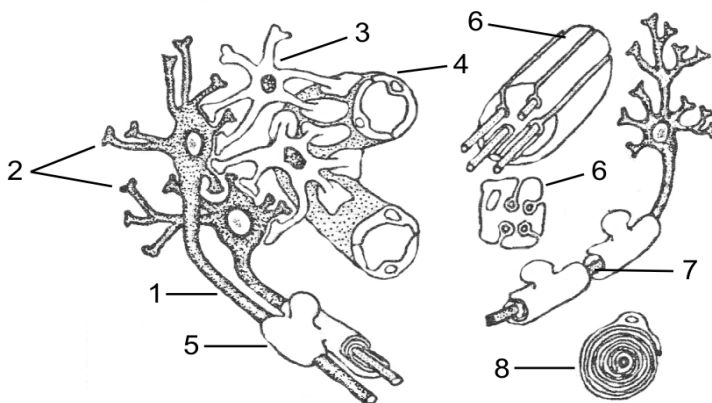


Рис. 2. Нейроглия:

1 - аксон; 2 - дендриты; 3 - астроцит; 4 - кровеносный капилляр; 5 - олигодендроглиозит; 6 - швановская оболочка; 7 - перехват Ранвье; 8 - миелиновая оболочка.

Микроглия представлена клетками микроглии, или клетками Гортгега, которые отличаются от таковых макроглии малыми размерами, а также функционально. Эти клетки имеют богатое хроматином овальное или удлиненное ядро, в котором располагается несколько ядрышек. Клетки микроглии имеют относительно небольшие древовидные отростки. В перикарионе обращают на себя внимание значительные размеры комплекса Гольджи. В нормальном состоянии клетки микроглии располагаются поодиночке в различных отделах центральной нервной системы и имеют описанное выше строение, но при раздражении могут изменять свою форму, округляются и приобретают способность к амебоидному движению и фагоцитозу. Если в НС возникают повреждения, эти клетки пролиферируют, движутся к очагу поражения и превращаются в крупные макрофаги, которые удаляют и фагоцитируют продукты распада. Эти особенности клеток микроглии, напоминающие таковые гистиоцитов рыхлой неоформленной соединительной ткани, обусловили их другое название — *гистиоциты головного мозга*. Функция клеток микроглии заключается не только в фагоцитозе остатков погибших нервных клеток и посторонних частиц, но и в запасании жира.

Наиболее древним видом макроглии является *эпендима* (ependyma — верхняя одежда). Клетки эпендимы называются *эпендимоцитами*. Эпендима лучше всего развита у низших позвоночных, а также у высших позвоночных на ранних стадиях развития нервной системы, во

время дифференциации клеток нервной трубки. На этой стадии развития эпендимоциты высших позвоночных выполняют роль структур, которые выстилают и ограничивают мозговую полость. Кроме этого, эпендимоциты выполняют роль опорных структур, так как их отростки образуют каркас, или строму, в промежутках которой развиваются нейроны. У низших позвоночных эти структурные и функциональные особенности эпендимы сохраняются на протяжении всего онтогенеза, а у человека и высших позвоночных опорные функции в дальнейшем берут на себя другие клетки макроглии, а эпендима лишь выстилает, подобно эпителию, полость спинномозгового канала и полости желудочков головного мозга (рис.3).

Клетки эпендимы располагаются в один ряд и имеют призматическую либо кубическую форму. Базальный конец эпендимоцитов суживается, и от него отходит цитоплазматический отросток, который идет радиально в глубь нервной ткани и заканчивается небольшим утолщением. Отростки эпендимоцитов, соединяясь между собой, образуют наружную пограничную мембрану, ограничивающую полость нервной трубки. У низших позвоночных слой эпендимы образует каркас нервной ткани. От цитоплазмы эпендимоцитов, обращенной в сторону полости спинномозгового канала и полостей желудочков мозга, отходят реснички, которых может быть до 40 штук на одну клетку. Ядра эпендимоцитов овальные, богатые хроматином. В цитоплазме клеток много митохондрий, хорошо развиты шероховатая

эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. Соединяются между собой эпендимоциты при помощи замыкающих поясков, десмосом и поясков слипания. С возрастом количество ресничек на свободной поверхности эпендимоцитов уменьшается, затем почти везде они исчезают и наблюдаются лишь в водопроводе среднего мозга. Вместо ресничек на свободной поверхности эпендимоцитов сохраняются лишь выросты цитоплазмы.

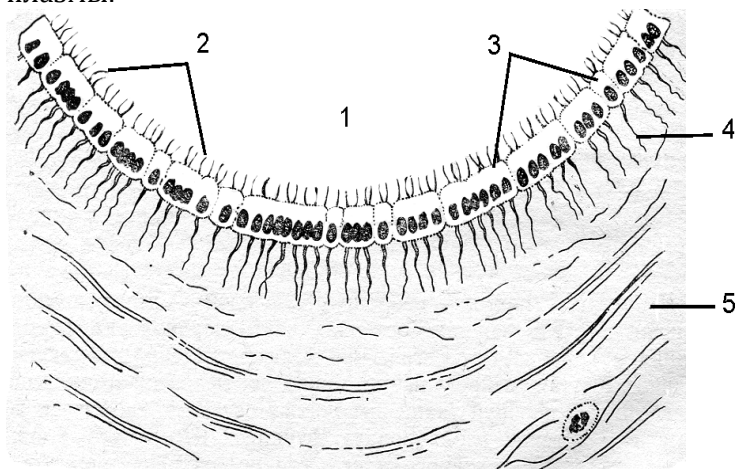


Рис. 3. Эпендима:

1 – спинномозговой канал; 2 – реснички и микроворсинки эпендимоцитов; 3 – эпендимоциты; 4 – отростки эпендимоцитов; 5 – серое вещество спинного мозга.

Базальная часть плазмалеммы эпендимоцитов образует глубокие и многочисленные складки, свидетельствующие об активном переносе веществ этими клетками. Клетки

эпендимы активнее нейронов синтезируют белки, а некоторым из них свойственна секреторная деятельность. По современным представлениям, эпендимоциты наряду с сосудистыми сплетениями желудочков головного мозга, принимают участие в образовании и движении спинномозговой жидкости.

НЕЙРОН

Нервная клетка – нейрон – основная структурная и функциональная единица нервной системы.

Нейрон, neuron – это сложноустроенная, высокодифференцированная нервная клетка, которая воспринимает раздражение, перерабатывает его в нервный импульс и передает к различным органам тела (рис.4).

Эти клетки имеют различную форму и величину. В нейроне различают тело и отростки. Диаметр тела нейронов колеблется от 4-6 мкм до 130 мкм. Тело нейрона или сома состоит из клеточной оболочки, ядра и цитоплазмы.

Снаружи нейрон покрыт нейролеммой, которая обеспечивает транспортную и рецепторную функции, а так же проведение нервного импульса. Ядро занимает центральное положение, содержит мало хроматина и потому представляется светлоокрашенным. Ядрышко наоборот резко окрашивающееся.

Нейроплазма состоит из гиалоплазмы с органеллами и включениями. К мембранным органеллам относятся митохондрии, лизосомы, аппарат Гольджи и ЭПС. Гранулярный ЭПС состоит из

мембран с фиксированными рибосомами. Комплексы таких мембран под световым микроскопом видны как особое «Тигроидное» вещество (вещество Ниссля). Оно отражает активность белково-синтетический процессов в клетке. К немембранным органеллам относятся микротрубочки, микрофиламенты и микрофибриллы. Микрофибриллы или нейрофибриллы, пронизывают плазму клетки и образуют ее опорный аппарат – цитоскелет.

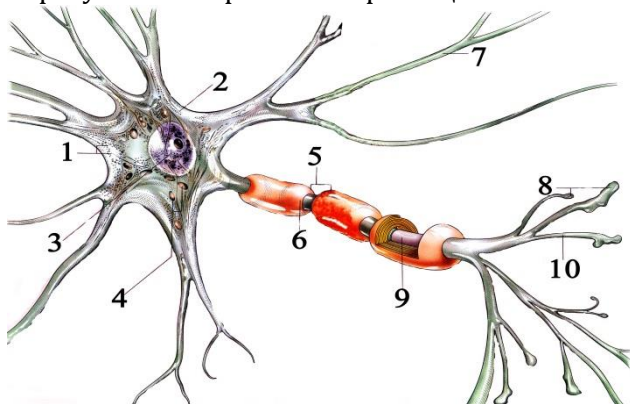


Рис. 4. Нейрон:

1 – тело клетки; 2 – нейролемма; 3 – ядро; 4 – вещество Ниссля; 5 – перехват Ранвье; 6 – миелиновая оболочка; 7 – дендриты; 8 – аксонные окончания; 9 - аксон; 10 – шипики.

От нервных клеток отходят отростки, концы которых специализированы соответственно выполняемой клеткой роли. Длина отростков различается: от нескольких микронов до 1-1,5 м.

Отростки нервной клетки делятся на 2 типа:

1) *аксоны* – это длинные отростки, сильно ветвящиеся на конце, которые передают возбуждение

от тела клетки; аксон всегда один, его длина может достигать до 1 м. Цитоплазма аксона ограничена мембраной и содержит микротрубочки, митохондрии ЭПС, синаптические пузырьки и плотные тельца. Начальный сегмент аксона – аксонный холмик – наиболее возбудим и является местом генерации нервных импульсов. Концевые разветвления аксона образуют синапсы. На некотором расстоянии от сомы у аксона появляется миелиновая оболочка. Миелиновая ткань имеет конистенцию жира и – для невооруженного глаза – белую окраску. Поэтому совокупность аксонов и образует белое вещество, состоящее из проводящих путей спинного и головного мозга.

2) *дендриты* – это короткие, сильно ветвящиеся отростки, по которым нервный импульс приходит к телу нервной клетки. В них входят тигроидные зерна и нейроплазма. Дендриты образуют конвергентную систему сбора информации. Для дендритов характерным является наличие шипиков – тонких отростков длиной 2-3 мкм. Шипики являются местом синаптического контакта дендритов.

Нейроны делятся по строению и по функциям:

По строению выделяют (рис.5):

- мультиполярный нейрон;
- биполярный нейрон;
- псевдоуниполярный нейрон;
- униполярный нейрон.

Мультиполярный нейрон – самый распространенный тип. Состоит из тела и многочисленных отростков.

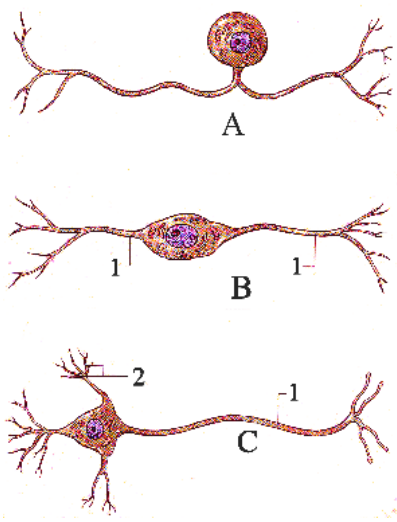


Рис.5. Виды нейронов:

- А – псевдоуниполярный нейрон;
 В – bipolarный нейрон; С – мультиполярный нейрон.
 1 – аксон; 2 – дендрит.

Биполярный нейрон – имеет продолговатое тело, с каждой стороны которого отходит отросток, имеющий с функциональной и структурной точки зрения характер аксона. Периферическая ветвь заканчивается дендритом. Встречается в сетчатке, статоакустических ганглиях.

Псевдоуниполярный нейрон – является разновидностью биполярного нейрона. От шарообразного тела отходят один отросток, который делится в виде буквы Т на две длинные ветви, одна из которых направляется в ЦНС, другая на периферию. Встречаются в спинальных ганглиях и чувствительных ганглиях черепномозговых нервов.

Униполярный нейрон – имеет шарообразное тело, от которого в стороны отходят мелкие веточки. Встречаются в нервной трубке зародыша.

По выполняемым функциям нейроны делят на:

1) чувствительные, афферентные (центростремительные) – несут возбуждение от рецепторов в ЦНС;

2) двигательные, эфферентные (центробежные) – передают возбуждение от ЦНС к рабочему органу;

3) промежуточные или вставочные – соединяют между собой афферентные и эфферентные пути.

Между нейронами и кровью в головном и спинном мозге существует барьер, который называется *гематоэнцефалический*. Он обеспечивает избирательное поступление веществ из крови к нейронам. Он выполняет защитную функцию, т.к. обеспечивает постоянство физико-химических свойств спинно-мозговой жидкости, что очень важно для нормального функционирования ткани мозга.

НЕРВНОЕ ВОЛОКНО

Нервное волокно, *neurofibr*a – это отросток нейрона, покрытый оболочкой. Диаметр нервного волокна колеблется от 0,5 до 1700 мкм, длина может превышать 1 м. Выделяют такие типы нервных волокон:

- безмякотные или немиелинизированные – это нервные отростки покрытые только швановской оболочкой;

- мякотные или миелинизированные – это отростки покрытые швановской и миелиновой оболочками.

Безмякотные нервные волокна распространены преимущественно во внутренних органах тела человека и млекопитающих животных.

Они построены примитивнее, нежели мякотные нервные волокна. В состав безмякотного нервного волокна входят от 7 до 12 отростков нервных клеток, которые вдавлены в шванновскую клетку и окружены плазмалеммой последней (рис.2). Снаружи безмякотное нервное волокно покрыто тонкой соединительнотканной базальной мембраной. Шванновские клетки отличаются от олигодендроглиоцитов центральных отделов нервной системы тем, что лишены коротких древовидных отростков. Они располагаются цепочками, одна за другой вдоль отростков нервных клеток. Поскольку отростки нервных клеток вдавлены в цитоплазму шванновских клеток в различной степени, то плазмалемма последних, естественно, также в различной степени изолирует отдельные осевые цилиндры. Это позволяет отросткам нервных клеток переходить из одного безмякотного волокна в другое. Отростки нервных клеток, которые полностью погружены в цитоплазму шванновских клеток, как будто бы подвешены на двойной складке плазмалеммы последних. Это образование носит наименование *мезаксона*. Поскольку отростки нервных клеток окружены плазмалеммой шванновских клеток только один раз, то нервный импульс при прохождении рассеивается. Он проходит по безмякотным нервным волокнам в 10 раз медленнее, нежели по мякотным.

Мякотные нервные волокна наблюдаются как в центральной, так и в периферической нервной системе. Если шванновская клетка обвивает мезаксоном один отросток нервной

клетки, образуя вокруг него много витков, то такое нервное волокно называется *мякотным*. Миелиновая оболочка образуется в результате многократного спирального закручивания (до 100 слоев) шванновской клетки вокруг осевого цилиндра, при этом ядро и цитоплазма шванновской клетки оттесняются на периферию (рис.2). Мякотная оболочка имеет значительную толщину и хорошо видима при световой микроскопии. Она представляет собой мезаксон — впяченную внутрь цитоплазмы шванновской клетки ее сдвоенную плазмалемму. Начиная с мезаксона, обе плазмалеммы шванновской клетки сливаются своими поверхностными белковыми слоями в один слой, имеющий вид сплошной электронно-плотной линии, по обеим сторонам которой располагаются светлые липидные слои. За липидными слоями следует общий белковый слой. Такое слияние двух плазмалемм шванновской клетки называется *миелиновой пластинкой*. Количество миелиновых пластинок, обвивающих осевой цилиндр, может достигать двадцати.

Поскольку плазмалемма и образованный ею мезаксон шванновской клетки имеют в своем составе липоид миелин, то мякотная оболочка получила название *миелиновой*.

Миелиновые оболочки нервных волокон в пределах центральной нервной системы имеют такое же строение, как и в периферической, однако в головном и спинном мозге они образованы олигодендроцитами и частично астроцитами и не покрыты снаружи тонкой соединительнотканной базальной мембраной.

За пределами центральной нервной системы шванковские клетки следуют одна за другой вдоль мягкотного нервного волокна, однако при переходе от одной шванновской клетки к другой мягкотная оболочка прерывается. В месте контакта шванковских клеток миелин отсутствует и нервные волокна суживаются. Эти сужения носят название *перехватов Ранвье* или узлов нервного волокна. Длина каждого перехвата Ранвье – от 0,5 до 2,5 мкм.

Они имеют большое значение для доступа к нервному волокну ионов и увеличивают скорость проведения нервного возбуждения. В перехватах Ранвье шванновские клетки соединяются между собой пальцевидными отростками. Здесь же наблюдается скопление митохондрий, что свидетельствует о повышенной активности этой части миелинового волокна.

Участок между перехватами Ранвье называется *межузловым сегментом*. В пределах межузлового сегмента нервного волокна миелиновая оболочка бывает растянута и раздвинута цитоплазмой шванновской клетки, и при световой микроскопии эти места имеют вид светлых воронкообразных зон, называемых *насечками Шмидта – Лантермана* или насечками миелина. Последние отсутствуют в пределах центральной нервной системы. Естественно, что в каждом межузловом сегменте нервного волокна имеется лишь одна шванновская клетка, ядро и основная масса цитоплазмы которой располагаются на периферии мягкотного нервного волокна. Наличие в мягкотном нервом волокне только одного отростка

нервной клетки, хорошо изолированного миелиновой оболочкой, а также перехватов Ранвье, обеспечивает быстрое (до 120 м/с) и точное проведение нервных импульсов.

Миелиновые оболочки выполняют опорную, барьерную, возможно трофическую и транспортную функции.

Пучки нервных волокон, окруженные соединительнотканной оболочкой – *эпиневрием* – называется *нервом*. Эпинервий состоит из рыхлой неоформленной соединительной ткани, богатой коллагеновыми волокнами, фибробластами, жировыми клетками, кровеносными и лимфатическими сосудами. В нервных стволах, имеющих значительную толщину, от наружной оболочки нерва отходят внутрь его тонкие прослойки рыхлой неоформленной соединительной ткани, которые разделяют нерв на пучки. Каждый такой пучок окружен наружной соединительнотканной оболочкой – *периневрием*. Направленные внутрь выросты перинервия (*эндоневрий*), делят пучок нервных волокон на более мелкие пучки. Нервные волокна и самые мелкие пучки окружены прозрачными и тонкими оболочками – периневральными влагалищами, образованными плоскими клетками нейроглии.

Нервы делят на три типа в зависимости от того, в каком направлении они передают импульсы:

- афферентные или сенсорные (обонятельный, зрительный, слуховой);

- эфферентные или двигательные (глазодвигательный, отводящий, блоковый);

- смешанные – передают импульсы в обоих направлениях (тройничный, блуждающий, все спинномозговые нервы).

СИНАПС

Синапс, *synapsis*, (от греч. смыкаю, соединяю) – это структуры, соединяющие аксонное окончание одного нейрона с телом другого.

В структуре синапсов выделяют пресинаптическую и постсинаптическую мембраны, синаптическую щель и синаптические пузырьки.

По особенностям анатомического строения синапсы делятся на электрические и химические.

Электрический синапс своей ультраструктуре отличается симметричностью и тесным контактом обеих мембран. Физиологические и морфологические наблюдения показывают, что суженная синаптическая щель в месте электрического контакта перекрыта тонкими каналцами, делающими возможным быстрое продвижение ионов между нервными клетками. В электрических синапсах часто встречаются синаптические пузырьки, как в пре- так и постсинаптических окончаниях. В электрических синапсах не бывает синаптической задержки и электрическая передача происходит в обоих направлениях. У млекопитающих электрические синапсы были описаны только в некоторых областях ЦНС, тогда как у низших животных они встречаются значительно чаще.

Химический синапс представляет собой специфический несимметрический контакт между клеточными мембранами (рис.6). Передачу нервного импульса осуществляют только в одном направлении

с пресинаптической мембраны на постсинаптическую. Химический синапс состоит из следующих компонентов: пресинаптическое окончание, синаптический комплекс, синаптическая щель, субсинаптическая мембрана, постсинаптическая мембрана.

Пресинаптическое окончание представляет собой расширение на конце аксона, в котором содержатся следующие структуры:

- синаптические пузырьки – гранулярные и агранулярные – различных размеров, содержащие биологически активные вещества – медиаторы;
- митохондрии;
- микроволоконца;
- цистерны гладкого ЭПР.

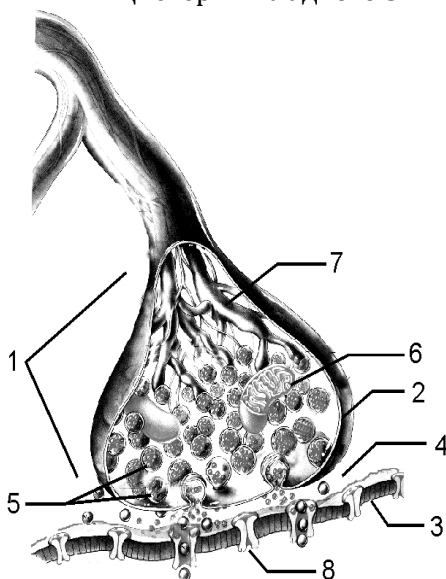


Рис. 6. Химический синапс:

- 1 – аксонное окончание; 2 – пресинаптическая мембрана; 3 – постсинаптическая мембрана; 4 – синаптическая щель; 5 – синаптические пузырьки; 6 – митохондрии; 7 – микроволоконца; 8 – каналы мембраны.

Синаптический комплекс представляет собой часть пресинаптической мембраны и синаптической щели вместе со скоплением синаптических пузырьков.

Внутри оболочки пресинаптической мембраны сосредоточен осмиофильный материал, который распространяется на определенное расстояние между синаптическими пузырьками. Полагают, что данное образование проводит синаптические пузырьки к мембране, где они путем экзоцитоза выделяют содержащийся в них медиатор в синаптическую щель. Синаптическая щель в месте синаптического комплекса несколько шире.

Место непосредственного контакта с постсинаптической мембраной называется субсинаптической мембраной. Характерной ее особенностью является наличие рецепторов к различным медиаторам, которые поступают в синаптическую щель. Субсинаптическая мембрана является электрофизиологически невозбудимой и служит посредником в передаче нервного импульса.

РЕФЛЕКТОРНАЯ ДУГА

Путь, по которому проходит нервный импульс от рецептора к исполнительному органу (эффектору) через ЦНС, называется *рефлекторной дугой* (рис.7).

В состав рефлекторной дуги входят:

- 1) рецептор, который воспринимает раздражение;
- 2) афферентное волокно, которое представляет собой отросток афферентного нейрона, и по которому нервный импульс передается в центральную нервную систему;

3) нервный центр, который состоит из вставочных нейронов, выполняющих данный рефлекс;

4) эфферентное волокно, которое представляет собой отросток эфферентного нейрона, и по которому нервный импульс направляется к эффектору или исполнительному органу;

5) эффектор или исполнительный орган (мышца, железа).

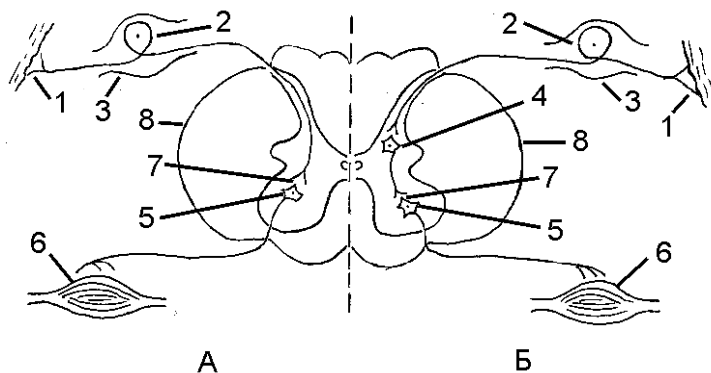


Рис. 7. Рефлекторная дуга (схематично):

А – двухнейронная рефлекторная дуга; Б – трехнейронная рефлекторная дуга.

1 – рецептор; 2 – афферентный нейрон; 3 – спинномозговой узел; 4 – вставочный нейрон; 5 – эфферентный нейрон; 6 – эффектор; 7 – синапс; 8 – ЦНС (спинной мозг).

По количеству нейронов входящих в состав рефлекторной дуги выделяют:

1) двунейронную – это рефлекторная дуга, образованная всего двумя нейронами (афферентным и эфферентным);

2) многонейронную – это рефлекторная дуга, образованная тремя и более нейронами. Увеличение числа нейронов происходит за счет вставочных нейронов.

По количеству контактов (синапсов) между нейронами выделяют такие рефлекторные дуги:

1) моносинаптическая – это рефлекторная дуга, между нейронами которой имеется один синапс;

2) полисинаптическая – это рефлекторная дуга, между нейронами которой имеется два и более синапсов.

Область тела (например, участок кожи), раздражение которой вызывает определенный рефлекс, называется *рефлексогенной зоной*, или *рецептивным полем рефлекса*.

СПИННОЙ МОЗГ

Спинальный мозг, *medulla spinalis* – располагается в позвоночном канале. Представляет собой несколько сплюснутый спереди назад, цилиндрический тяж длиной около 45 см у мужчин и 41–42 см у женщин.

Масса спинного мозга у взрослого человека равна 26–38 г., а его объем – 28–30 см³. В центре спинного мозга проходит канал, который продолжается в головном мозге. Начинается на уровне I шейного позвонка и заканчивается на уровне I-II поясничного позвонка.

Спинальный мозг имеет 2 утолщения: *шейное и поясничное*, *intumescencia: cervicalis; lumbalis*, (рис.8). Они образованы скоплением нервных клеток, от которых отходят нервы, иннервирующие верхние и нижние конечности. Из этих утолщений более обширно поясничное, но более дифференцированное

шейное, что связано с более сложной иннервацией рук.

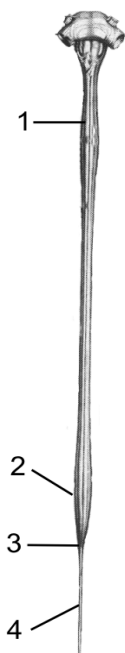


Рис. 8. Спинальный мозг (внешнее строение):

1 – шейное утолщение; 2 – поясничное утолщение; 3 – конус; 4 – терминальная нить.

Спинальный мозг заканчивается сужением в виде конуса (conus medullaris), от которого отходит пограничная или терминальная нить (filum terminale). Она представляет собой атрофированную часть спинного мозга. Пограничная нить состоит из оболочек спинного мозга и прикрепляется ко II копчиковому позвонку.

Спинальный мозг

имеет три оболочки (рис.9):

1. Наружная – твердая (фиброзная), представляет собой блестящую беловатого цвета оболочку. Состоит из плотной фиброзной ткани, с большим количеством эластических волокон. Имеет вид широкого продолговатого мешка, цилиндрической формы, который состоит из 2 листков; пространство между ними называется эпидуральным.

2. Средняя – паутинная, тонкая, полупрозрачная, лишенная сосудов

соединительнотканная пластинка, окружающая спинной мозг, образует футляр.

3. Внутренняя – мягкая или сосудистая (образована рыхлой соединительной тканью, содержит большое количество кровеносных сосудов).

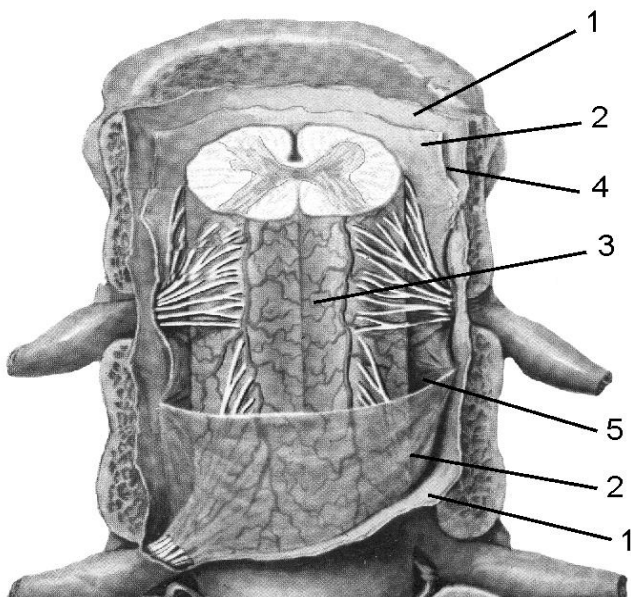


Рис. 9. Оболочки спинного мозга:

1 – твердая (фиброзная) оболочка; 2 – паутинная оболочка; 3 – мягкая (сосудистая) оболочка; 4 – субдуральное пространство; 5 – подпаутинное пространство.

Между твердой и паутинной оболочками спинного мозга находятся пространства в виде капилляроподобных «щелей» - *субдуральное пространство*. Между мягкой и паутинной

оболочками находится *подпаутинное пространство*, заполненное спинно-мозговой жидкостью (выполняет защитную функцию).

Передней и задней центральными бороздами спинной мозг делится на правую и левую симметричные половины. Каждая половина боковыми бороздами делится на три продольных канатика. Задний канатик в шейном отделе делится на два пучка: *пучок Голля* и *пучок Бурдаха*.

На поперечном разрезе спинного мозга видно, что он состоит из серого и белого вещества. Серое вещество располагается внутри белого и по форме напоминает летящую бабочку (рис.10).

Серое вещество представляет собой скопление тел нейронов и их дендритов, а белое вещество скопление миелинизированных отростков – аксонов. Серое вещество образует две колонны, помещенные в правой и левой половине спинного мозга. В его середине заложен узкий центральный канал, проходящий по всей длине спинного мозга и содержащий спинномозговую жидкость. Вверху он сообщается с 4 желудочком продолговатого мозга, а внизу, в области конуса, заканчивается небольшим расширением. С возрастом центральный канал суживается и местами может зарастать. Серое вещество, окружающее центральный канал, называется *промежуточным веществом*.

У серого вещества выделяют *передние, задние и боковые рога*. Передние рога расширенные, задние – заостренные. Боковые рога находятся только в области грудных сегментов. Поэтому в шейном отделе серое вещество имеет форму большой буквы Н.

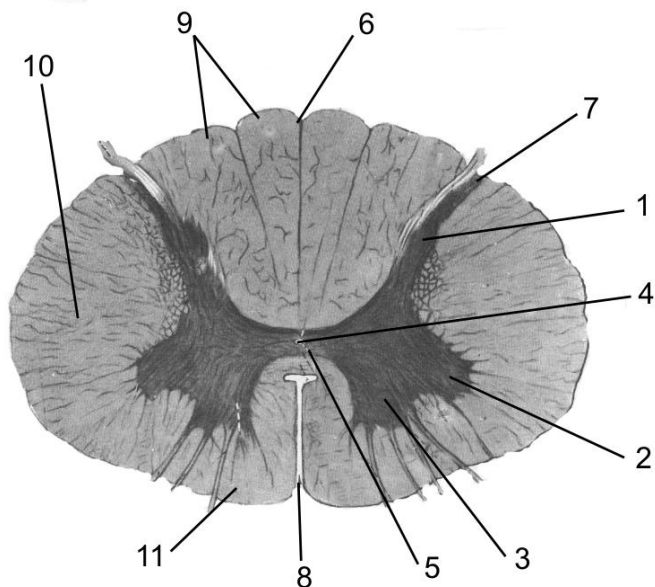


Рис. 10. Спинальный мозг (внутреннее строение):

1 – задние рога спинного мозга; 2 – боковые рога; 3 – передние рога; 4 – центральный канал; 5 – центральное промежуточное вещество; 6 – задняя центральная борозда; 7 – задняя боковая борозда; 8 – передняя центральная щель; 9 – задние канатики; 10 – боковой канатик; 11 – передний канатик.

Участки серого вещества, где густо расположены клетки, называется ядрами. Клетки задних рогов образуют ядра, воспринимающие из тела различные виды чувствительности – *соматически чувствительные ядра*. Передние корешки содержат третьи двигательные нейроны, иннервирующие скелетную мускулатуру – это *соматически двигательные ядра*. Наибольшее число

ядер содержится в передних рогах шейного утолщения. В боковых рогах заложены клетки, иннервирующие вегетативные органы. Это *ядра автономной нервной системы* (рис.12).

Отростки нервных клеток, располагающиеся внутри позвоночного канала, образуют *корешки* спинного мозга. Отсюда – отростки клеток чувствительных ядер задних рогов спинного мозга, будут называться задние корешки. Через задние корешки возбуждение передается из периферии в спинной мозг, поэтому это чувствительные корешки. Отростки клеток двигательных ядер передних рогов спинного мозга будут образовывать передние корешки спинного мозга. Через передние корешки возбуждение передается от спинного мозга к мышцам и другим органам, поэтому это двигательные корешки.

На некотором расстоянии от спинного мозга двигательный корешок прилегает к чувствительному, и они вместе образуют *ствол смешанного спинномозгового нерва*. Этот ствол очень короткий, т.к. после выхода из межпозвоночного отверстия он распадается на 4 основные ветви: спинную, брюшную, соединительную и оболочечную. В межпозвоночных отверстиях задний корешок имеет утолщение – спинномозговой узел – содержащий псевдоуниполярные афферентные нейроны (рис.11).

Вследствие того, что спинной мозг короче позвоночного канала, место выхода нервных корешков не соответствует уровню межпозвоночных отверстий и направляются вниз. В поясничной части нервные корешки спускаются параллельно

терминальной нити, облекая ее густым пучком, который называется – *конский хвост*.

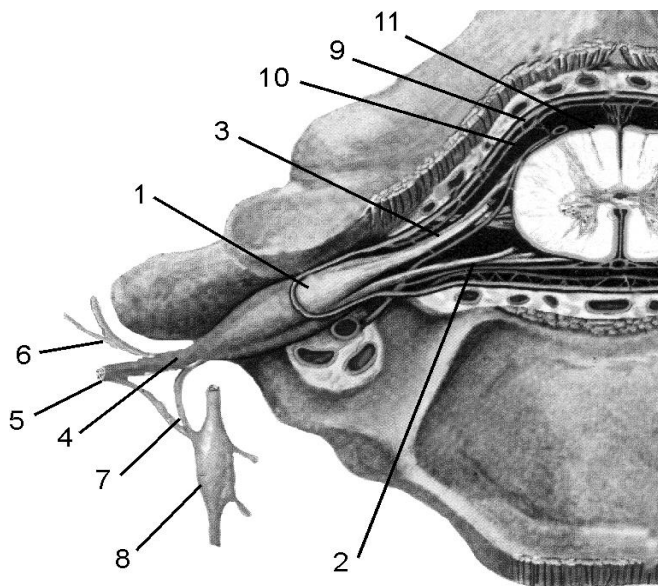


Рис. 11. Образование спинномозгового нерва:

1 – Спинномозговой узел; 2 – передние корешки; 3 – задние корешки; 4 – ствол спинномозгового нерва; 5 – передняя ветвь; 6 – задняя ветвь; 7 – соединительные ветви; 8 – узел симпатического ствола; 9 – твердая оболочка; 10 – паутинная оболочка; 11 – мягкая оболочка.

Спинальный мозг имеет сегментарное строение. *Сегмент* – это участок серого вещества спинного мозга, которому соответствует пара передних и задних корешков. Поэтому в соответствии с количеством сегментов от спинного мозга отходят 31 пара спинномозговых нервов. Выделяют 8 шейных

сегментов ($C_1 - C_8$) – они соответствуют 7 шейным позвонкам; 12 грудных сегментов ($Th_1 - Th_{12}$) – 9 грудным позвонкам; 5 поясничных сегментов ($L_1 - L_5$) – телам 10, 11 и верхней половине 12 грудных позвонков; 5 крестцовых ($S_1 - S_5$) и 1 копчиковый сегменты – нижней половине 12 грудного позвонка и телу 1 поясничного позвонка.

Белое вещество располагается вокруг серого вещества. Представляет собой скопление отростков нервных клеток и выполняет проводящую функцию. Белое вещество делится бороздами на передние, задние и боковые столбы (или канатики). В них располагаются проводящие пути (рис.12).

Белое вещество состоит из трех систем нервных волокон:

- короткие ассоциативные волокна – образуют собственный аппарат спинного мозга, который включает узкую полоску белого вещества, окружающую серое вещество. Это филогенетически старое образование, т.к. имеет сегментарную структуру. Осуществляет безусловные рефлексы.

- длинные афферентные (чувствительные) волокна;

- длинные эфферентные (двигательные) волокна – связывают спинной и головной мозг.

Проводящие пути, по которым возбуждение проходит от рецепторов к головному мозгу, называется чувствительные или *восходящие*. Проводящие пути, по которым возбуждение проходит от головного мозга к рабочим органам – двигательные или *нисходящие*. Пути, которые проводят нервные импульсы к коре больших

полушарий или отходят от неё, называются *сознательными*. Пути, которые проводят нервные импульсы к подкорковым структурам или отходят от них, называются *бессознательными*.

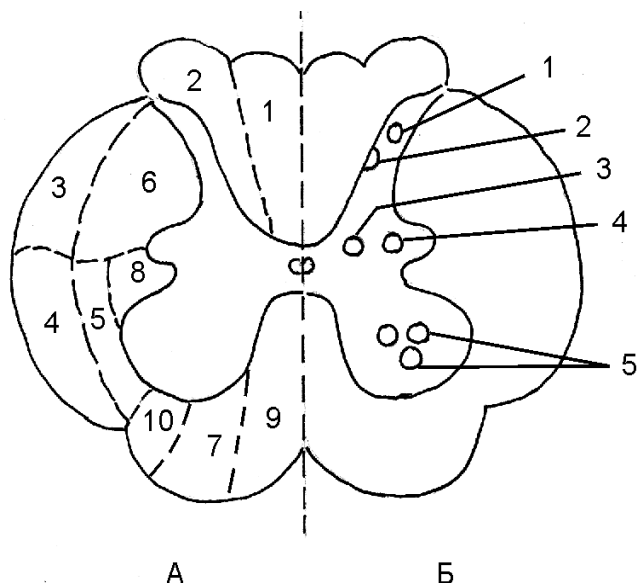


Рис. 12. Внутреннее строение спинного мозга (схематично):

А – *проводящие пути спинного мозга*: 1 – тонкий путь; 2 – клиновидный путь; 3 – дорсальный спинно-мозжечковый путь; 4 – вентральный спинно-мозжечковый путь; 5 – спинно-таламический путь; 6 – боковой пирамидный путь; 7 – передний пирамидный путь; 8 – руброспинальный путь; 9 – тектоспинальный путь; 10 – вестибулоспинальный путь.

Б – *ядра серого вещества спинного мозга*: 1 – собственное ядро заднего рога; 2 – дорсальное ядро заднего рога; 3 – латеральное промежуточное ядро; 4 – медиальное промежуточное ядро; 5 – двигательные ядра переднего рога.

Рецепторы – это специализированные клетки, эволюционно приспособленные к восприятию из внешней или внутренней среды организма того или иного раздражителя и преобразованию его из физической или химической природы в форму нервного импульса.

Рецепторы:

Экстерорецепторы

- Контактные (кожа);

- Дистантные

(органы чувств);

Интерорецепторы

- Проприорецепторы (ОДА);

- Висцерорецепторы

(внутренние органы).

Восходящие пути спинного мозга:

1 – тонкий проводящий путь (*пучок Голля*) – сознательный проприорецептивный путь. Проводит возбуждение от проприорецепторов аппарата движения нижней части тела и нижних конечностей в кору передней и задней центральной извилины больших полушарий; путь образован аксонами чувствительных клеток всех спинномозговых узлов, лежащих ниже 4-го грудного сегмента.

2 – клиновидный путь (*пучок Бурдаха*) – сознательный проприорецептивный, проводит возбуждение от проприорецепторов верхней части тела и верхних конечностей в кору передней и задней центры извилин больших полушарий; путь образован аксонами чувствительных клеток всех спинномозговых узлов, лежащих выше 4-го грудного сегмента.

Пути Голля и Бурдаха обеспечивают мышечно-суставное чувство, чувство стереогноза (узнавание

предмета на ощупь), определение положения тела в пространстве, а также тактильную чувствительность.

3 – *дорсальный (задний) спинно-мозжечковый путь* – бессознательный проприорецептивный; проводит возбуждение от проприорецепторов мышц и сухожилий через клетки дорсального ядра заднего рога в кору мозжечка.

4 – *вентральный (передний) спинно-мозжечковый путь* – бессознательный проприорецептивный; проводит возбуждение от проприорецепторов мышц и сухожилий через клетки собственного ядра заднего рога в кору мозжечка. Участвуют в бессознательной координации движений.

5 – *спинно-таламический путь* – экстерорецептивный бессознательный; проводит возбуждение от экстерорецепторов кожи через клетки медиального промежуточного ядра в кору задней центральной извилины больших полушарий; путь болевой, температурной и тактильной чувствительности.

Нисходящие пути спинного мозга. Двигательные (нисходящие) пути проводят возбуждение из головного мозга к двигательным нейронам передний рогов серого вещества спинного мозга, а оттуда к рабочим органам.

6 – *боковой пирамидальный путь* – сознательный, начинается от больших пирамидных клеток Беца передней центральной извилины, а затем идет в боковом канатике спинного мозга.

7 – *передний пирамидальный путь* – сознательный, начинается от больших пирамидных клеток Беца передней центральной извилины, а

затем спускается по переднему канатику спинного мозга.

8 – *руброспинальный путь* – бессознательный эфферентный; проводит возбуждение от красных ядер среднего мозга к двигательным нейронам передних рогов спинного мозга, образован аксонами клеток красных ядер.

9 – *тектоспинальный путь*, образован аксонами клеток ядер бугров четверохолмия среднего мозга, проводится возбуждение от бугров четверохолмия к двигательным нейронам передних рогов спинного мозга – к мышцам; путь участвует в осуществлении рефлексов на зрительные и слуховые раздражения. Это путь самосохранения жизни человека.

10 – *вестибулоспинальный путь*, проводит возбуждение от вестибулярных ядер моста к двигательным нейронам передних рогов спинного мозга; путь образован аксонами клеток вестибулярных ядер моста; путь участвует в осуществлении равновесия тела и ориентации в пространстве.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг помещается в полости черепа и имеет форму, в общих чертах соответствующую внутренним очертаниям черепной полости. Его верхнебоковая поверхность, свод черепа, выпукла, а основание мозга – более или менее уплощено.

У взрослого человека головной мозг в среднем имеет массу 1375 г, сагиттальный размер составляет

16–17 см, поперечный – 13–14 см, вертикальный – 10,5–12,5 см. Объем в среднем 1200 см³.

Индивидуальные колебания головного мозга современного человека довольно велики и не зависят от степени его одаренности. Наиболее частые колебания от 1100 до 1700 г. В пределах этих колебаний была масса мозга И.П. Павлова (1653 г), Д.И. Менделеева (1571 г). Наряду с этим масса мозга И.С. Тургенева (2012 г), Байрона (1807 г), И.Ф. Шиллера (1785 г) превышала максимальную массу, а мозг Анатоля Франса (1017 г) имел минимальную массу, известную для современного человека.

В головном мозге можно различать три крупные части: большой мозг, малый мозг или мозжечок и мозговой ствол. Наибольшую часть всего головного мозга занимают полушария, за ними по величине следует мозжечок, остальную сравнительно небольшую часть составляет мозговой ствол.

Головной мозг делится на пять отделов:

- 1) продолговатый мозг;
- 2) задний мозг;
- 3) средний мозг;
- 4) промежуточный мозг;
- 5) конечный мозг.

Продолговатый, задний (кроме мозжечка), средний и промежуточный мозг составляют мозговой ствол. Продолговатый и задний мозг еще называют *ромбовидный мозг*, а промежуточный и конечный мозг – *передний мозг*.

В головном мозге различают более древнюю часть – мозговой ствол и более молодую – полушария головного мозга. Последние у человека наиболее развиты.

ПРОДОЛГОВАТЫЙ МОЗГ

Продолговатый мозг представляет собой непосредственное продолжение спинного мозга в ствол головного мозга. Поэтому он является как бы переходным отделом от спинного мозга к головному и сочетает в себе черты строения спинного мозга и начального отдела головного мозга (рис.13).

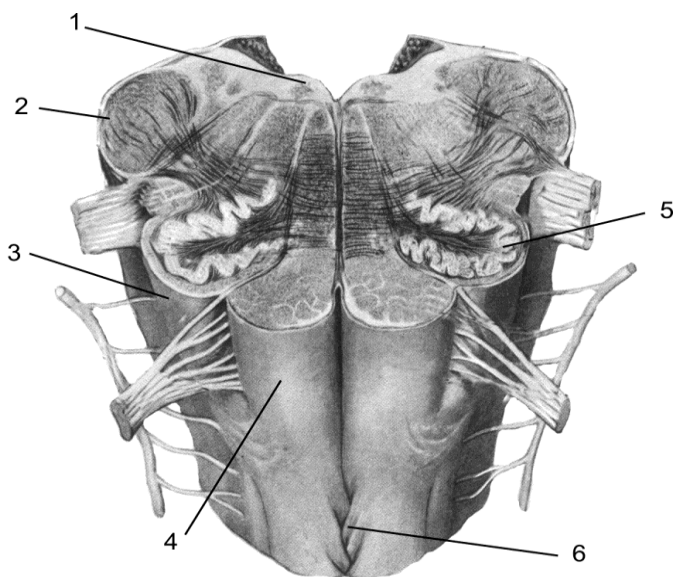


Рис. 13. Продолговатый мозг:

1 - ядро подъязычного нерва; 2 - нижние ножки мозжечка; 3 - олива; 4 - пирамида; 5 - ядро оливы; 6 - перекрест пирамид.

Продолговатый мозг имеет форму конуса, несколько сдавленную в переднезаднем направлении.

Верхний расширенный конец граничит с задним мозгом. Представляясь как бы вздутием ствола мозга, продолговатый мозг нередко обозначают словом «луковица», или бульбарной частью мозгового ствола. Продолговатый мозг своей передней поверхностью располагается на скате затылочной кости, занимая его нижний участок до большого затылочного отверстия. Продольный размер продолговатого мозга составляет 3 см., поперечный, в среднем – 1,5 см, переднезадний до 1 см. Продолговатый мозг человека имеет длину около 28 мм.

На внешней поверхности продолговатого мозга выделяют переднюю и заднюю центральные борозды, которые являются продолжением спинномозговых и делят его на две симметричные половины; переднюю и заднюю боковые борозды. Передняя центральная борозда (щель), направляясь кверху, заканчивается небольшим углублением – слепым отверстием – расположенным на поперечной борозде, отделяющей продолговатый мозг от моста. В нижней части продолговатого мозга она частично скрыта, становится менее глубокой вследствие образуемого здесь перекреста пирамид.

На внешней поверхности продолжают спинномозговые канатики, но в продолговатом мозге они получают свои собственные названия:

передние – пирамиды,

боковые – оливы,

задние – нежный и клиновидный канатики.

Пирамиды располагаются по бокам передней центральной щели. Представляют собой валик конусообразной формы. Пирамиды образованы

волокнами пирамидного двигательного пути, проходящего от больших пирамидных клеток Беца коры полушарий к клеткам передних рогов спинного мозга.

Оливы располагаются кнаружи от пирамиды, отделяются передней боковой бороздой. Оливы – это возвышение продолговато-округлой формы. На поперечном разрезе проведено через оливы различают скопления серого вещества. Наибольшее из них имеет складчатую форму в виде подковы открытой внутри – это ядро оливы. В нем различают ворота ядра оливы. Ядро оливы имеет связь с зубчатым ядром мозжечка и принимает участие в поддержании тела человека в вертикальном положении. Ядро оливы образовано двигательными нейронами. Другие ядра меньшего размера: одно залегает кнутри – медиальное добавочное ядро оливы, другое кзади – заднее добавочное ядро оливы.

Нежный и клиновидный канатики располагаются на дорсальной стороне продолговатого мозга, отделяются друг от друга промежуточной бороздой. Вверху оба пучка несколько расширяются и образуют утолщения. Утолщение нежного пучка называется булава. Утолщение клиновидного пучка менее выражено, расположено выше булавы и называется клиновидный бугорок. В обоих этих утолщениях залегает скопление серого вещества: в бугорке нежного канатика – тонкое ядро, в клиновидном бугорке – клиновидное ядро. От ядер задних канатиков начинаются вторые нейроны восходящих сознательных проприорецептивных путей. Волокна этих путей погружаются в среднюю часть мозга и

переходят на противоположную сторону, образуя медиальную петлю. Она состоит из внутренних дугообразных волокон.

У верхнего конца задней боковой борозды, в виде продолжения олив и задних канатиков располагается утолщение полукруглой формы – нижние ножки мозжечка или веревчатые тела.

Внутри продолговатого мозга серое вещество расположено в виде отдельных ядер, сплошной бабочки, как в спинном мозге, нет.

Белое вещество продолговатого мозга состоит из длинных и коротких волокон.

К длинным относятся проходящие транзитно восходящие и нисходящие проводящие пути. К коротким относятся пучки нервных волокон, соединяющие между собой отдельные ядра серого вещества продолговатого мозга, а также ядра продолговатого мозга с соседними отделами головного мозга.

Между оливами продолговатого мозга находится сетчатое вещество – *ретикулярная формация*. Ее основные функции – это активация нейронов коры больших полушарий, а также в ней располагаются нервные центры. Нервный центр – это совокупность нервных клеток, выполняющих определенные функции. В ретикулярной формации продолговатого мозга располагаются дыхательный и сердечно-сосудистый центры, а также центры активирующие желудочную, поджелудочную и печеночную секреции.

В продолговатом мозге находятся ядра 4 пар черепно-мозговых нервов (с IX по XII пары).

Если нерв иннервирует поперечно-полосатую мускулатуру, то он имеет двигательное ядро. Если нерв иннервирует кожу и слизистые оболочки, то он имеет чувствительное ядро. Если нерв иннервирует гладкую мускулатуру, железы внутренней секреции, стенки внутренних органов, то он имеет вегетативное парасимпатическое ядро.

IX пара – *языкоглоточный нерв*:

- иннервирует: глотку, корень языка, валикообразные сосочки, околоушную слюнную железу;

- имеет три ядра: чувствительное, двигательное и вегетативное парасимпатическое;

- выходит: из мозга в области задней боковой борозды продолговатого мозга, из черепа – через яремное отверстие.

X пара – *блуждающий нерв*:

- иннервирует: органы пищеварения до нисходящей ободочной кишки, органы дыхания, почки, мочеточники, сердце;

- имеет три ядра: чувствительные и вегетативные ядра у 9 и 10 пар общие и вегетативное ядро (дорсальное парасимпатическое);

- выходит из мозга в области задней боковой борозды, из черепа – через яремное отверстие.

XI пара – *добавочный нерв*:

- иннервирует: грудинноключичнососцевидную мышцу и трапецевидную мышцу;

- имеет одно двигательное ядро;

- выходит из мозга через заднюю боковую борозду, из черепа – через яремное отверстие.

XII пара – *подъязычный нерв*:

- иннервирует: собственные мышцы языка и мышцы, приводящие в движение язык;
- имеет одно двигательное ядро;
- выходит из мозга через переднюю боковую борозду, из черепа – через канал подъязычного нерва затылочной кости.

Рефлекторная функция продолговатого мозга определяется деятельностью ядер с IX по XII пары черепно-мозговых нервов и автоматических нервных центров. Продолговатый мозг осуществляет следующие рефлексы:

- гемодинамические, регулирующие деятельность сосудов и сердца,
- дыхательные,
- пищевые рефлексы (сосания, глотания, жевание, сокоотделения желез),
- защитные рефлексы (кашля, чихания, мигания, слезоотделения).

Проводящая функция продолговатого мозга заключается в том, что через продолговатый мозг проходят все восходящие и нисходящие проводящие пути спинного мозга.

При одностороннем поражении продолговатого мозга выше перекреста волокон развиваются так называемые *альтернирующие параличи*. При этом на стороне поражения отмечается одностороннее нарушение чувствительности и функции мышц в области головы и шеи, а расстройство чувствительности и двигательные параличи туловища и конечностей развиваются на противоположной.

РЕТИКУЛЯРНАЯ ФОРМАЦИЯ

Ретикулярная формация – это нейронные структуры, где различные по величине нейроны тесно переплетены друг с другом своими отростками. За характерную цитоархитектонику этот отдел мозга в 1885 г. Дейтерс назвал сетчатой формацией.

В состав ретикулярной формации входят нейроны с длинными и короткими аксонами, которые образуют большое количество синаптических связей, другими ретикулярными нейронами, расположенными в своей и противоположной половине головного мозга. Для ретикулярной формации характерно глубокое и диффузное расположение ядер в стволе мозга; при проведении раздражения имеет место множественность переключений на ее многочисленных ядрах; она обслуживает как соматические, так и висцеральные функции. Ретикулярная формация включает разнообразные ядра по хемоархитектонике (наличие клеточных скоплений с серотонинергическими, холинергическими, адренергическими и дофаминергическими нейронами).

Ядра ретикулярной формации группируются в стволе мозга в три симметричных продольных столба:

- срединный (ядра шва),
- медиальный, содержащий ядра с крупными ретикулярными нейронами,
- латеральный, содержащий ядра из мелких и средних по размерам нейронов.

В ретикулярной формации проходят афферентные и эфферентные пути. По афферентным

путям в ретикулярную формацию проводится возбуждение от спинного мозга, мозжечка, таламуса, гипоталамуса, базальных ядер и коры больших полушарий, а также от различных рецепторов и анализаторов.

Исходя из этого, афферентные связи делят на 4 группы:

- 1) спиноретикулярные – восходящие от спинного мозга;
- 2) церебеллоретикулярные – идущие от мозжечка;
- 3) волокна, начинающиеся в высших отделах мозга;
- 4) волокна идущие из структур ствола мозга.

Эфферентные связи так же делятся на 4 группы:

- 1) ретикулоспинальные волокна – идущие к спинному мозгу;
- 2) ретикулоцеребеллярные – идущие к мозжечку;
- 3) волокна, идущие к высшим отделам мозга (коре);
- 4) волокна, идущие к структурам ствола мозга.

Ретикулярной формации отводится важная роль в поддержании бодрствующего состояния мозга, а также в механизмах формирования сложно-координированных двигательных актов (таких, как чихание, рвота и т. п.), обеспечивающих защиту организма от воздействий внешней среды, угрожающих его жизнедеятельности. Она работает в функциональном единстве с анализаторными системами и оказывает тонические влияния на ниже-

и вышележащие отделы центральной нервной системы.

ЗАДНИЙ МОЗГ

Задний мозг состоит из 2-х частей: моста и мозжечка.

Мост – представляет собой почти четырехсторонний большой белый вал. Расположен на скате затылочной кости. Имеет длину 25-27 мм. По характеру расположения волокон делится на три части (рис.14):

внизу – основание,
 посередине – трапециевидное тело,
 сверху – покрывка.

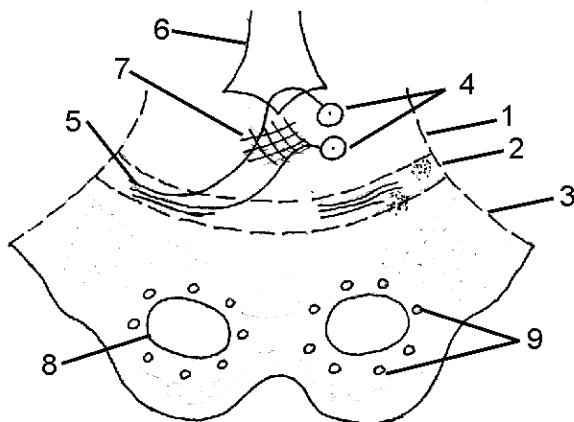


Рис. 14. Мост (схематично):

1 - покрывка моста; 2 - трапециевидное тело; 3 - основание моста; 4 - дорсальное и вентральное слуховые ядра; 5 - аксоны слуховых ядер; 6 - четвертый желудочек; 7 - ретикулярная формация; 8 - пирамидные пути; 9 - собственные ядра моста.

Основание и трапециевидное тело образуют более массивную часть моста, т.к. здесь проходит больше нервных волокон, а покрывка – более тонкая, т.к. здесь залегает больше скоплений нервных клеток.

Основание выпуклое, в нем выделяют два возвышения, образованные волокнами пирамидных путей. Между возвышениями по средней линии моста проходит базилярная борозда. В основании различают четыре группы волокон:

- 1) поверхностные поперечные волокна;
- 2) глубокие поперечные волокна;
- 3) латеральные косые волокна;
- 4) медиальные продольные волокна.

В основании выделяют небольшие скопления серого вещества – это собственные ядра моста. Они окружают пирамидные пути и участвуют в образовании корково-мостового пути и мостомозжечкового пути. Волокна последнего образуют ручки моста или средние ножки мозжечка.

Трапециевидное тело представлено поперечно идущими волокнами, имеет вид полоски шириной 2-3мм. Образовано собственными ядрами трапециевидного тела, а также волокнами вентрального и дорсального слуховых ядер. Отростки ядер трапециевидного тела и ядер слуховых нервов проходят через слой медиальной петли, переходят на противоположную сторону и образуют *латеральную петлю*.

Покрывка образует дорсальную часть моста, она тонкая, участвует в формировании верхней части ромбовидной ямки. В покрывке моста располагаются ретикулярная формация, верхняя олива и ядра V-VIII пар черепно-мозговых нервов. Верхняя олива связана

со слуховыми ядрами и ретикулярной формацией продолговатого и среднего мозга.

Ядра V-VIII пары черепно-мозговых нервов:

V пара – *тройничный нерв*:

- иннервирует: кожу лица, жевательную мускулатуру, слизистую оболочку полости рта, конъюнктиву глаза, нитевидные сосочки на языке;

- имеет два ядра: чувствительное и двигательное;

- выходит: из мозга на границе основания и ручек моста, делится на три ветви:

1 – глазничная – выходит из черепа через верхнюю глазничную щель,

2 – верхнечелюстная – через круглое отверстие основной кости,

3 – нижнечелюстная – через овальное отверстие основной кости.

VI пара – *отводящий нерв*:

- иннервирует наружную прямую мышцу глаза;

- имеет одно двигательное ядро;

- выходит из мозга между пирамидой и мостом, из черепа – через верхнюю глазничную щель.

VII пара – *лицевой и промежуточный нервы*.

Лицевой нерв:

- иннервирует: мимическую мускулатуру;

- имеет одно двигательное ядро;

- выходит из мозга между оливой и мостом, из черепа – через шилососцевидное отверстие;

Промежуточный нерв:

- иннервирует: слизистые оболочки полости рта и носа, вкусовые сосочки (кроме

валикообразных), подчелюстные и подъязычные слюнные железы;

- имеет чувствительное и парасимпатическое верхнее слюноотделительное ядро;

- выходит из мозга между оливой и мостом, из черепа – через рваное отверстие основной кости и барабанно-каменистую щель височной кости.

VIII пара – *преддверно-улитковый нерв*:

- нерв слуха и равновесия,

- преддверный нерв имеет три вестибулярных ядра, улитковый нерв имеет два ядра: дорсальное и вентральное;

- выходит из черепа через внутреннее слуховое отверстие пирамиды височной кости, входит в мозг в области мостомозжечкового угла.

Мозжечок – является производным заднего мозга, развившимся в связи с рецепторами статики. Он имеет прямое отношение к координации движений и является Органом приспособления организма к преодолению основных свойств массы тела – тяжести и инерции. Его считают также одним из высших центров симпатической нервной системы.

Мозжечок расположен под затылочными долями полушарий конечного мозга и лежит в нижних ямках чешуи затылочной кости. Масса мозжечка у взрослого колеблется от 120 до 150 гр. Поперечник составляет 9–10 см, а его переднезадний размер – около 3 см. Состоит из непарной средней части червя и парной – полушарий.

Поверхность полушарий и червя мозжечка разделяется глубокими щелями на различные по

величине листки мозжечка (извилины), имеющие вид дугообразно изогнутых листков, располагающихся почти параллельно один к другому. Группы извилин образуют отдельные доли, которые в свою очередь объединяются в три доли полушарий мозжечка: верхнюю, заднюю и нижнюю (рис.16).

В *верхней доле* выделяют следующие доли:

- 1) крыло центральной доли;
- 2) четырехугольная доля.

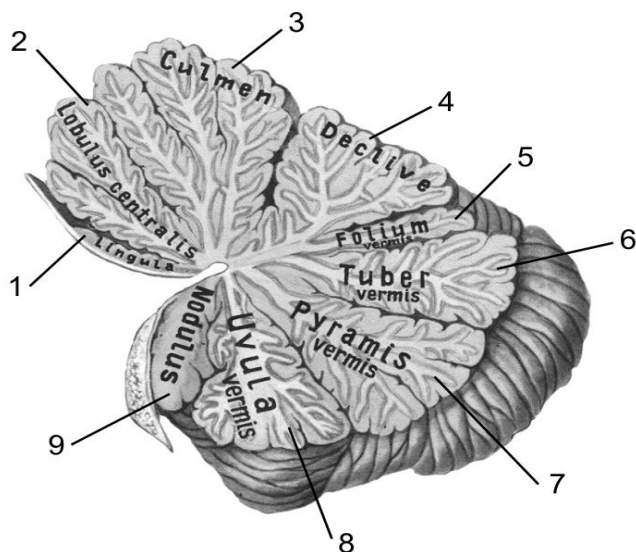


Рис. 15. Червь мозжечка (полусхематично):

- 1 – язычок мозжечка; 2 – центральная доля; 3 – вершина;
- 4 – скат; 5 – лист; 6 – бугор; 7 – пирамида; 8 – язычок червя;
- 9 – узелок.

В *задней доле* выделяют:

- 1) верхняя полулунная доля;
- 2) нижняя полулунная доля;
- 3) тонкая доля.

В *нижней доле* выделяют:

- 1) двубрюшная доля;
- 2) миндалина мозжечка;
- 3) клочок.

Червь представляет собой среднюю узкую часть мозжечка, расположенную между полушариями (рис.15). Червь разделяется на две части: верхний червь и нижний червь.

Верхний червь имеет следующие доли:

- 1) язычок мозжечка;
- 2) центральная доля;
- 3) горка, в которой выделяют вершину и скат;
- 4) лист червя.

Нижний червь состоит из следующих долей:

- 1) бугорок червя;
- 2) пирамида червя;
- 3) язычок червя;
- 4) узелок.

Мозжечок состоит из серого и белого вещества. Серое вещество, кроме ядер мозжечка, располагается на его поверхности и образует кору мозжечка.

Площадь коры 1200 см², из них 80-85% лежит в глубине борозд. При распределении по долям у человека лишь 1% коры приходится на филогенетически самые древние части – узелок и клочок. *Кора мозжечка* состоит из 3 слоев:

- 1) наружный – молекулярный; содержит небольшие мультиполярные нейроны (10-12 мкм) и

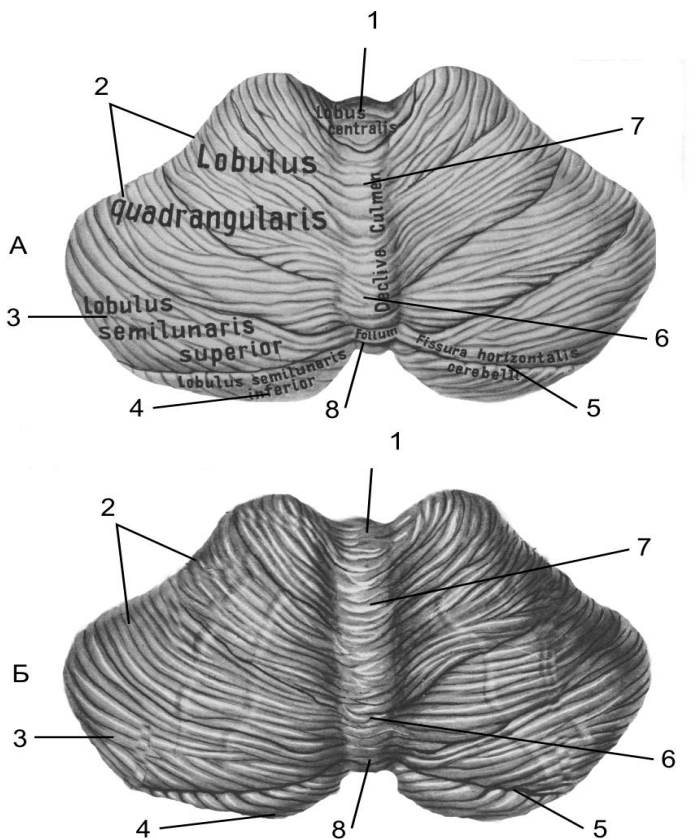


Рис. 16. Мозжечок (внешнее строение):

А – сверху (полусхематично); Б – сверху:

1 – центральная долька червя; 2 – четырехугольная долька; 3 – верхняя полулунная долька; 4 – нижняя полулунная долька; 5 – горизонтальная щель; 6 – скат; 7 – вершина; 8 – лист червя.

корзинчатые клетки, отростки которых уходят во второй слой и оплетают тела клеток Пуркинье. Аксоны корзинчатых клеток и мультиполярных клеток располагаются перпендикулярно друг к другу и формируют геометрически почти правильную сетку.

2) средний – ганглиозный, образован крупными нейронами (35x60 мкм) грушевидной формы – клетками Пуркинье. Их общий дендритный ствол поднимается в первый слой, где ветвится.

3) внутренний – зернистый, содержит большое количество мелких гранулярных клеток (зерновидные клетки). Зерновидные клетки оказывают на клетки Пуркинье медленное возбуждающее действие, сопровождающее регуляцию поздно-тонических рефлексов и обучению новым типам движений.

В коре мозжечка выделяют такие типы волокон:

- моховидные волокна – идут от спинного мозга и ядер ствола мозга к нейронам зернистого слоя коры мозжечка;

- лиановидные волокна – идут от ядер оливо продолговатого мозга к клеткам Пуркинье. Лиановидные волокна оказывают быстрое возбуждающее действие на клетки Пуркинье, позволяющие мозжечку контролировать быстрые и неосознанные двигательные реакции на внезапные внешние раздражения.

В толще мозгового тела располагаются парные скопления серого вещества – ядра мозжечка (рис.17). Различают следующие ядра:

1) Зубчатое ядро – имеет вид волнообразно изгибающейся пластинки. Связано с ядром оливы, при чем каждая извилина одного ядра аналогична извилине другого. Таким образом, оба ядра участвуют в осуществлении функции равновесия.

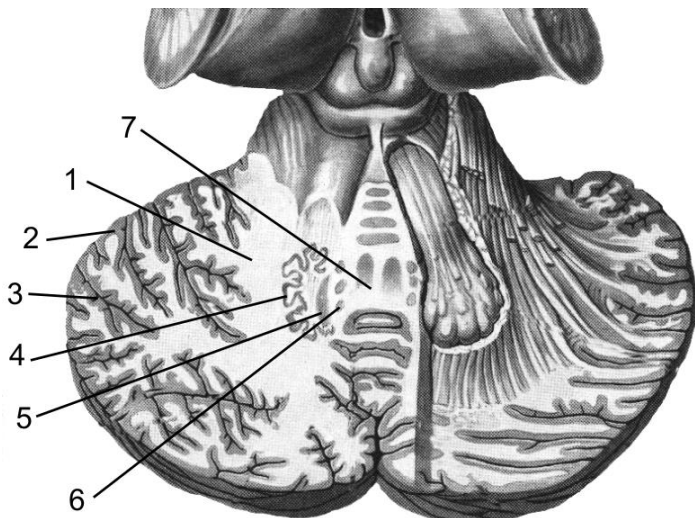


Рис. 17. Мозжечок (внутреннее строение):

1 – белое вещество; 2 – кора мозжечка; 3 – борозда; 4 – зубчатое ядро; 5 – пробковидное ядро; 6 – шаровидные ядра; 7 – ядра шатра.

2) Пробковидное ядро – располагается медиально и параллельно зубчатому.

3) Шаровидное – располагается медиальной пробковидного и на разрезе представлено в виде небольших шариков. Пробковидное и шаровидное

ядра участвуют в осуществлении координации конечностей.

4) Ядро шатра – располагается в белом веществе червя, участвует в осуществлении координации движений туловища.

Белое вещество мозжечка залегает в его толще и образует мозговое тело. Белое вещество мозжечка образует три группы волокон:

1) Ассоциативные – представляют собой короткие отростки нейронов, соединяющие клетки в пределах корковых слоев, рядом лежащих извилин и долей в одном полушарии мозжечка.

2) Комиссуральные – более длинные, переходящие из одного полушария в другое.

3) Проекционные - делятся на две группы:

А) короткие – соединяют кору мозжечка с ядрами мозжечка,

Б) длинные – соединяют серое вещество мозжечка с выше и ниже расположенными отделами головного мозга, по трем парам ножек мозжечка:

- *нижние ножки* (веревчатые тела) связывают мозжечок со спинным мозгом и продолговатым мозгом. По ним проходят дорсальный спинально-мозжечковый путь, аксоны ядер нежного и клиновидного канатиков и вестибуло-мозжечковый путь;

- *средние ножки* связывают мозжечок с ядрами моста и с корой больших полушарий. По ним проходит корково-мосто-мозжечковый путь;

- *верхние ножки* (соединительные ручки) связывают мозжечок со средним мозгом. По ним проходит вентральный спинально-мозжечковый путь,

мозжечково-красноядерный путь и мозжечково-бугорный путь.

Мозжечок – это центр координации работы мышцы, бессознательный болевой центр.

Исследования значения мозжечка было начато еще в XVII-XVIII вв. и продолжено Лючиани в XIX в. Он определил основные функции мозжечка.

Роль мозжечка заключается в координации и корреляции корковых посылок к двигательным органам. Мозжечок предотвращает вовлечение в двигательный акт "лишних" групп мышц. Одной из основных функций мозжечка в осуществлении двигательных актов является облегчение срабатывания антагонистической мускулатуры в начале и в конце движения.

Удаление или поражение мозжечка вызывает расстройство стато-кинетических и статических рефлексов. У человека мозжечковые расстройства выражаются в том, что он при стоянии с открытыми глазами сильно шатается, а при закрывании глаз падает, ходит зигзагами; движения не координированы, не может несколько раз подряд сгибать и разгибать руку.

Дезэквилибрация – нарушение равновесия (животное может выполнять движения только лежа).

Дистония – нарушение регуляции мышечного тонуса.

Астазия – мышцы теряют способность к слитному тетаническому сокращению (дрожание головы, конечностей).

Атаксия – недостаточная координация движений, нарушение походки (пальце-носовая проба).

ЧЕТВЕРТЫЙ ЖЕЛУДОЧЕК

Четвертый желудочек представляет собой полость, развившуюся из полости заднего мозгового пузыря, поэтому является общим для всех отделов заднего мозга. Он окружен спереди мостом и продолговатым мозгом, сзади и с боков – мозжечком. Вверху сообщается с водопроводом среднего мозга, внизу – с центральным каналом спинного мозга. По внешнему виду четвертый желудочек напоминает палатку. В нем выделяют верхушку, две стороны и основание.

Верхушка обращена к червю мозжечка. Передняя сторона представляет собой верхний мозговой парус, который натянут между соединительными ручками (или верхними ножками мозжечка). Задняя сторона представляет собой нижний мозговой парус, который натянут между веревчатыми телами (или нижними ножками мозжечка). Нижний мозговой парус дополняется листком сосудистой мозговой оболочки – сосудистой основой – и покрывается изнутри эпителиальной пластинкой. Благодаря сосудистой основе полость 4 желудочка сообщается с подпаутинным пространством. Сообщение осуществляется при помощи трех отверстий: медиальной апертуры и двух латеральных апертур. В случае сужения или заражения этих отверстий на почве воспаления мозговых оболочек накапливающаяся в мозговых желудочках спинномозговая жидкость не находит себе выхода в подпаутинное пространство и возникает водянка головного мозга.

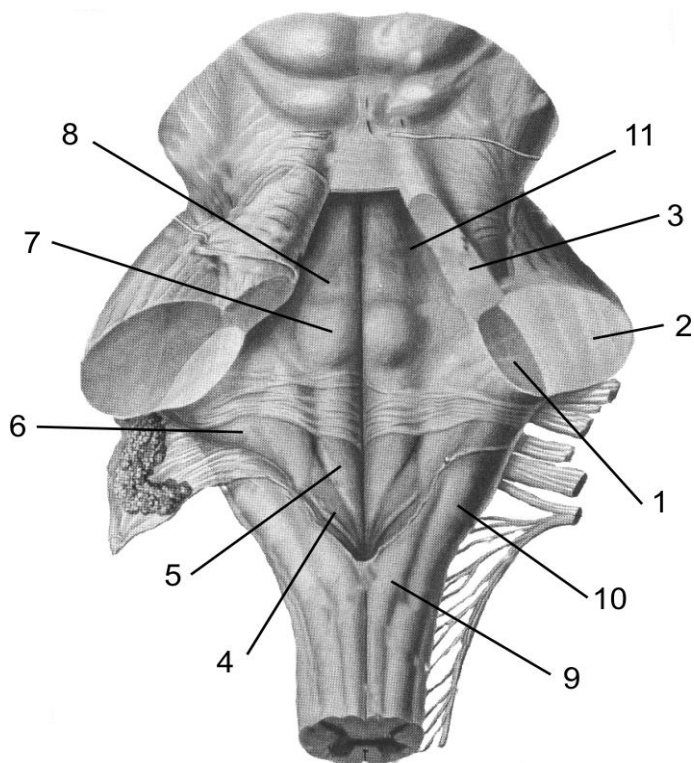


Рис. 18. Ромбовидная ямка:

1 – нижние ножки мозжечка (веревчатые тела); 2 – средние ножки мозжечка (ручки моста); 3 – верхние ножки мозжечка (соединительные ручки); 4 – треугольник блуждающего нерва; 5 – треугольник подъязычного нерва; 6 – слуховые поля; 7 – лицевой бугорок; 8 – срединное возвышение; 9 – бугорок нежного ядра продолговатого мозга; 10 – бугорок клиновидного ядра продолговатого мозга; 11 – синее пятно.

Основание, или дно 4 желудочка имеет форму ромба и как бы вдавлено в заднюю поверхность

продолговатого мозга и моста. Поэтому его называют *ромбовидной ямкой*.

Вверху ромбовидная ямка ограничена верхними ножками мозжечка, внизу – нижними ножками мозжечка и с боков – средними ножками мозжечка (рис.18). Вдоль ромбовидной ямки от верхнего угла к нижнему тянется срединная борозда, которая делит ее на правую и левую половины. В нижней части ромбовидной ямки выделяют два треугольника: один более крупный, располагается по бокам срединной борозды – это треугольник подъязычного нерва; второй меньший располагается латеральной – это треугольник блуждающего нерва.

В верхней части ромбовидной ямки по обе стороны от срединной борозды расположен лицевой бугорок, образованный прохождением корешка лицевого нерва и проекцией ядра отводящего нерва. Выше лицевого бугорка находится срединное возвышение, образованное ядрами черепно-мозговых нервов. В области латеральных углов ромбовидной ямки выделяют вестибулярные или слуховые поля. Здесь расположены ядра преддверно-улиткового нерва. Часть выходящих из них волокон идет поперек ромбовидной ямки к срединной борозде в виде горизонтальных мозговых полосок. Эти полоски делят ромбовидную ямку на верхнюю и нижнюю половины.

СРЕДНИЙ МОЗГ

Располагается у тела основной кости черепа. Средний мозг у человека является наименьшим и наиболее просто устроенным отделом головного мозга (рис. 19). Имеет массу 25 гр.

Состоит из трех частей: крыши, покрывки и ножек мозга.

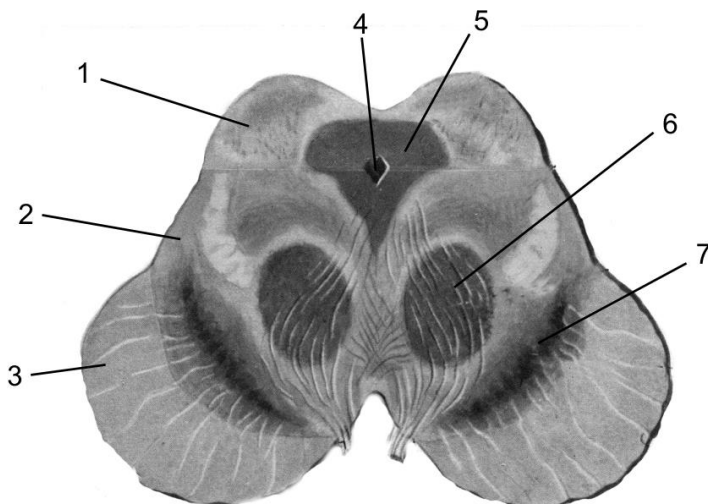


Рис. 19. Средний мозг:

1 – бугры четверохолмия; 2 – покрывка; 3 – ножки мозга; 4 – силвиев водопровод; 5 – центральное серое вещество; 6 – красные ядра; 7 – черное вещество.

Крыша расположена под задним концом мозолистого тела. Делится продольной и поперечной бороздами на четыре бугорка белого цвета, располагающихся попарно: два верхних – это подкорковые зрительные центры и два нижних – это подкорковые слуховые центры. Эта структура называется *бугры четверохолмия*. Между верхними буграми четверохолмия располагается шишковидное тело. Снаружи бугры четверохолмия покрыты тонким слоем белого вещества. В толще бугров

четверохолмия залегает скопление серого вещества. В верхних буграх оно называется серый слой верхнего холмика, в нижних буграх – ядро нижнего холмика. Вентрально от серого вещества находится глубокий слой белого вещества. Каждый бугорок переходит в так называемую ручку бугорка. Ручка верхнего бугорка идет к латеральному коленчатому телу, ручка нижнего бугорка – к медиальному коленчатому телу промежуточного мозга.

Между крышей и покрывкой находится полость среднего мозга – *Сильвиев водопровод*. Сильвиев водопровод является остатком первичной полости среднего мозгового пузыря, имеет вид узкого канала длиной 1,5-2 см, выслан эпендимой.

Сильвиев водопровод окружен центральным серым веществом, которое имеет функциональное отношение к вегетативной нервной системе. В нем заложены ядра III и IV пар черепно-мозговых нервов.

III пара – *глазодвигательный нерв*:

- иннервирует: мышцы глазного яблока (кроме верхней косой и наружной прямой) и мышцы суживающие зрачок;

- имеет два ядра: двигательное и парасимпатическое;

- выходит из мозга в области межножковой ямки, из черепа – через верхнюю глазничную щель.

IV пара – *блоковый нерв*:

- иннервирует: верхнюю косую мышцу глаза;

- имеет одно двигательное ядро;

- выходит из мозга в области переднего мозгового паруса, из черепа – через верхнюю глазничную щель.

Покрышка содержит преимущественно различные восходящие пути, а также ядра серого вещества. Среди них самое крупное – *красное ядро*. Красное ядро представляет собой удлинненное колбасовидное образование. От него начинается руброспинальный путь, волокна которого перекрещиваются с пучком противоположной стороны и образуют вентральный перекрест покрышки.

Ножки среднего мозга – образованы проводящими двигательными путями, содержит продольные нервные волокна, идущие от коры больших полушарий ко всем нижележащим отделам ЦНС. В них проходят боковой и передний пирамидные пути и корково-мосто-мозжечковый путь.

Между покрышкой и ножками располагается *черное вещество*. Это большое скопление серого вещества, нейроны которого содержат черный пигмент меланин. Черное вещество имеет полулунную форму, обращено выпуклостью к основанию мозга. От черного вещества начинается нигро-спинальный путь.

Рефлекторную функцию среднего мозга обеспечивают: ядра III и IV пары ч.м.н., бугры четверохолмия, красное и черное ядра и ретикулярная формация.

Проводящая функция определяется наличием в нем восходящих и исходящих проводящих путей.

Верхние бугры четверохолмия у человека утрачивают самостоятельность и функционируют под контролем зрительной зоны коры больших полушарий и принимают участие в координации движений глаз и головы (зрительные

ориентировочные рефлексы). Верхние бугры четверохолмия принимают участие в осуществлении зрачкового рефлекса, аккомодации глаза и конвергенции – сведению зрительных осей. При повреждении верхних бугров наблюдается нистагм глаз.

Нижние бугры четверохолмия – подкорковые слуховые центры – координирует поворот головы в сторону звуковых раздражителей и участвуют в осуществлении ориентировочных слуховых рефлексов. При их повреждении утрачивается способность определять положение источника звука в пространстве. Бугры четверохолмия обеспечивают так называемый «сторожевой рефлекс» – подготовка организма к реакции на внезапное раздражение.

Черное вещество участвует регуляции актов глотания и жевания, регулирует пластический тонус, влияет на выполнение мелких движений пальцев рук.

Если рассечь головной мозг между нижними и верхними буграми четверохолмия ниже красных ядер, то у животных развивается *децеребрационная ригидность*. У животных наблюдается резкое повышение тонуса разгибателей, вследствие этого происходит сильное вытягивание конечностей, запрокидывание головы и поднимание хвоста.

ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ МОЗГ

Располагается на уровне турецкого седла основной кости черепа, под мозолистым телом и сводом (рис.20). Состоит из 2-х областей и полости, которая называется третий желудочек.

I область – область зрительного бугра или *таламическая*. К ней относятся:

- 1) таламус - зрительный бугор,
- 2) эпителиамус – надбугорье
- 3) метаталамус – забугорье.

Таламус или зрительный бугор – парное образование, внешне напоминает куриное яйцо. Это большое скопление серого вещества овоидной формы. Передний конец его заострен и называется передний бугорок, а задний расширен и утолщен и называется подушка. Дорсальная поверхность покрыта тонким слоем белого вещества, медиальная поверхность покрыта слоем центрального серого вещества. Обе медиальные поверхности зрительных бугров соединены между собой серой спайкой, лежащей почти посередине – это межталамическое сращение. Серое вещество таламуса делится прослойками белого вещества на пять групп ядер. Всего в таламусе насчитывают около 120 ядер.

1) Передняя группа ядер – связаны с органом обоняния

2) Латеральная группа ядер – связаны с сознательными проприорецептивными и экстерорецептивными путями, со спинно-таламическим путем.

3) Центральная группа ядер – связаны с органом равновесия и органом вкуса.

4) Медиальная группа ядер – связаны с ретикулярной формацией и гипоталамусом

5) Задняя группа ядер – связаны с органом зрения.

Таламус является подкорковым центром всех видов чувствительности.

Функционально все ядра таламуса Р.Лоренте-де-Но предложил делить на две группы: специфические и неспецифические.

1) Специфические ядра:

- переключающие – получают импульсы от определенных сенсорных рецепторов (зрительных, слуховых) к определенным участкам коры больших полушарий. К ним относят такие ядра: латеральное и медиальное коленчатые тела, передние ядра таламуса, вентролатеральное и заднее вентральное.

- ассоциативные – располагаются в передней части таламуса, получают импульсы от переключающих ядер и передают в ассоциативные зоны коры. К ним относят: латеральные ядра, медиодорсальные. В процессе филогенеза размеры ассоциативных ядер таламуса увеличиваются.

2) Неспецифические ядра – принимают участие в быстрой и кратковременной активации коры (по сравнению с ретикулярной формацией). Неспецифические ядра активируют лишь те структуры коры, которые принимают участие в осуществлении конкретных рефлекторных реакций. Считают, что неспецифические ядра участвуют в организации процессов внимания у бодрствующего человека.

Эпиталамус – небольшой участок, расположенный между III желудочком и средним мозгом. Эпиталамус включает треугольник поводка, поводки и шишковидное тело. Треугольник поводка относится к подкорковым центрам обоняния, является задней расширенной частью мозговой полоски. От треугольников отходят поводки, которые подвешивают шишковидное тело. Поводки связаны

спайкой. У человека из шишковидного тела формируется железа внутренней секреции – *эпифиз*. Эпифиз имеет форму маленькой шишки, напоминающей сосновую, размером 6 x 4 x 2 мм. В конце 19 века было обнаружено, что поражение эпифиза у детей сопровождается преждевременным половым созреванием, и было высказано предположение, что эпифиз имеет отношение к развитию полового аппарата. Позднее было установлено, что в эпифизе образуется вещество – мелатонин, его действие вызывает посветление кожи. В организме млекопитающих мелатонин действует на половые железы, вызывая у неполовозрелых особей задержку полового созревания, а у взрослых самок уменьшение размеров яичников. Внутренняя секреция эпифиза меняется в зависимости от времени пребывания организма в темноте или на свету. Под влиянием освещения образование в эпифизе мелатонина угнетается. Эпифиз содержит также большое количество серотонина, являющегося предшественником мелатонина. Образование серотонина в эпифизе увеличивается в период наибольшей освещенности. Внутренняя секреция эпифиза регулируется симпатической нервной системой. Так как цикл биохимических процессов в железе отражает смену периодов дня и ночи, то считается, что эта активность эпифиза представляет собой «биологические часы» организма.

Метаталамус – представлен двумя небольшими возвышениями, находящимися позади таламуса – это коленчатые тела.

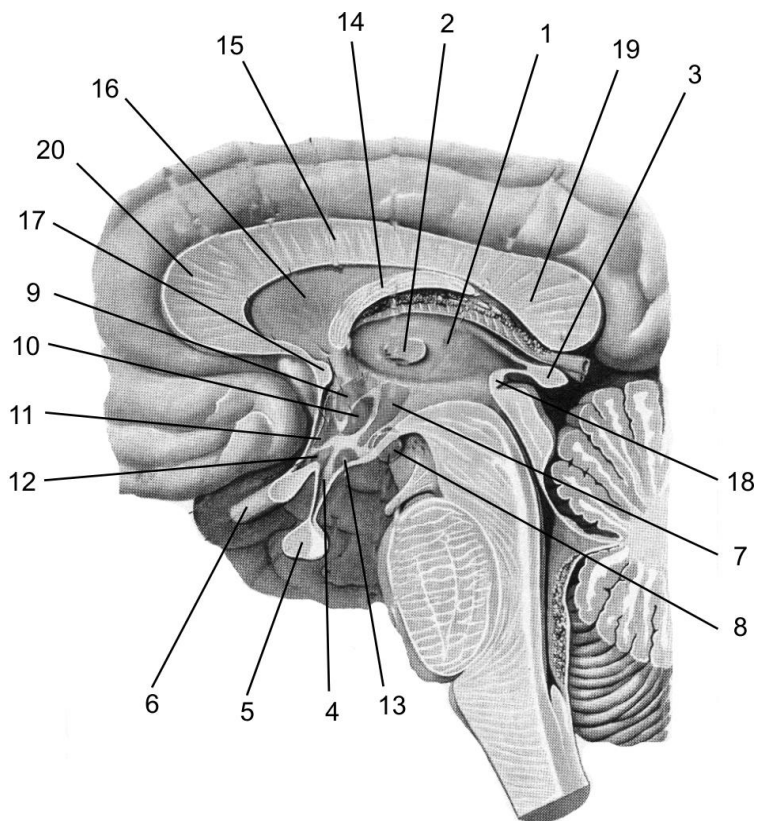


Рис. 20. Промежуточный мозг:

1 – таламус; 2 – межталамическое сращение; 3 – эпителиамус; 4 – воронка; 5 – гипофиз; 6 – зрительный перекрест; 7 – заднее ядро; 8 – сосцевидные тела; 9 – околожелудочковое ядро; 10 – верхнемедиальное ядро; 11 – ядро серого бугра; 12 – надзрительное (супраоптическое) ядро; 13 – нижнемедиальное ядро; 14 – свод; 15 – мозолистое тело; 16 – перегородка; 17 – передняя мозговая спайка; 18 – задняя мозговая спайка; 19 – заднее утолщение мозолистого тела; 20 – колено мозолистого тела.

Медиальное коленчатое тело меньше по размерам, но более выраженное. В нем оканчиваются волокна слуховой петли, поэтому его считают подкорковым центром слуха. Медиальное коленчатое тело делится на две части: мелкоклеточную и крупноклеточную. В медиальном коленчатом теле наблюдается упорядоченный вход афферентных путей и тонотопическая организация: нейроны, воспринимающие звуки высокой частоты, локализируются более дорсально, низкой частоты – более вентрально.

Латеральное коленчатое тело больше по размерам, имеет вид плоского бугорка. В нем оканчивается латеральная часть зрительного тракта, поэтому его считают подкорковым зрительным центром. В процессе филогенеза латеральное коленчатое тело прогрессивно усложняется. В нем насчитывают шесть слоев: четыре наружные – мелкоклеточные и два внутренние – крупноклеточные.

II область – подбугорная или *гипоталамическая*. К ней относят (рис.20):

- 1) зрительный тракт;
- 2) зрительный перекрест – состоит из волокон зрительных нервов, частично переходящих на противоположную сторону, и напоминает валик, который затем продолжается в зрительный тракт;
- 3) серый бугор – тонкостенная часть дна III желудочка, впереди переходит в конечную пластинку;
- 4) воронку;
- 5) гипофиз;
- 6) сосцевидные тела;

7) субталамус.

Серое вещество гипоталамуса располагается вокруг полости третьего желудочка и включает более 32 пар ядер. Из которых выделяют 8 наиболее крупных:

Надзрительное ядро (или супраоптическое) – его нейроны вырабатывают антидиуретический гормон (вазопрессин) и нейрофизины (белки-носители).

Околожелудочковое ядро (или паравентрикулярное) – в виде пластинки, его нейроны вырабатывают окситоцин.

Верхнемедиальное ядро – связано с болевой чувствительностью, регуляцией кровяного давления и стрессорными реакциями.

Нижнемедиальное ядро – осуществляют передачу импульсов на гипоталамус и нейросекреторные клетки. Является центром «насыщения» и участвует в регуляции пищевого поведения.

Латеральное вокругжелудочковое ядро – располагается в стенке третьего желудочка.

Ядро бугра – связывает срединное возвышение (образовано нейроглией) с серым бугром.

Заднее ядро – осуществляет регуляцию водно-солевого обмена и иммуногенеза – его разрушение подавляет выработку антител.

Ядра сосцевидного тела – располагаются в сосцевидных телах, переключают импульсы с обонятельного анализатора на ядра таламуса.

Функционально гипоталамус подразделяют на «вегетативный гипоталамус» и мамиллярный комплекс.

Вегетативный гипоталамус топографически делится на три области:

1. Перивентрикулярная область представлена несколькими слоями мелких (8–12мкм) нейронов. Нейроны этой области вырабатывают рилизинг-гормоны. Рилизинг-гормоны стимулируют (либерины) или угнетают (статины) выработку тропных гормонов гипофиза, осуществляют взаимодействие высших отделов ЦНС и эндокринной системы.

2. Медиальная область – составляет основной объем гипоталамуса человека. Аксоны ядер этой области образуют мощную гипоталамо-гипофизарную систему, которая осуществляет регуляцию вегетативных функций в организме и размножения. К ядрам медиальной области гипоталамуса относятся:

- супрахиазмное ядро – парное, располагается над зрительным перекрестом; состоит приблизительно из 10 тыс. тел нейронов, которые выделяют серотонин, вазопрессин, соматостатин. Нейроны супрахиазмного ядра входят в состав структур, обеспечивающих ритм суточной активности, участвуют в регуляции сна.

- аркуатное ядро – принимает участие в механизмах памяти и обезболивания.

- верхнемедиальное ядро – связано с болевой чувствительностью, регуляцией кровяного давления.

- нижнемедиальное ядро – участвует в регуляции пищевого поведения.

- заднее ядро – связано с регуляцией иммуногенеза.

3. Латеральная область – в ее состав входят ядра серого бугра, преоптические ядра. Функционально – это «центры пищевого насыщения» и «центры удовольствия».

Мамиллярный комплекс включает миелинизированные волокна, мамиллярные и премамиллярные ядра. Мамиллярный комплекс связан с ядрами таламуса, структурами лимбической системы, поэтому предполагают его участие в механизмах памяти и эмоций.

Гипофиз имеет форму фасоли массой 0,4 – 0,6 г; размером 10x12x6 мм. В гипофизе выделяют четыре части: переднюю и заднюю доли, промежуточную и тубулярную части.

Передняя доля гипофиза – *аденогипофиз* – состоит из оксифильных и базофильных клеток, складывающихся в тяжи, между которыми располагаются широкие кровеносные капилляры – синусоиды. Синусоиды соединяются с протоками большой мозговой вены. Таким образом создаются условия для быстрой доставки в кровеносную систему гормонов аденогипофиза, что особенно важно при стрессах.

Задняя доля гипофиза – *нейрогипофиз* – образован аксонами нейронов гипоталамуса, в нем имеются две группы клеток, образующих надзрительное и околожелудочковое ядра. В аксонах нейронов этих ядер хранятся два гормона – окситоцин и вазопрессин.

Промежуточная часть гипофиза представлена узкой каймой, состоящей из светлых и темных клеток. Особенностью строения является наличие межклеточных щелей шириной 20–40 нм.

Тубулярная часть гипофиза состоит из эпителиальных тяжей.

Субталамус располагается в каудальной части промежуточного мозга, состоит из:

- субталамического ядра;
- промежуточной зоны;
- полей Фореля.

Субталамическое ядро представляет собой образование эллипсоидной формы, которое замещает в промежуточном мозге черное вещество, участвует в организации движений. Поля Фореля состоят из миелинизированных волокон, которые связывают субталамическое ядро с базальными ядрами, ядра таламуса и коры больших полушарий.

Таламус считается центом болевой чувствительности. При непосредственном раздражении коры больших полушарий во время операций редко возникает чувство боли. Если приложить раздражающие электроды к таламусу, то возникают выраженные болевые реакции. При некоторых заболеваниях таламуса самые незначительные раздражения (слабое прикосновение, свет) вызывают приступы боли у больных людей. Иногда, наоборот, возникает состояние анальгезии.

Гипоталамус – участвует в регуляции следующих физиологических функций: терморегуляции, регуляции деятельности сердечно-сосудистой системы, обмена веществ, эндокринных функций, регуляция функций желудочно-кишечного тракта, мочеотделения, постоянства внутренней среды организма, регуляция сна и бодрствования, в

адаптационном поведении и эмоциональном поведении.

КОНЕЧНЫЙ МОЗГ

Конечный мозг представляет собой наиболее массивный отдел головного мозга. По наружной поверхности мозга проходит а сагиттальном направлении продольная щель, которая разделяет большой мозг на два: правое и левое полушария. Полушария головного мозга связаны между собой спайками, из которых наибольшей является мозолистое тело. Полости конечного мозга образуют правый и левый *боковые желудочки*, каждый из которых находится в соответствующем полушарии; медиальную стенку бокового желудочка образует *прозрачная перегородка*. Боковой желудочек имеет сложную форму, в нем выделяют несколько частей: передний рог, центральную часть, задний рог и нижний рог. Передний рог представляет собой полость лобной доли, центральная часть – полость теменной доли, задний рог – полость затылочной доли и нижний рог – полость височной доли.

Поверхность каждого полушария покрыта большим количеством различных по глубине борозд, между которыми располагаются различные по величине извилины. Таким образом, борозда – это углубление в ткань мозга, а извилина – это участок серого вещества головного мозга, расположенный между двумя бороздами (рис.21, 22).

На каждом полушарии различают следующие поверхности:

- верхнелатеральная – выпуклая,
- нижняя – несколько вогнутая,

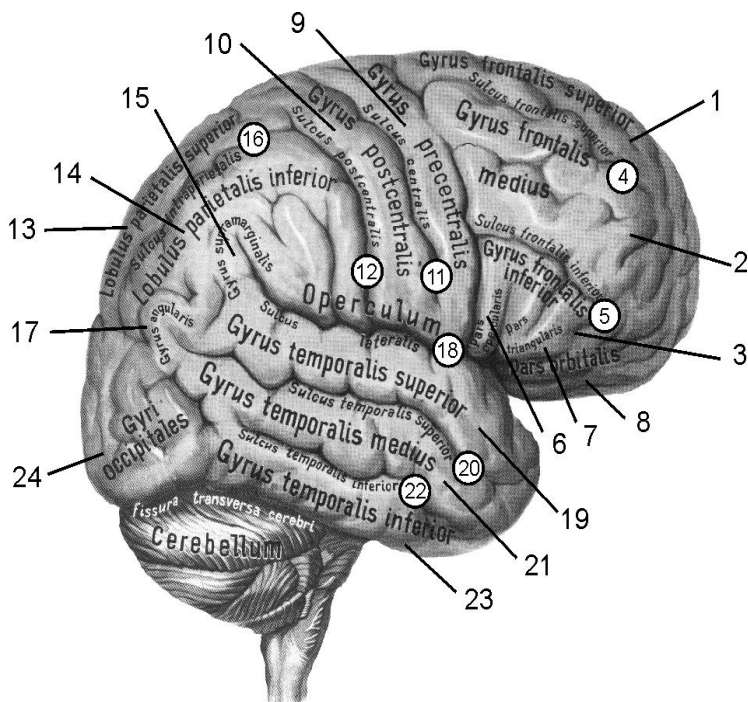


Рис. 21. Головной мозг:

1 – верхняя лобная извилина; 2 – средняя лобная извилина; 3 – нижняя лобная извилина; 4 – верхняя лобная борозда; 5 – нижняя лобная борозда; 6 – задняя (покрышковая) часть; 7 – треугольная часть; 8 – глазничная часть; 9 – предцентральная извилина; 10 – постцентральная извилина; 11 – центральная борозда; 12 – постцентральная борозда; 13 – верхняя теменная долька; 14 – нижняя теменная долька; 15 – надкраевая извилина; 16 – внутритеменная борозда; 17 – угловая извилина; 18 – латеральная борозда; 19 – верхняя височная извилина; 20 – верхняя височная борозда; 21 – средняя височная извилина; 22 – нижняя височная борозда; 23 – нижняя височная извилина; 24 – извилины затылочной доли.

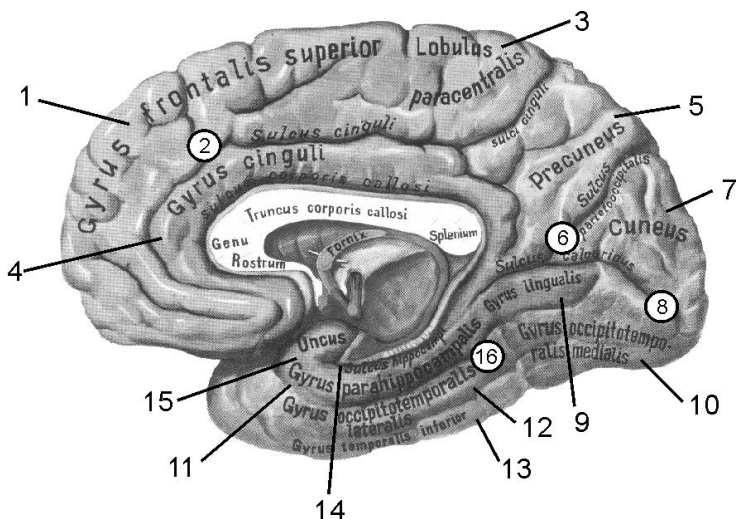


Рис. 22. Головной мозг (медиальная поверхность):

1 – верхняя лобная извилина; 2 – поясная борозда; 3 – околоцентральной долька; 4 – поясная извилина; 5 – предклинье; 6 – теменно-затылочная борозда; 7 – клин; 8 – шпорная борозда; 9 – язычная извилина; 10 – медиальная затылочно-височная извилина; 11 – парагиппокамповая извилина; 12 – латеральная затылочно-височная извилина; 13 – нижняя височная извилина; 14 – гиппокамповая борозда; 15 – крючок; 16 – коллатеральная борозда.

- медиальная – внутренняя.

В каждом полушарии различают наиболее выступающие места:

- 1) лобный полюс,
- 2) затылочный полюс,

3) височный полюс.

Полушарие разделяют на доли:

- лобная,
- теменная,
- затылочная,
- височная,
- островок.

Лобная доля. Располагается в передней части полушария головного мозга и отделена сзади от теменной доли глубокой непрерывающейся центральной бороздой. На медиальной поверхности полушария лобную долю ограничивает поясная борозда. Почти параллельно центральной борозде располагается прерывающаяся предцентральная борозда. Предцентральная и центральная борозды ограничивают предцентральную извилину. Перпендикулярно предцентральной борозде и параллельно продольной щели располагаются верхняя лобная борозда и нижняя лобная борозда. Между которыми локализуются верхняя, средняя и нижняя лобные извилины. В нижней лобной извилине выделяют три части: 1) покрышечная, 2) треугольная, 3) глазничная. По краям медиальной поверхности лобной доли расположены прямые извилины (рис.21, 22, 23).

У человека лобная доля принимает участие в формировании сложных программ поведения, сличении результатов действия с исходными намерениями. При стимуляции лобной доли у больных воспроизводятся картины прошлого опыта, что дает основание считать, что они участвуют в некоторых видах памяти, главным образом на недавние события. Показателем специализации

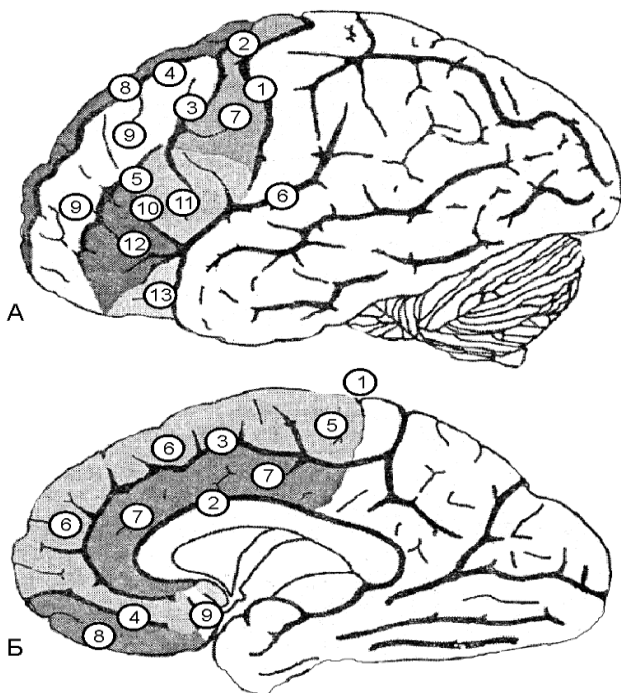


Рис. 23. Лобная доля:

А – латеральная поверхность: 1 – центральная борозда; 2 – верхняя предцентральная борозда; 3 – нижняя предцентральная борозда; 4 – верхняя лобная борозда; 5 – нижняя лобная борозда; 6 – латеральная борозда; 7 – предцентральная извилина; 8 – верхняя лобная извилина; 9 – средняя лобная извилина; 10 – нижняя лобная извилина; 11 – покрышковая часть; 12 – треугольная часть; 13 – глазничная часть.

Б – медиальная поверхность: 1 – центральная борозда; 2 – борозда мозолистого тела; 3 – поясная борозда; 4 – прямая борозда; 5 – околоцентральная долька; 6 – верхняя лобная извилина; 7 – поясная извилина; 8 – прямая извилина; 9 – околообонятельное поле.

лобной доли является то, что у правшей в левом полушарии выявлена большая структурная упорядоченность расположения клеток.

Кроме того, лобная доля участвует в обеспечении координации движений, связанных с прямохождением, сохранением равновесия тела, принимает участие в регуляции висцеральных функций. В лобной доле располагается центр организации двигательных механизмов речи – центр Брока. Нарушение деятельности этого центра приводит к афазии Брока или лобной афазии – понимание речи при ней не нарушено, сама же речь крайне затруднена или даже невозможна. Более 100 лет назад французский антрополог Поль Брока обнаружил, что при поражении нижней лобной извилины левого полушария наблюдается потеря речи. Это моторный центр речи или центр Брока. После разрушения центра Брока речь частично может восстанавливаться (моторные зоны медиальных отделов мозга).

Теменная доля. Ограничена спереди центральной бороздой, сзади – теменно-затылочной бороздой (рис.21, 22, 24). Позади центральной борозды находится постцентральная извилина, ограниченная сзади постцентральной бороздой. Постцентральная извилина считается проекционной, соматической и чувствительной (расположено ядро чувствительного анализатора). Позади постцентральной борозды параллельно продольной борозде головного мозга расположена S-образно изогнутая внутритеменная (межтеменная) борозда. Она делит теменную долю на две части: верхнюю

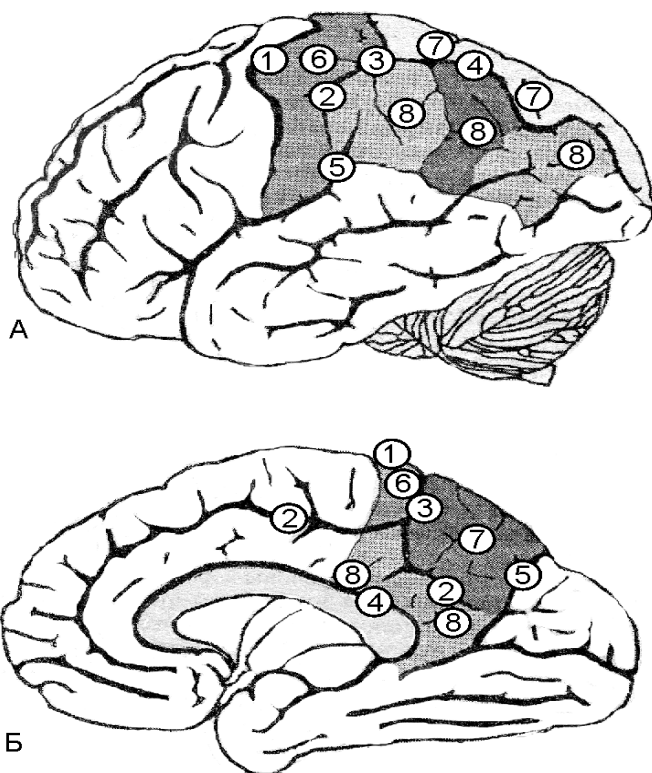


Рис. 24. Теменная доля:

А – латеральная поверхность: 1 – центральная борозда; 2 – постцентральная борозда; 3 – звезда (завиток); 4 – межтеменная борозда; 5 – латеральная борозда; 6 – постцентральная извилина; 7 – верхняя теменная доля; 8 – нижняя теменная доля.

Б – медиальная поверхность: 1 – центральная борозда; 2 – поясная борозда; 3 – краевая часть поясной извилины; 4 – борозда мозолистого тела; 5 – теменно-затылочная борозда; 6 – околоцентральная доля; 7 – предклинье; 8 – поясная извилина.

теменную долю и нижнюю теменную долю. Верхняя теменная доля имеет отношение к восприятию кожной и проприоцептивной чувствительности. Здесь формируется чувство локализации, веса, шероховатости, направления движения, пространственное чувство. Нижняя теменная доля делится на две части: верхнюю краевую извилину и угловую извилину. Нижняя теменная доля участвует в интеграции соматосенсорных, зрительных, слуховых, вестибулярных раздражений и в формировании пространственных представлений о внешнем мире и собственном теле.

Нижнетеменная область имеет отношение к целенаправленным предметным действиям, осуществляемым на основе зрительного контроля и ориентации в пространстве, реализации сложных программ моторных актов, процессах гнозиса.

При нарушении функции нижнетеменной доли наблюдаются расстройства узнавания – агнозии и нарушения целенаправленного действия – апраксии. Выделяют несколько видов агнозии:

1) Зрительная агнозия проявляется в не узнавании предмета. Человек, страдающий зрительной агнозией, видит предметы, обходит их не натываясь, но не узнает. Для того, чтобы узнать предмет, ему необходимо ощупать его или услышать его звук. Зрительная агнозия связана также с поражением затылочных долей мозга.

2) Слуховая агнозия проявляется в не узнавании предметов по издаваемому ими звуку. Больной может не узнать звук колокольчика или шум льющейся воды, но узнает колокольчик по внешнему

виду, а воду – по ощущению. Слуховая агнозия встречается также при поражении височной части мозга.

3) Тактильная агнозия проявляется в не узнавании предмета при его ощупывании. Наблюдается при поражении теменной доли.

Апраксия проявляется в нарушении определенного целенаправленного действия. Больной апраксией часто не может зажечь спичку, разрезать хлеб, поприветствовать и т.п. В тоже время его рука не парализована, и он может осуществить ряд простых движений – сгибание, разгибание. Для апраксии характерно понимание больным того, что он должен сделать, но вместе с тем невозможность произвести это целенаправленное действие.

В угловой извилине теменной доли расположен центр письменной речи и чтения.

В теменной доле находится центр речевой памяти, при его поражении наблюдается теменная афазия или амнезия – характеризуется забыванием отдельных слов. Больной амнезией знает, о чем он хочет сказать, но часто не может вспомнить нужного ему слова, и вынужден для обозначения предмета прибегать к его длительному описанию. Очаг поражения находится в левой нижней теменной извилине. При поражении этой извилины часто наблюдаются и другие нарушения, в частности, расстройства счета – акалькулия.

Затылочная доля. Начинается от условной границы, проведенной от предзатылочной вырезки до теменно-затылочной борозды (рис.21, 22, 25). На наружной латеральной поверхности выделяют верхнюю и нижнюю затылочные борозды, которые

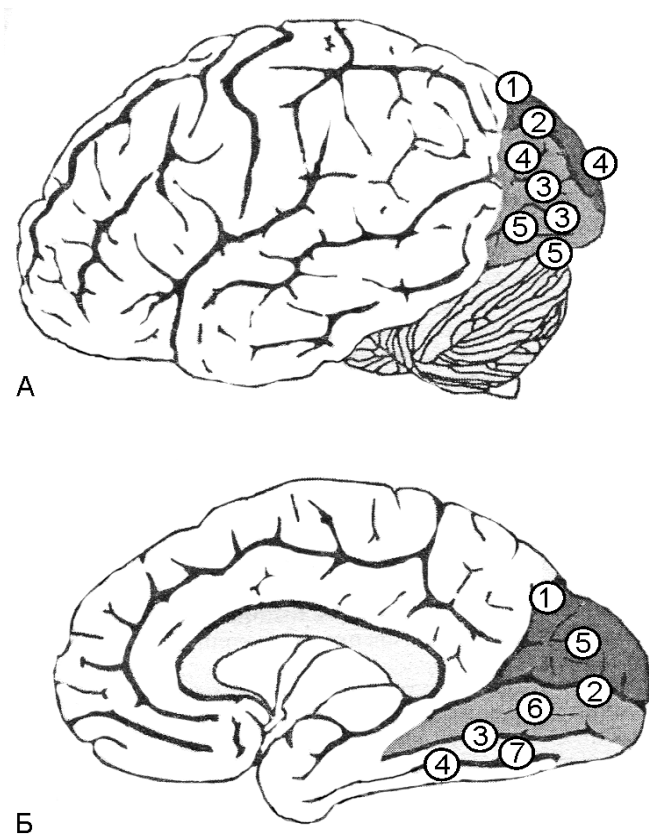


Рис. 25. Затылочная доля:

А – латеральная поверхность: 1 – теменно-затылочная борозда; 2 – верхние затылочные борозды; 3 – боковые затылочные борозды; 4 – верхние затылочные извилины; 5 – боковые затылочные извилины.

Б – медиальная поверхность: 1 – теменно-затылочная борозда; 2 – шпорная борозда; 3 – коллатеральная борозда; 4 – затылочно-височная борозда; 5 – клин; 6 – язычная извилина; 7 – затылочно-височная медиальная извилина.

ограничивают соответствующие извилины. На медиальной поверхности затылочная доля имеет форму треугольника и ограничена спереди теменно-затылочной бороздой, снизу коллатеральной бороздой. Посередине треугольника проходит глубокая птичья или шпорная борозда. Ниже птичьей борозды располагается язычная извилина. Между теменно-затылочной бороздой и птичьей бороздой находится клин. Затылочная доля связана со зрительной функцией. При раздражении рецепторов первичных полей затылочной доли возникают ощущения света, темноты, разноцветных пятен; при раздражении вторичных полей получаемые зрительные сигналы преобразуются в образы; выделяют поля для направления зрительного внимания к мотивационно значимым целям.

Височная доля отделена от лобной и теменной долей латеральной (сильвиевой) бороздой. На латеральной поверхности доли располагаются верхняя и нижняя височные борозды, которые отграничивают соответственно верхнюю, среднюю и нижнюю височные извилины. На нижней поверхности височную долю ограничивает коллатеральная борозда (рис.21, 22, 26).

Задний участок нижней поверхности полушария образован нижней поверхностью височной и затылочной долей, которые здесь не имеют определенных границ. На этом участке видны две извилины: латеральная височно-затылочная и медиальная височно-затылочная, между которыми располагается височно-затылочная борозда. Между задним отделом коллатеральной борозды и шпорной бороздой лежит язычная извилина, а возле переднего

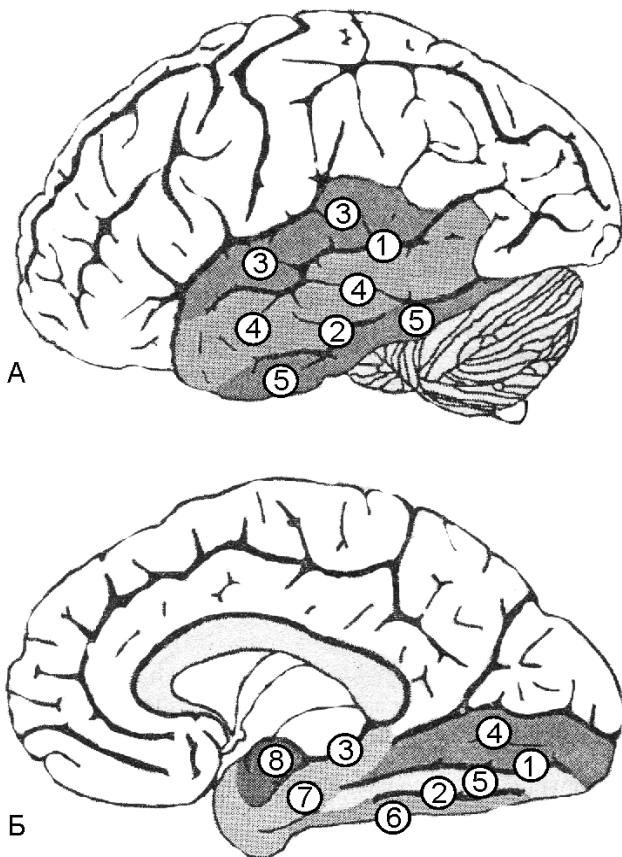


Рис. 26. Височная доля:

А - латеральная поверхность: 1 - верхняя височная борозда; 2 - нижняя височная борозда; 3 - верхняя височная извилина; 4 - средняя височная извилина; 5 - нижняя височная извилина.

Б - медиальная поверхность: 1 - коллатеральная борозда; 2 - затылочно-височная борозда; 3 - гиппокамповая борозда; 4 - язычная извилина; 5 - затылочно-височная

медиальная извилина; 6 – затылочно-височная латеральная извилина; 7 – парагиппокампальная извилина; 8 – крючок.

отдела коллатеральной борозды лежит парагиппокампальная извилина. Эта извилина, примыкающая к стволу мозга, уже находится на медиальной поверхности полушарий.

Височная доля имеет обширные связи с различными отделами мозга. Пирамидные нейроны слуховой области обладают свойствами простых, сложных и сверхсложных детекторов воспринимаемых звуковых сигналов. При раздражении первичной слуховой зоны (средняя часть верхней височной извилины) возникают элементарные слуховые ощущения: звон, щелчки, шум. Вторичная слуховая зона отличается большим развитием ассоциативного слоя. Вторичная слуховая зона (задняя часть верхней височной извилины) принимает участие в механизмах речи, здесь расположен речеслуховой анализатор – центр Вернике. При поражении этого центра развивается афазия Вернике или височная афазия. Она характеризуется расстройством восприятия речи. Больной не понимает речи, у него имеется избирательная глухота на слова, способность же речи не только сохранена, но проявляется даже в усиленной говорливости. Вследствие отсутствия восприятия собственной речи слова бывают исковерканы, и непрерывная речь афазика может быть совершенно непонятна.

- алексия – нарушение способности читать про себя и вслух;

- амузия – расстройство музыкального восприятия.

Удаление височной речевой зоны приводит к стойкой общей афазии – неспособности понимать речь и говорить. Это говорит о том, что данная область является первичным центром речи, и в филогенезе она образовалась раньше других.

Островок – наименьшая доля мозга, прикрытая височной, теменной и лобной. Островок имеет треугольную форму, вершиной обращенной вперед. Он окружен круговой бороздой. Центральной бороздой островка, ориентированной от основания к вершине островка, он делится на переднюю и заднюю доли островка (рис.27).

Конечный мозг состоит из серого и белого вещества. Серое вещество полушарий состоит из базальных ядер и коры. Белое вещество представлено тремя видами волокон.

Серое вещество. Конечный мозг вначале возникает в связи с обонятельным рецептором, затем становится органом управления поведением животного, при этом в нем возникают центры инстинктивного поведения, основанные на видовых реакциях, и, наконец, в конечном мозге возникают центры индивидуального поведения, основанного на индивидуальном опыте. Соответственно этому в конечном мозге различают в порядке исторического развития три группы центров:

1) Древняя кора (архиокортекс) – представлена обонятельным мозгом. Это самая древняя и наименьшая часть, расположенная вентрально.

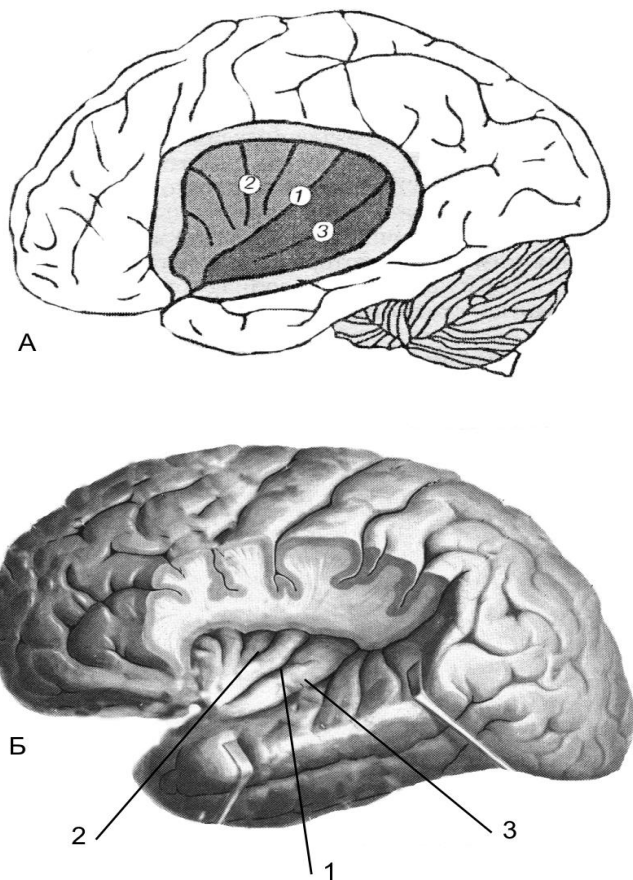


Рис. 27. Островок:

А – схематично; Б – сбоку и снизу;

1 – центральная борозда островка; 2 – передняя долька островка; 3 – задняя долька островка.

2) Старая кора (палеокортекс) – представлена базальными ядрами, так называемая «подкорка», скрыта в глубине.

3) Новая кора (неокортекс) – представлена плащом, самая молодая и большая часть, покрывающая остальные.

Обонятельный мозг – филогенетически самая древняя часть конечного мозга, возникшая в связи с рецептором обоняния. Все его компоненты являются различными частями обонятельного анализатора.

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

К периферическому отделу обонятельного мозга относятся обонятельная луковица и обонятельный тракт. Обонятельный тракт заканчивается обонятельным треугольником, который впереди расходится двумя обонятельными полосками: латеральной и медиальной.

К центральному отделу обонятельного мозга относятся: поясная извилина, гиппокамп, зубчатая извилина, крючок, внутрикраевая извилина, пучковая извилина и серое наложение над мозолистым телом. Поясная извилина лежит выше мозолистого тела на медиальной поверхности и является не только центром обоняния, но и регулирует функции внутренних органов (в первую очередь сердечно-сосудистой системы). Гиппокамп представляет впячивание серого вещества со стороны медиальной стенки нижнего рога бокового желудочка и хорошо виден в виде булавовидного тела. Гиппокамп или аммонов рог – парное образование, вместе с гипоталамусом образует лимбическую систему. Полагают, что гиппокамп играет существенную роль в поддержании постоянства внутренней среды

организма, участвует в высшей координации функций размножения и эмоционального поведения, а также в процессах обучения и сохранения памяти. Зубчатая извилина представляет скрученную часть коры медиального края гиппокамповой борозды. Серое вещество зубчатой извилины распространяется на внутренний край гиппокампа и на дорсальную поверхность мозолистого тела, формируя здесь так называемое серое наслоение. Крючок представляет передний конец борозды гиппокампа, который разделяется на две части: переднюю и заднюю. Передняя часть относится к крючку; задняя образует внутри краевую извилину, которая заканчивается в связочной извилине.

Базальные ядра – располагаются в глубине белого вещества конечного мозга. К ним относят хвостатое, чечевицеобразное, миндалевидное ядра и оgradu (рис.28). Топографически и функционально хвостатое и чечевицеобразные ядра объединяют в *полосатое тело*.

Хвостатое ядро имеет булавовидную форму, изогнуто назад, окружает почти со всех сторон таламус. Делится на три части: передняя часть расширена, называется головкой, средняя часть – тело, задняя часть – хвост. Хвостатое ядро состоит из малых и больших пирамидных клеток. Раздражение хвостатого ядра приводит к дремоте, удлинению времени ответной реакции, при раздражении рецепторов.

Чечевицеобразное ядро находится латерально и кпереди от таламуса. Оно имеет клиновидную форму с вершиной, обращенной к средней линии. Передняя грань чечевицеобразного ядра сращена с головкой

хвостатого ядра. Две полоски белого вещества разделяют чечевицеобразное ядро на три части: наружная часть более темная называется *скорлупа* и две внутренние части более светлые называются бледный шар или *паллидум*. Бледный шар – парное образование, является двигательным ядром. При его раздражении можно получить сокращение шейных мышц, конечностей и всего туловища, преимущественно на противоположной стороне. Одной из функций бледного шара считают торможение нижележащих ядер, главным образом красного ядра среднего мозга. При повреждении бледного шара наблюдается сильное увеличение тонуса скелетной мускулатуры – гипертонус, возникает скованность движений. У человека при нарушении бледного ядра лицо становится маскообразным, при стимуляции бледного шара получен феномен увеличения объема кратковременной памяти почти в два раза. При нарушении бледного ядра изменяются пищевые реакции: крысы отказываются от еды и теряют в весе. Это объясняется потерей связи бледного шара с гипоталамусом.

Хвостатое и чечевицеобразное ядра топографически и функционально объединяют в *стриопаллидарную систему*. Стриопаллидарная система по филогенетическим и функциональным критериям разделяется на древнюю часть палеостриатум (представлен бледным шаром) и новую часть – неостриатум (состоит из хвостатого ядра и скорлупы, которые объединяются в полосатое тело).

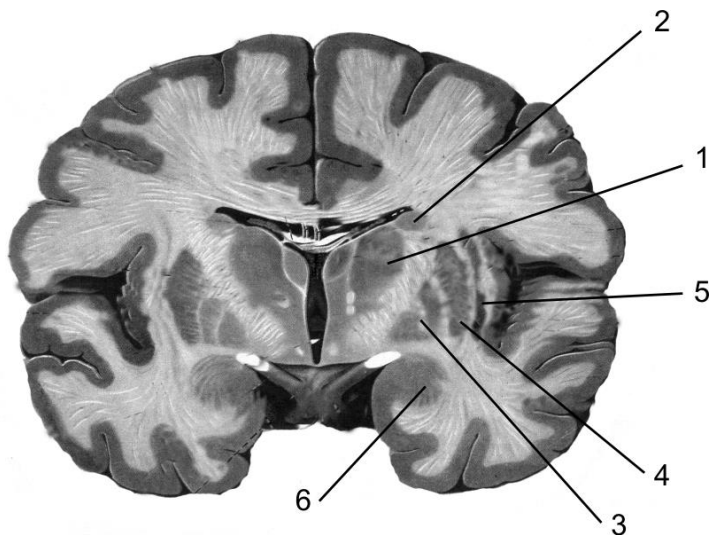


Рис. 28. Базальные ядра:

1 - таламус; 2 - хвостатое ядро; 3 - бледный шар (паллидум); 4 - скорлупа; 5 - ограда; 6 - миндалевидные ядра (ядра амигдалы).

Полосатое тело регулирует и частично затормаживает работу бледного шара, т.е. действует так же, как бледный шар действует на красное ядро. Полосатое тело считают высшим подкорковым регуляторным центром двигательного аппарата. В полосатом теле находятся также высшие вегетативные координационные центры, регулирующие обмен веществ, теплообразование и тепловыведение, сосудистые реакции. Полосатое тело оказывает влияние на органы, иннервируемые вегетативной системой. При поражении полосатого тела у человека наблюдается атетоз –

стереотипические движения конечностей, медленные червеобразные движения кистей и пальцев рук; хорea – сильные неправильные движения, совершающиеся без всякого порядка и последовательности, захватывающие почти всю мускулатуру («пляска святого Витта»). У животных при раздражении одних участков полосатого тела вызывает циркуляторные двигательные реакции, характеризующиеся поворотом головы и туловища в сторону противоположную раздражению; при раздражении других наблюдается торможение двигательных реакций. С повреждением базальных ядер связан механизм возникновения паркинсонизма. Этот синдром характеризуется комплексом таких симптомов, как гипокинез – малая подвижность, затруднения при переходе от покоя к движению; восковидная ригидность, или гипретонус, не зависящих от положения суставов и фазы движения; статический тремор (дрожание), наиболее выраженный в дистальных отделах конечностей. Все эти симптомы обусловлены гиперактивностью базальных ядер, которая возникает при повреждении дофаминергического (тормозного) пути, который идет от черного вещества среднего мозга к полосатому телу.

Миндалевидное ядро представляет группу ядер и локализуется внутри переднего полюса височной доли. Входит в состав лимбической системы, которая характеризуется очень низким порогом возбуждения, что может способствовать развитию эпилептиформной активности. Миндалевидное ядро делится на филогенетически древнюю часть – кортикомедиальную, и более новую часть –

базальнолатеральную. Ядра кортикомедиальной части связаны с обонятельной функцией и половой функцией (облегчают секрецию люлиберина и фоллиберина). Базальнолатеральные ядра связаны с новой корой и полосатым телом, облегчают секрецию АКТГ и СТГ. При стимуляции миндалевидного ядра возникают судороги, эмоционально окрашенные реакции, страх, агрессия.

Ограда – тонкая полоска серого вещества, отделившаяся в процессе эволюции от коры островка. Имеет толщину около 2 мм. Имеет связи со всеми отделами коры полушарий, а также принимает участие в глазодвигательных реакциях при слежении за объектом.

Кора больших полушарий. Большие полушария покрыты слоем серого вещества – новой корой или плащом. В новой коре насчитывают около 15-16 млрд. нервных клеток. Толщина коры может меняться от 1 до 5 мм. $S = 22$ тыс.мм² (или 2200 см²). 2/3 коры находится в глубине борозд и только 1/3 лежит на поверхности.

Кора больших полушарий состоит из клеток различной формы: звездчатых, веретенообразных, паукообразных, горизонтальных, пирамидных и т.д. Выделяют 56 разновидностей клеток коры. Нейроны в коре располагаются неравномерно, отличаются размерами. Клетки расположены не резко отграниченными слоями, причем каждый слой характеризуется преобладанием какого-либо вида клеток.

В коре больших полушарий насчитывается 6 слоев (рис.29):

1) Молекулярный – беден нервными клетками, основная масса слоя представлена дендритами нейронов расположенных ниже слоев. Нейроны молекулярного слоя – это мелкие звездчатые клетки, отростки которых ориентированы параллельно поверхности коры.

2) Наружный зернистый – образован мелкими нейронами, около 10 мкм, округлой, угловатой, звездчатой и пирамидной форм. Имеют синаптические связи с нейронами молекулярного слоя.

3) Слой пирамидных клеток – самый широкий, состоит из мелких и средних нейронов пирамидной формы, размером от 10 до 40 мкм. Часть отростков этих клеток достигает первого слоя, другая часть погружается в белое вещество полушарий.

4) Внутренний зернистый слой – в некоторых полях хорошо развит, в некоторых отсутствует. Образован мелкими разнообразными по форме клетками, с преобладанием звездчатых клеток, которые имеют дугообразные возвратные аксоны. Звездчатые клетки представляют систему переключений с афферентных на эфферентные нейроны.

5) Ганглионарный слой – состоит из крупных пирамидных клеток Беца. Четко выражен в передней центральной извилине. От верхней части этих клеток отходит крупный дендрит, разветвляющийся в поверхностных слоях коры. Аксоны уходят в белое вещество и направляются к подкорковым ядрам и спинному мозгу.

6) Полиморфный слой – содержит клетки разной формы, большинство веретенообразные

нейроны с короткими извитыми верхушечными дендритами.

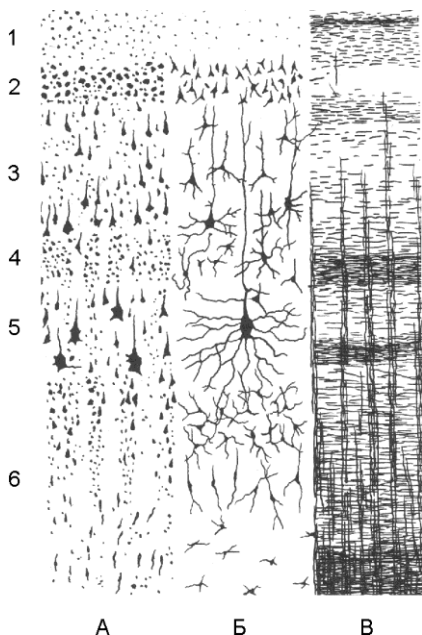


Рис. 29. Кора конечного мозга:

А – слои клеток; Б – типы клеток;
В – слои волокон;

1 – молекулярный слой; 2 –
наружный зернистый слой; 3 –
слой пирамидных клеток; 4 –
внутренний зернистый слой; 5 –
ганглионарный слой; 6 –
полиморфный слой.

условных рефлексов.

Располагаются в пределах одного полушария.

Немецкий
нейроморфолог
К.Бродман по
гистологическим
признакам, в
частности по
плотности
расположения и
форме нейронов,
разделил всю кору
на 11 областей и 52
цитоархитектониче-
ских поля.
Некоторым полям
соответствуют
корковые концы
анализаторов.

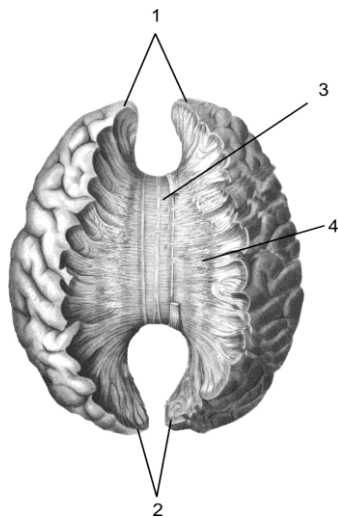
*Белое
вещество*
полушарий состоит
из 3 видов волокон:

I
группа -
*ассоциативные
волокна* -
принимают участие
в образовании

1/ короткие – соединяют рядом расположенные извилины, в пределах одного полушария,

2/ длинные – соединяют доли в пределах одного полушария.

Таких пучков волокон существует несколько.



Пояс – пучок волокон, проходящий в поясной извилине, соединяет различные участки коры как между собой, так и соседними извилинами медиальной поверхности полушарий.

Верхний продольный пучок – соединяет лобную долю с задней частью височной доли, с нижней теменной долей и затылочной долей.

Нижний продольный пучок – связывает височную и затылочную доли.

Рис. 30. Мозолистое тело:

1 – передние (малые) щипцы;
2 – задние (большие) щипцы;
3 – ствол (тело) мозолистого тела; 4 – лучистость мозолистого тела.

Крючковидный пучок – соединяет орбитальную поверхность лобной доли с височным поясом.

II группа – комиссуральные /спаечные/ волокна – соединяют оба полушария.

1) мозолистое тело – располагается выше промежуточного мозга, это толстый пучок поперечно проходящих из одного полушария в другое волокон (рис.20, 30).

Мозолистое тело впереди имеет киль, который сужается книзу в виде клюва, посередине располагается ствол или тело. Задняя часть называется заднее утолщение. Клюв мозолистого тела продолжается в тонкую пластинку клюва, которая переходит в конечную пластинку мозга. Волокна колена соединяют лобные доли и образуют передние щипцы. Волокна заднего утолщения соединяют затылочные доли и образуют задние щипцы. Волокна ствола соединяют теменную, височные доли, островки к образуют лучистый венец.

2) свод – соединяет все доли полушарий, соединяет подбугорную область с височными долями. Имеет столбы и ножки свода (рис.31).

3) передняя и задняя мозговые спайки. Передняя располагается за килем мозолистого тела, задняя – между эпифизом и буграми четверохолмия. Передняя мозговая спайка соединяет лобные и височные доли. Задняя мозговая спайка соединяет части обонятельного мозга (рис.31).

III группа – *проекционные волокна* – проходят между зрительным бугром, хвостатым и чечевицеобразным ядрами и образуют внутреннюю капсулу. Внутренняя капсула состоит из конечных нейронов чувствительных путей и начальных нейронов двигательных путей. Внутренняя капсула имеет белую окраску и напоминает форму угла, открытого снаружи. Внутренняя капсула делится на

три отдела: переднюю ножку, колено и заднюю ножку.

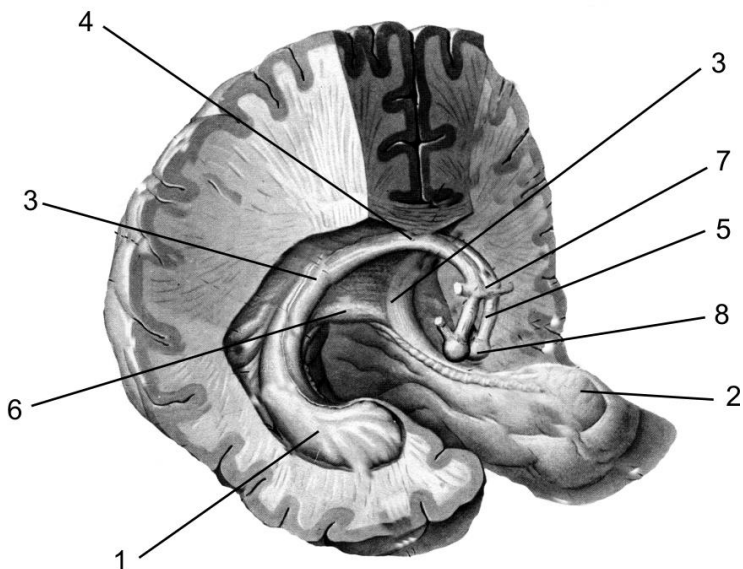


Рис. 31. Свод:

1 – гиппокамп; 2 – крючок; 3 – ножки свода; 4 – тело свода; 5 – столбы свода; 6 – задняя мозговая спайка; 7 – передняя мозговая спайка; 8 – сосцевидные тела.

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

ЛИМБИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Под *лимбической системой* понимают морфофункциональное объединение, которое включает в себя филогенетически старые отделы коры переднего мозга, а также ряд подкорковых структур, которые регулируют функции внутренних органов, обуславливающих эмоциональную окраску поведения и его соответствие имеющемуся субъективному опыту.

Анатомические структуры лимбической системы

В лимбической системе можно выделить *афферентные структуры*, связанные с обонятельными луковицами и передачей обонятельной сенсорной информации в мозг; *центральную часть*, связанную преимущественно с лимбической долей и гиппокампом, где происходит согласование (анализ и синтез) влияний всех тех нервных структур, которые участвуют в регуляции вегетативных функций и выработке эмоционально окрашенного поведения; и *эфферентное звено*, где происходит конвергенция и передача сформированных команд, несущих мотивационно-эмоциональную окраску поведения, на исполнительные нервные центры и органы.

В состав лимбической коры входит *древняя кора* (палеокортекс), формирующая обонятельный мозг и состоящая из обонятельных луковиц, обонятельного бугорка, прозрачной перегородки и прилежащих областей коры (препириформная, периамигдаларная и диагональная области). Следующий компонент лимбической системы —

старая кора (археокортекс), объединяющая сместившийся в процессе эволюции к височной доле гиппокамп, зубчатую извилину, основание гиппокампа (субикулум) и расположенную над мозолистым телом поясную извилину.

Древняя и старая кора, которые обозначают как *аллокортекс*, граничат с пятислойной межуточной корой, или *мезокортексом*, переходящим непосредственно в шестислойную *новую кору* — неокортекс, или *изокортекс*. Мезокортекс формируется прилежащей к древней коре островковой долей и граничащей со старой корой парагиппокампальной извилиной (энториальная область и предоснование гиппокампа, или пресубикулум), которые также включены в состав лимбической системы.

Из подкорковых структур в лимбическую систему входят расположенные в медиальной стенке височной доли *миндалевидное тело* и *ядра перегородки* конечного мозга. Многие исследователи причисляют к лимбической системе также переднее таламическое ядро, сосцевидные тела и гипоталамус.

Все многочисленные формирования лимбической коры кольцеобразно охватывают основание переднего мозга и являются своеобразной границей между новой корой и стволовой частью мозга.

Лимбическая система характеризуется обилием двусторонних связей с другими отделами мозга и внутри самой системы. Так, например, установлено наличие мощных связей лимбической системы с гипоталамусом (рис. 32).

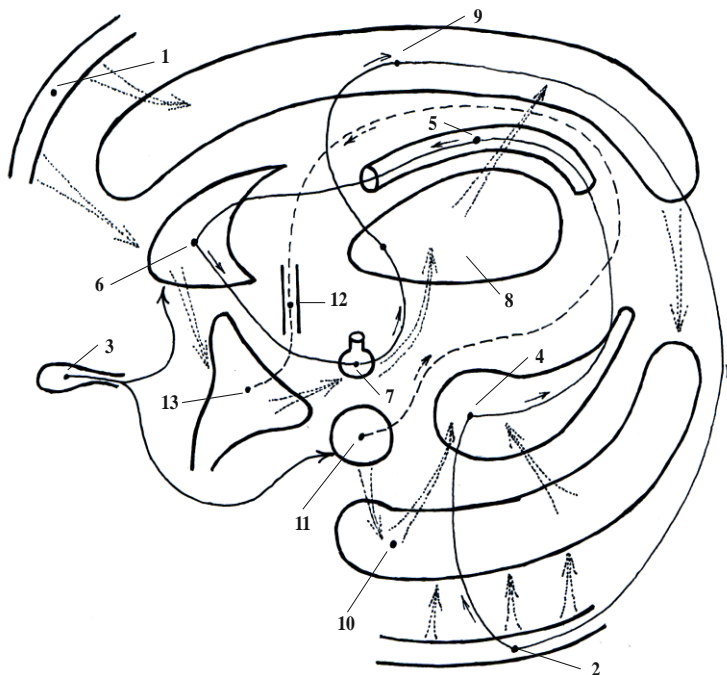


Рис. 32. Связи лимбической системы

- | | |
|---|------------------------------------|
| 1 – лобная кора; | 8 – таламус; |
| 2 – височная кора; | 9 – поясная извилина; |
| 3 – обонятельная луковица; | 10 – парагиппокампальная извилина; |
| 4 – гиппокамп; | 11 – миндалевидное тело; |
| 5 – свод; | 12 – терминальная полоска; |
| 6 – перегородка; | 13 – гипоталамус. |
| 7 – маммилярные тела; | |
| ----- - малый комплекс; | |
| ————— - большой круг Пейпеца; | |
| ⋯⋯⋯➔ другие взаимосвязи структур лимбической системы. | |

Через гипоталамус и сосцевидные тела лимбическая система соединена с центральным серым веществом и ретикулярной формацией среднего мозга.

К миндалине и гиппокампу идут пути от височной доли коры, передающие информацию от зрительной, слуховой и соматической сенсорных систем. Установлены связи лимбической системы с лобными долями коры переднего мозга. Наконец, в пределах лимбической системы идентифицированы сложные циклические связи, создающие условия для циркуляции возбуждения по сложным круговым путям. Выделяют две функциональные цепи связей структур лимбической системы:

1) *большой круг Папеса* (Papez), идущий от гиппокампа через свод — перегородку — мамиллярные тела — передние ядра таламуса — кору поясной извилины и пресубикулум (височную область) обратно к гиппокампу;

2) *малый комплекс, идущий от ядер амигдалы через терминальные полоски к гипоталамусу.*

Очевидно, сложность связей и внутренней организации лимбической системы свидетельствует об ее участии в интеграции функций новой коры и стволовых образований головного мозга.

Функции лимбической системы

Исследование функции лимбической системы у высших позвоночных началось сравнительно недавно. Длительное время в физиологии существовала точка зрения, что аллокортекс имеет только обонятельную функцию, и это нашло выражение в термине *обонятельный мозг*. Вместе с тем экспериментальные данные показывают, что

помимо обонятельных афферентов в аллокортексе обнаруживаются проекции и других афферентных систем, конвергирующих к одним и тем же нервным структурам.

В 1937 г. американский невропатолог Дж. Папес выдвинул гипотезу, согласно которой данные структуры мозга образуют единую систему (круг Папеса), ответственную за осуществление врожденных поведенческих актов и формирование эмоций. В 1952 г. другой американский исследователь, П. Маклин, развивая предположения Папеса, ввел понятие *лимбическая система*, представляя этим термином сложную функциональную систему, обеспечивающую постоянство внутренней среды и контроль видоспецифических реакций, направленных на сохранение вида.

Локальное раздражение различных отделов лимбической системы вызывает разнообразные вегетативные эффекты и влияет на деятельность внутренних органов. Так, раздражение ядер миндалевидного комплекса приводит к изменениям частоты сердечного ритма, дыхательных движений, сосудистого тонуса. В ряде случаев раздражение миндалин влияет на деятельность пищеварительного тракта, изменяя перистальтику тонкой кишки, стимулируя секрецию слюны, произвольное жевание и глотание. Описано влияние миндалин на сокращения мочевого пузыря, матки, пилоэрекцию и сокращение третьего века. Все эти разнообразные реакции могут иметь различный знак и характеризоваться активацией или угнетением висцеральных функций.

Существуют указания на то, что кортикальные и медиальные ядра миндалевидного комплекса имеют отношение к регуляции пищевого поведения. Однако большей частью попытки связать тип реакции с определенным ядром миндалевидного комплекса не дали четких результатов. Факты указывают скорее на то, что функциональное представительство в миндалевидном комплексе, да и в других структурах лимбической системы (например, в гиппокампе) не дифференцировано. В некоторых случаях негативные результаты объясняются генерализованным, распространяющимся на соседние участки нервной ткани действием электрических стимулов.

Вместе с тем характер вегетативных реакций, вызванных раздражением различных отделов миндалины, идентичен эффектам при электрической стимуляции гипоталамуса, и это позволяет думать, что *регулирующие влияния лимбической системы опосредованы, нижележащими вегетативными центрами.*

Скорее всего, изменяя в ту или иную сторону возбудимость гипоталамических центров, лимбическая система определяет знак соответствующей вегетативной реакции. Так формируется многоэтажная, построенная по иерархическому принципу система управления вегетативной сферой, интегрирующая вегетативные и соматические реакции.

Как известно, эмоциональная окраска поведенческих реакций определяется не только вегетативными компонентами, но и соответствующими эндокринными сдвигами. В этом

плане представляют интерес данные о влиянии лимбической системы на деятельность желез внутренней секреции. Установлено, что длительное (60 мин) раздражение ядер миндалевидного комплекса у обезьян вызывает повышение содержания кортикостероидов в плазме крови. Низкочастотная (12-36 имп/с) стимуляция гиппокампа, напротив, уменьшает содержание кортикостероидов, которые выделяются надпочечниками при нанесении стрессорных раздражителей. Очевидно, нисходящие влияния этих структур лимбической системы на гипоталамус, а через него на гипофиз изменяют продукцию кортикотропина, который регулирует секрецию кортикостероидов.

Таким образом, изменяя гормональный фон, лимбическая система в естественных условиях может участвовать в формировании побуждений к действию (мотиваций) и регулировать реализацию самих действий, направленных на устранение побуждения, усиливая или ослабляя эмоциональные факторы поведения.

Роль лимбической системы в формировании эмоций

Сведения об участии различных отделов лимбической системы в формировании эмоций неоднозначны. Наибольшее их количество относится к роли миндалевидного комплекса и поясной извилины в этих процессах. При локальном электрическом раздражении ядер миндалевидного комплекса могут быть получены эмоциональные реакции типа страха, гнева, ярости и агрессии. Двустороннее удаление височных долей вместе с

миндалиной и гиппокампом вызывает у макак-резусов целый ряд сдвигов в эмоциональной сфере. Как правило, агрессивные обезьяны после этой операции становятся спокойными и доверчивыми. У животных наблюдается *гиперорализм*, когда все незнакомые предметы без разбора заталкиваются в рот.

Удаление височных долей вызывает у обезьян гиперсексуальность, причем их половая активность может быть направлена даже на неодушевленные предметы. Наконец, послеоперационный синдром сопровождается так называемой *психической слепотой*. Животные утрачивают способность правильной оценки зрительной и слуховой информации, и эта информация никак не связывается с собственным эмоциональным настроением обезьян. Так, макаки без разбора исследуют все, даже опасные для себя предметы. Возникновение психической слепоты связывают с послеоперационным нарушением передачи сенсорной информации от височной доли к гипоталамусу. Эта точка зрения подкрепляется электрофизиологическими данными, свидетельствующими о том, что различные сенсорные раздражения изменяют частоту импульсной активности нейронов миндалевидного комплекса, который, очевидно, участвует в оценке поступающей из внешней среды информации.

Согласно теории Папеса, сенсорные пути на уровне таламуса расходятся, причем один путь идет в проекционные зоны коры, где обеспечивается восприятие, а второй — в лимбическую систему.

Вероятно, в этой системе происходит оценка поступающей информации, ее сопоставление с

субъективным опытом и запуск соответствующих эмоциональных реакций через гипоталамические структуры. Информация об аффективном состоянии организма может поступать от стволовых структур в неокортекс либо прямо от миндалевидного комплекса, либо через поясную извилину, которая связана с лобными, теменными и височными долями коры полушарий большого мозга. Вероятно, эти пути связаны с восприятием эмоционального фона, однако детальные механизмы этого восприятия еще нуждаются в разработке.

Как уже отмечалось, лимбическая система принимает участие в запуске тех эмоциональных реакций, которые уже апробированы в ходе жизненного опыта. В этом плане привлекают внимание исследования, констатирующие участие лимбической системы в *процессах сохранения памяти*. Так, например, удаление *гиппокампа* (аммонова рога) вызывает у людей полное выпадение памяти на недавние события. Электрическое раздражение парагиппокампальной извилины во время нейрохирургических операций может сопровождаться появлением мимолетных воспоминаний. Двустороннее удаление гиппокампа у обезьян и крыс приводит к нарушению способности выполнять ту или иную последовательность поведенческих актов. Описанные факты привели к заключению, что гиппокамп играет определенную роль в процессах памяти, и послужили толчком для дальнейших исследований этой структуры.

Оказалось, что для строения гиппокампа характерно наличие четко отграниченных слоев с преимущественным расположением в них либо тел,

либо отростков нервных клеток. Нейронные цепи гиппокампа представляют собой стереотипные микросети, которые состоят из возбуждающих волокон энториальной коры, клеток-зерен и пирамидных клеток с аксонами, идущими через свод к перегородке. Аксоны пирамидных клеток образуют коллатерали, направляющиеся к нейронам других частей гиппокампа.

Такая стереотипная слоистая структура гиппокампа делает его очень удобным объектом для изучения функции нейронных сетей на перфузируемых срезах мозга. Электрофизиологические исследования срезов и тотальных препаратов гиппокампа показали, что для этой структуры характерны периодически низкочастотные (4-5 в 1 с) электрические колебания — θ (*тета*)-*ритм*. Эти колебания сопряжены с правильным чередованием возбуждающих и тормозных постсинаптических потенциалов пирамидных клеток гиппокампа и, вероятно, отражают синхронизацию деятельности его нейронных элементов.

Способность генерировать ритмическую активность, по всей видимости, зависит от упорядоченной слоистой структуры гиппокампа, которая создает условия для циркулирования возбуждения по нейронным цепям, лежащего в основе одного из нейронных механизмов памяти.

Об участии гиппокампа в процессах *консолидации памяти* свидетельствуют также изменения свойств его нейрональных синапсов после тетанической стимуляции. При высокочастотной стимуляции энториальной области коры кролика

наблюдается длительное, достигающее нескольких часов, а иногда даже дней, возрастание амплитуды синаптических потенциалов клеток-зерен гиппокампа. В дальнейшем при микроэлектродном исследовании толстых срезов гиппокампа было установлено, что изменение эффективности синаптического проведения после тетанической стимуляции обусловлено повышением секреции медиатора из пресинаптических окончаний. Параллельные электронно-микроскопические исследования показали, что после тетанической стимуляции наблюдалось увеличение числа шипиков на дендритах нейронов гиппокампа.

Эти факты убеждают в том, что пластичность нейронных цепей гиппокампа является предпосылкой его участия в формировании нейронных механизмов памяти. Однако было бы упрощением считать гиппокамп единственным хранилищем следов памяти у позвоночных. Пластичность является весьма распространенным свойством нейронов, и поэтому большинство исследователей склоняются к тому, что функция памяти не является прерогативой какой-либо одной структуры, а обусловлена содружественными действиями многих центров головного мозга. Существенным звеном в этой системе являются связи гиппокампа с неокортексом.

Функциональная роль этих связей подтверждается физиологическими экспериментами. При одновременной регистрации электрической активности гиппокампа и неокортекса наблюдаются реципрокные взаимоотношения между ними. Когда в гиппокампе возникает медленноволновый θ -ритм, в

неокортексе доминирует высокочастотная низкоамплитудная активность и, наоборот, медленноволновой активности энцефалограммы соответствует высокочастотная активность гиппокампа.

Наиболее выраженное усиление θ -ритма в гиппокампе обнаруживается на начальных стадиях выработки условного рефлекса и сочетается с состоянием настороженности и сосредоточения внимания при формировании ориентировочной реакции.

Удаление гиппокампа у животных нарушает процессы внутреннего торможения и снижает способность к угасанию потерявших свое адаптивное значение условнорефлекторных реакций. Одновременно затрудняется упрочение условного рефлекса в связи с резким усилением ориентировочной реакции. Следовательно, гиппокамп, как, впрочем, и другие структуры лимбической системы, существенно влияет на функции неокортекса и на процессы научения. Это влияние осуществляется в первую очередь за счет создания эмоционального фона, который в значительной степени отражается на скорости образования любого условного рефлекса.

Таким образом, лимбическую систему как одно из наиболее древних образований мозга нельзя считать простым атавизмом. Это важный отдел головного мозга, функционально связанный с неокортексом и стволовыми структурами, образующими вместе *систему координации висцеральных и соматических функций организма*.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ

Разнообразные раздражения, постоянно действующие на живой организм, воспринимаются различными рецепторными образованиями. В зависимости от их местоположения и строения они избирательно реагируют на различные раздражения. Соответственно выделяют различные органы чувств: орган зрения, орган вкуса, кожной рецепции и т.д. Сигналы, идущие от рецепторов в центральную нервную систему вызывают как простые рефлексy, так и различные поведенческие акты и психическую деятельность. Совокупность всех нейронов, которые участвуют в восприятии и проведении возбуждения, а также анализе поступившей информации, называется *анализатором*. В анализаторе выделяют периферический отдел, представленный рецепторами, проводящий отдел и центральный отдел.

В зависимости от структурной организации рецепторы делят на первичные и вторичные. Рецепторы обонятельного, кожного и двигательного анализаторов, относят к первичным. Они образуются волоконном сенсорного, или чувствительного нейрона, которое непосредственно подвергается раздражению. К вторичным рецепторам относят вкусовые, зрительные, слуховые и вестибулярные. Для них характерно, что раздражение действует не непосредственно на окончание отростка сенсорного нейрона, а на особые структуры – специализированные рецепторные клетки. В них под влиянием этого раздражения возникает серия

процессов, являющихся причиной последующего возбуждения сенсорного нейрона.

ОРГАН ЗРЕНИЯ

Орган зрения состоит из глазного яблока и вспомогательных аппаратов глаза.

ГЛАЗНОЕ ЯБЛОКО, *bulbus oculi*, имеет неправильную шаровидную форму. Для осмотра доступен только его передний, меньший, наиболее выпуклый отдел – роговица, *cornea*, и окружающая его часть; остальная, большая, часть залегает в глубине глазницы (рис.33).

В глазном яблоке различают два полюса: передний и задний. *Передний полюс*, находится в наиболее выпуклой центральной части передней поверхности роговицы, а *задний полюс*, располагается в центре заднего сегмента глазного яблока, несколько кнаружи от места выхода зрительного нерва.

Линию, соединяющую оба полюса глазного яблока, называют *наружной осью глазного яблока*, либо геометрической осью глаза, либо сагиттальной осью глаза. Она является наибольшим его размером и равна в среднем 24 мм.

Внутренняя ось глазного яблока, достигает 21,3 мм и соединяет точку внутренней поверхности роговицы, соответствующую ее переднему полюсу, с точкой на сетчатке, соответствующей заднему полюсу глазного яблока.

Наибольший поперечный размер глазного яблока в среднем равен 23,6 мм, а вертикальный – 23,3 мм.

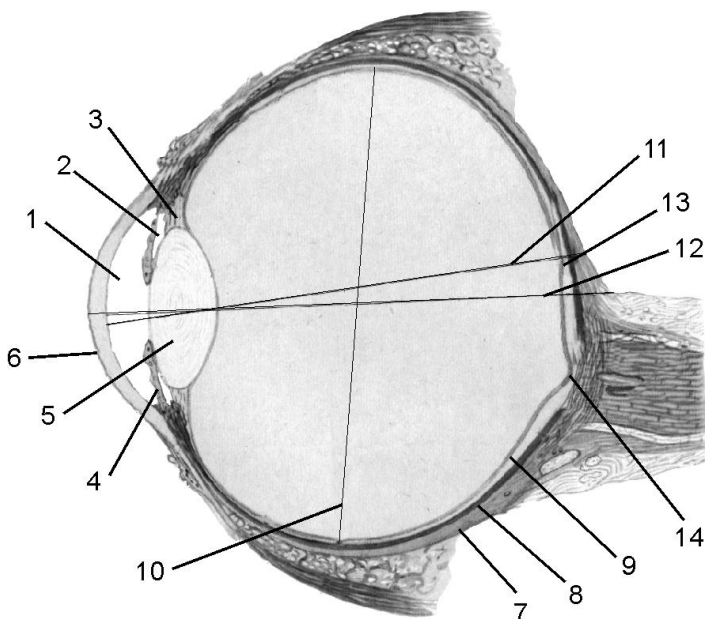


Рис. 33. Глазное яблоко:

1 – передняя камера глаза; 2 – задняя камера глаза; 3 – циннова связка; 4 – радужная оболочка; 5 – хрусталик; 6 – роговица; 7 – склера; 8 – сосудистая оболочка; 9 – сетчатая оболочка; 10 – экватор; 11 – внутренняя ось глаза; 12 – ось глаза; 13 – пятно; 14 – диск зрительного нерва.

Линия, соединяющая точки наибольшей окружности глазного яблока во фронтальной плоскости, называется *экватором*. Он находится на 10–12 мм кзади от края роговицы. Линии, проведенные перпендикулярно экватору и соединяющие на поверхности яблока оба его полюса, носят название *меридианов*. Вертикальный и

горизонтальный меридианы делят глазное яблоко на отдельные квадранты.

Глазное яблоко состоит из двух частей: *ядра* и *капсулы*.

Ядро образует основную массу глазного яблока и представляе собой прозрачные преломляющие среды глаза:

- стекловидное тело, *corpus vitreum*;
- хрусталик, *lens*;
- передняя и задняя камеры глаза, заполненные внутриглазной жидкостью, *humor aquosus*.

СТЕКЛОВИДНОЕ ТЕЛО, *corpus vitreum*, покрыто снаружи тонкой прозрачной *стекловидной мембраной* и занимает большую часть полости глазного яблока. Стекловидное тело состоит из совершенно прозрачной студенистой массы, лишенной сосудов и нервов. В его состав входят нежная сеть переплетающихся волоконце и богатая белками жидкость – стекловидная влага. Передняя поверхность стекловидного тела обращена к задней поверхности хрусталика, несет на себе соответственно ее форме чашеобразную *стекловидную ямку*.

Остальная часть стекловидного тела прилегает к внутренней поверхности сетчатки и ее форма приближается к шаровидной.

ХРУСТАЛИК, *lens*, имеет форму двояковыпуклой линзы. Задняя поверхность хрусталика, более выпуклая, прилегает к стекловидному телу, а передняя поверхность, обращена к радужке. Край, где поверхности сходятся, называется экватором.

Различают передний и задний полюсы хрусталика, – наиболее выпуклые центральные точки передней и задней его поверхностей.

Различают *ось хрусталика* длиной в среднем 3,7 мм (при аккомодации до 4,4 мм), соединяющую наиболее выступающие точки (полюсы) обеих поверхностей, и *экваториальный диаметр*, равный около 9 мм.

Вещество хрусталика, совершенно прозрачно и так же, как стекловидное тело, не содержит сосудов и нервов.

Основная масса хрусталика состоит из волокон хрусталика, представляющих собой вытянутые в длину шестисторонние эпителиальные клетки.

Периферические отделы хрусталика покрыты со стороны его передней и задней поверхностей капсулой хрусталика. Последняя представляет собой гомогенную прозрачную оболочку, более толстую на передней поверхности хрусталика, где под ней располагается слой эпителиальных клеток.

Вещество хрусталика, имеет неодинаковую плотность; в центре оно более плотное и носит название *ядра хрусталика*, а по периферии менее плотное – *кора хрусталика* (рис.34).

Хрусталик, располагаясь между стекловидным телом и радужкой, фиксируется своим периферическим, закругленным краем, называемым *экватором хрусталика*, к ресничному телу посредством натянутых тонких волокон *пояска*. Они внутренним концом вплетаются в капсулу хрусталика, а наружным - начинаются от ресничного тела. Совокупность указанных волокон образует вокруг хрусталика связку – *ресничный пояс*.

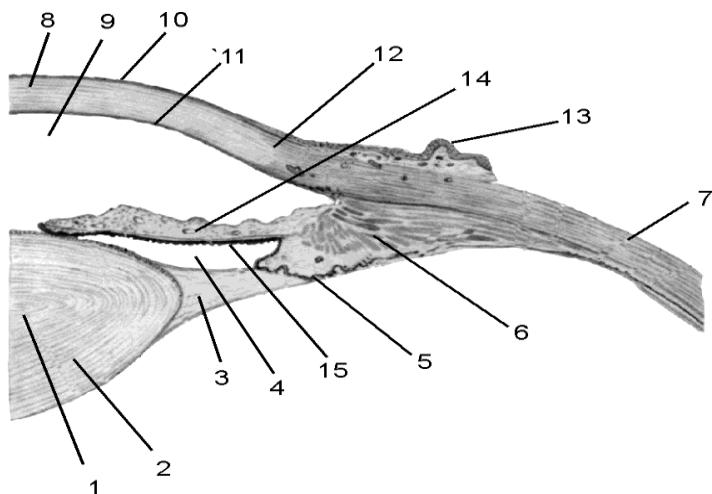


Рис. 34. Переднебоковая часть глазного яблока:

1 – ядро хрусталика; 2 – кора хрусталика; 3 – ресничный пояс; 4 – задняя камера глаза; 5 – цилиарные отростки; 6 – цилиарная мышца; 7 – склера; 8 – собственное вещество роговицы; 9 – передняя камера глаза; 10 – передняя отграничивающая пластина; 11 – задняя отграничивающая пластина; 12 – край роговицы; 13 – конъюктива; 14 – радужная оболочка; 15 – задняя поверхность радужной оболочки с пигментным слоем

Задняя камера глазного яблока, camera posterior bulbi, ограничена сзади передней поверхностью хрусталика, ресничным пояском и ресничным телом; впереди – задней поверхностью радужки. В полость задней камеры свободно свисают ресничные отростки. Задняя камера сообщается с пространствами пояска.

ПЕРЕДНЯЯ КАМЕРА ГЛАЗНОГО ЯБЛОКА, camera anterior bulbi, образована спереди задней, вогнутой поверхностью роговицы, сзади – передней поверхностью радужки.

Передняя и задняя камеры глазного яблока сообщаются между собой через зрачок. Они заполнены внутриглазной жидкостью.

Внутриглазная жидкость – представляет собой прозрачную, бесцветную жидкость, которая продуцируется сосудами ресничного тела и радужкой; по своей природе это плазма крови и лимфа.

Капсула глазного яблока представлена тремя оболочками:

- 1) наружная, или фиброзная, оболочка глазного яблока, tunica fibrosa bulbi;
- 2) средняя, или сосудистая, оболочка глазного яблока, tunica vasculosa bulbi;
- 3) внутренняя, или сетчатая, оболочка глазного яблока, tunica interna bulbi.

НАРУЖНАЯ ОБОЛОЧКА или *фиброзная оболочка* глазного яблока, - самая прочная из всех трех оболочек. Благодаря ей глазное яблоко сохраняет присущую ему форму.

Передний, меньший, отдел наружной оболочки глазного яблока (1/6 всей оболочки) носит название роговой оболочки, или *роговицы*, cornea. Роговица является наиболее выпуклой частью глазного яблока и имеет вид несколько удлинненной вогнуто-выпуклой линзы, обращенной своей вогнутой поверхностью назад. Периферические отделы роговицы имеют толщину 1–1,2мм, центральный – 0,8–0,9мм. Горизонтальный диаметр роговицы равен

11–12 мм, вертикальный составляет 10,5–11мм. Роговица состоит из прозрачной соединительнотканной *стромы* и *роговичных телец*, образующих собственное вещество роговицы. Роговица вследствие гомогенности ткани и отсутствия кровеносных и лимфатических сосудов совершенно прозрачна.

Задний, больший, отдел наружной оболочки глазного яблока (5/6 всей оболочки) составляет *склера*, *sclera*. Склера является непосредственным продолжением роговицы; в отличие от последней она образована волокнами плотной соединительной ткани с примесью эластических волокон и непрозрачна. Склера переходит в роговицу постепенно. На границе между ними имеется полупрозрачный ободок, называемый *краем роговицы*.

Наружная поверхность склеры в переднем отделе покрыта соединительнотканной оболочкой, или конъюнктивой, а в заднем - только эндотелием. Внутренняя поверхность склеры, обращенная к сосудистой оболочке, также покрыта эндотелием. Склера имеет одинаковую толщину не на всем протяжении. Наиболее тонким участком является то место, где склера прободается волокнами выходящего из глазного яблока зрительного нерва. Здесь образуется решетчатая пластинка склеры. Наибольшую толщину склера имеет в окружности зрительного нерва – от 1 до 1,5мм; впереди толщина склеры уменьшается, достигая у экватора 0,4 – 0,5 мм; соответственно области прикрепления мышц она снова увеличивается до 0,6 мм. Кроме волокон зрительного нерва, склеру во многих местах

прободают артериальные и венозные сосуды и нервы, образуя в ней ряд отверстий, называемых *выпускниками склеры*.

В толще переднего отдела склеры, вблизи края роговицы, на всем его протяжении залегает циркулярно идущий *венозный синус* склеры.

СРЕДНЯЯ ОБОЛОЧКА или *сосудистая оболочка* глазного яблока, делится на три неравные части:

1) заднюю, большую, выстилающую гД внутренней поверхности склеры, называемую собственно сосудистой оболочкой, *chorioidea*;

2) среднюю часть, располагающуюся на границе между склерой и роговицей, – ресничное тело, *corpus ciliare*;

3) переднюю, меньшую, часть, которая просвечивает через роговицу, – радужная оболочка, или радужка, *iris*.

СОБСТВЕННО СОСУДИСТАЯ ОБОЛОЧКА глазного яблока, в передних отделах без резких границ переходит в ресничное тело. Границей между ними может служить зубчатый край сетчатки, *ora serrata*.

Собственно сосудистая оболочка почти на всем протяжении только прилегает к склере, за исключением области пятна, *macula*, и участка, соответствующего диску зрительного нерва.

В области диска зрительного нерва сосудистая оболочка имеет зрительное отверстие собственно сосудистой оболочки, через которое волокна зрительного нерва выходят кнаружи.

Собственно сосудистая оболочка делится на несколько слоев:

- наружный – покрыт эндотелиальными и пигментными клетками и вместе с внутренней

поверхностью склеры ограничивает капиллярное околосоудистое пространство;

- слой крупных сосудов – представлен преимущественно венами, а также артериями, между которыми располагаются соединительнотканые волокна (главным образом эластические) и пигментные клетки, образует сосудистую пластинку;

- слой средних сосудов, менее пигментированный, к которому прилегает густая сеть мелких сосудов и капилляров, образующих сосудисто-капиллярную пластинку. Капиллярная сеть особенно хорошо развита в области желтого пятна.

- волокнистый бесструктурный слой – самая глубокая часть собственно сосудистой оболочки, называется базальной пластинкой, в переднем отделе несколько утолщается и без резких границ переходит в ресничное тело.

РЕСНИЧНОЕ ТЕЛО, *corpus ciliare*, со стороны внутренней поверхности покрыто базальной пластинкой и состоит из рыхлой, богатой пигментными клетками соединительной ткани и большого количества сосудов.

В ресничном теле различают:

- ресничную мышцу, *m.ciliaiis*,
- ресничный кружок, *orbiculus ciliaris*,
- ресничный венчик, *corona ciliaris*.

Ресничная мышца, занимает наружный отдел ресничного тела и непосредственно прилегает к склере. Ресничная мышца образована гладкими мышечными волокнами, среди которых различают меридиональные и циркулярные волокна. Меридиональные волокна сильно развиты и образуют мышцу, натягивающую собственно

сосудистую оболочку. Сокращение мышцы подтягивает вперед переднюю часть собственно сосудистой оболочки и заднюю часть ресничного тела, уменьшая тем самым натяжение *ресничного пояса*, *zonula ciliaris*. Круговые волокна принимают участие в образовании круговой мышцы; ее сокращение уменьшает просвет кольца, образуемого ресничным телом, и тем самым приближает место фиксации ресничного пояса к экватору хрусталика. Последнее вызывает расслабление указанного пояса и увеличение кривизны хрусталика, благодаря чему круговая часть ресничной мышцы получила название мышцы, сжимающей хрусталик.

Ресничный кружок, представляет собой задне-внутренний отдел ресничного тела; он имеет дугообразную форму, неровную поверхность и без резких границ продолжается кзади в собственно сосудистую оболочку.

Ресничный венчик, занимает передне-внутренний отдел ресничного тела. В нем различают радиально идущие небольшие ресничные складки, кпереди они переходят в ресничные отростки. Ресничных отростков около 70 и они свободно свисают в полость задней камеры глазного яблока. Место перехода поверхности ресничного кружка в ресничный венчик образует закругленный край, являющийся местом прикрепления ресничного пояса, фиксирующего хрусталик.

Радужка, *iris*, представляет собой самый передний отдел сосудистой оболочки, в отличие от остальных отделов непосредственно не прилегает к фиброзной оболочке глазного яблока, а,

располагается во фронтальной плоскости на некотором отдалении от роговицы (рис.35).

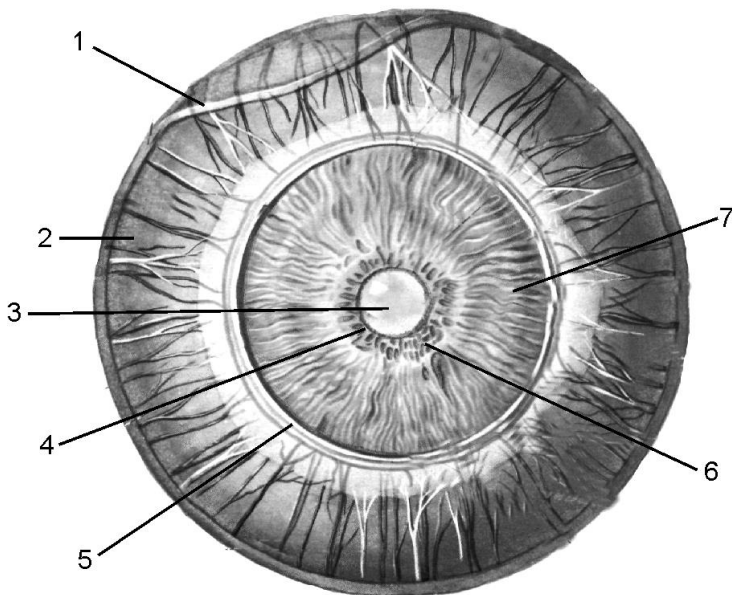


Рис. 35. Сосудистая оболочка (наружная поверхность):

1 - склера; 2 - сосудистая оболочка; 3 - хрусталик; 4 - зрачковый край; 5 - цилиарный край; 6 - малое кольцо радужной оболочки; 7 - большое кольцо радужной оболочки.

В центре радужки имеется круглое отверстие - *зрачок*, *pupilla*. Зрачок ограничен свободным, или *зрачковым*, *краем*, радужной оболочки. Противоположный край радужки, идущий по всей ее окружности, носит название *ресничного* (*цилиарного*) *края*. Он фиксирован у фиброзной

оболочки посредством гребенчатой связки. Толща радужки состоит из рыхлой соединительной ткани, сосудов, гладких мышц, множества нервных волокон. Клетки задней поверхности радужки содержат пигмент, он обуславливает «цвет» глаза.

Гладкие мышцы радужной оболочки располагаются в двух направлениях: круговом и радиальном. Круговой слой залегает в окружности зрачка и образует сфинктер зрачка; радиально расположенные мышечные волокна образуют дилататор зрачка. Передняя поверхность радужки, несколько выпукла кпереди, задняя – соответственно вогнута.

На передней поверхности радужки в окружности зрачка выделяют внутреннее *малое кольцо* радужной оболочки. Ширина этой части радужки достигает 1 мм. Малое кольцо радужки снаружи ограничено циркулярно идущей неправильной зубчатой линией, называемой малым кругом радужной оболочки.

Остальная часть передней поверхности радужки имеет ширину 3 мм и относится к наружному *большому кольцу* радужки. На поверхности этой части радужки имеются непостоянные углубления – *крипты* радужки, ряд радиальных складок и по периферии небольшое количество круговых складок радужки.

ВНУТРЕННЯЯ ОБОЛОЧКА глазного яблока или *сетчатка* имеет сложное строение. Она своей наружной поверхностью на всем протяжении прилегает к сосудистой оболочке, а внутренней – к стекловидному телу.

В сетчатке различают две неравные части: заднюю и переднюю.

Задняя часть – большая, воспринимает световые раздражения и называется зрительной частью сетчатки.

Зрительная часть сетчатки простирается до ресничного тела и оканчивается зубчатым краем сетчатки. Зрительная часть сетчатки, состоит из слоев, различных лишь микроскопически:

1) пигментный слой сетчатки анатомически более тесно связан с сосудистой оболочкой и рыхло – с остальной частью сетчатки, так что при вскрытии глазного яблока вслед за истечением стекловидного тела происходит отслойка сетчатки без пигментного слоя; богат пигментом фусцином. Этот пигмент, благодаря черной окраске, поглощает свет, препятствуя его отражению и рассеиванию, что способствует четкости зрительного восприятия.

2) мозговой слой состоит в свою очередь из следующих слоев:

- нейроэпителиальный слой, содержащий палочки и колбочки, свето- и цветовоспринимающие элементы сетчатки;

- слой наружной пограничной пластинки глии;

- наружный зернистый слой, образован теми частями колбочек и палочек, в которых залегают ядра;

- наружный сплетениевидный слой;

- внутренний зернистый слой;

- внутренний сплетениевидный слой;

- слой мультиполярных нервных (узловых) клеток;

- слой волокон зрительного нерва;

- слой внутренней пограничной пластинки глии, прилегающей к стекловидному телу.

По задней поверхности зрительной части сетчатки заметно хорошо выраженное овальной формы возвышение - *диск зрительного нерва*, размером 1,6–1,8 мм. Здесь собираются аксоны мультиполярных нервных узловых клеток сетчатки, которые, прободая склеру, образуют ствол зрительного нерва (рис.36).

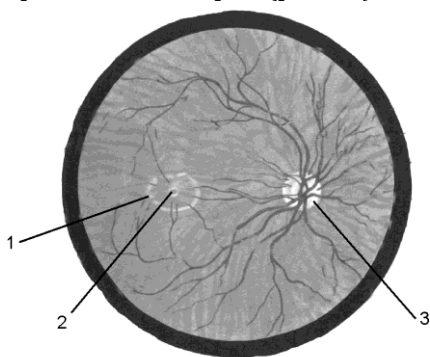


Рис. 36. Дно глаза:

1 – пятно; 2 – центральная ямка; 3 – диск зрительного нерва.

В центре диска зрительного нерва имеется углубление диска, являющееся местом входа и выхода сосудов, кровоснабжающих сетчатку. В области диска находится участок сетчатки, лишенный светочувствительных элементов, так называемое *слепое*

пятно. На 3–4 мм кнаружи от диска зрительного нерва в сетчатой оболочке имеется пятно, *macula*, являющееся местом наилучшего видения (ранее его называли «желтым пятном»). Оно имеет красно-желто-коричневый цвет, округлую или овальную форму, с небольшим углублением в центре, *центральной ямкой*, *fovea centralis*. В области пятна располагаются только колбочки. Задние отделы зрительной части сетчатой оболочки содержат

множество колбочек и палочек; кпереди число палочек уменьшается и у зубчатого края сетчатки они отсутствуют.

Колбочки – это фоторецепторы сетчатки, обеспечивающие дневное и цветовое зрение. Колбочки осуществляют детальный анализ изображения и обладают высокой скоростью ответа.

Колбочки содержат зрительные пигменты – родопсины, которые реагируют на свет различного спектрального состава. Колбочки сетчатки человека содержат пигменты трех типов, обеспечивающие избирательное восприятие того или иного цвета: синего, зеленого и красного.

Палочки – это фоторецепторы сетчатки, обеспечивающие сумеречное зрение. Содержат зрительный пигмент родопсин. На периферии сетчатки палочки преобладают над колбочками.

ПЕРЕДНЯЯ ЧАСТЬ – меньшая, не содержит светочувствительных элементов и называется *слепой частью сетчатки*. Соответственно частям сосудистой оболочки слепая часть сетчатки делится на *ресничную часть сетчатки* и *радужковую часть сетчатки*. Та часть сетчатой оболочки, которая выстилает внутреннюю поверхность ресничного тела и заднюю поверхность радужки, состоит из двух слоев: наружного, пигментного, являющегося продолжением пигментного слоя, и внутреннего, состоящего из эпителиальных клеток, содержащего в области радужки пигмент.

Указанные слои сетчатки здесь соединены более прочно, чем в области зрительной части сетчатки, и переходят один в другой в области *margo pupillaris iridis*.

ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ ГЛАЗА

К вспомогательному аппарату глаза, *organa oculi accessoria*, относят веки, ресницы, брови, слезный аппарат и мышцы, приводящие в движение глазное яблоко (рис.37).

ВЕКИ представляют собой складки кожи, ограничивающие спереди глазное яблоко. Когда веки сомкнуты, то они полностью закрывают глазное яблоко; при разомкнутых веках их края ограничивают щель век (глазную щель); верхнее веко больше нижнего.

В каждом веке различают две, переднюю и заднюю, поверхности век, и два края, образующие щель век.

Передняя поверхность века, как верхнего, так и нижнего, выпукла и покрыта кожей, в которой залегает множество сальных и потовых желез. Верхнее веко сверху ограничено *бровью*, *supercilium*. Бровь представляет собой валикообразное возвышение кожи вдоль верхнего края глазницы. Поверхность брови обильно покрыта небольшими волосками. Когда верхнее веко поднято, его кожа на уровне верхнего края глазницы образует хорошо заметную верхнюю веко-глазничную бороздку.

Нижнее веко отделено от щеки слабо выраженной бороздкой под веком. При опущенном веке его кожа на уровне нижнего края глазницы, как и в области верхнего века, образует нижнюю веко-глазничную бороздку. Глазничный край века является местом перехода его кожных покровов в кожу смежных областей.

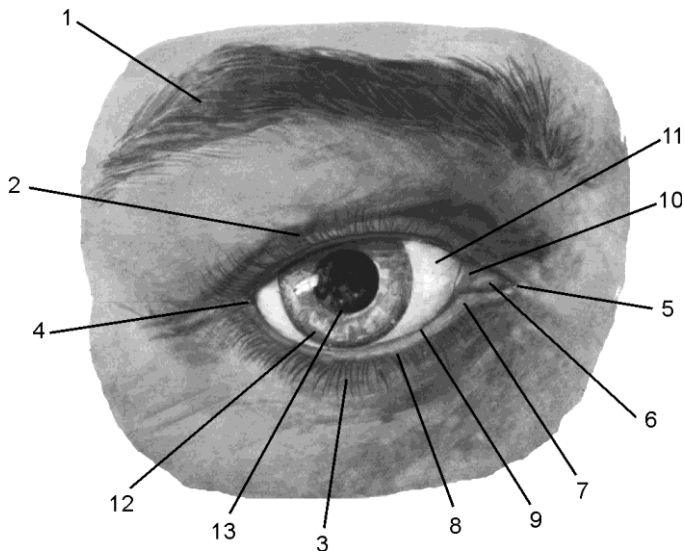


Рис. 37. Вспомогательный аппарат глаза:

1 – бровь; 2 – верхнее веко; 3 – нижнее веко; 4 – латеральный угол глаза; 5 – медиальный угол глаза; 6 – слезное мяско; 7 – слезный сосочек; 8 – передний край века; 9 – задний край века; 10 – полулунная складка; 11 – конъюнктив; 12 – роговица и радужка; 13 – зрачок.

Свободный край века имеет толщину до 2 мм. Веки соединяясь медиально друг с другом образуют закругленный *медиальный угол глаза*. С латеральной стороны веки, соединяясь образуют острый *латеральный угол глаза*.

Между краем верхнего и нижнего век, у внутреннего угла глаза, располагается розоватого цвета возвышение, называемое *слезным мяском*, вокруг которого находится *слезное озеро*. Кнутри от

слезного мясца располагается небольшая вертикальная складка конъюнктивы, называемая *полулунной складкой конъюнктивы*, являющаяся рудиментарным третьим веком животных.

Передний край века несколько закруглен. Позади него из толщи века выходит множество волосков *ресниц*, загнутых у нижнего века вниз, а у верхнего века вверх. Тут же открываются выводные протоки сальных и видоизмененных потовых желез, связанных с волосяными сумками ресниц.

Край верхнего и нижнего века у медиального угла глаза несет на себе небольшое возвышение, называемое *слезным сосочком*. Здесь начинаются *верхний и нижний слезные каналы*, которые открываются на вершине сосочков хорошо заметными отверстиями: *верхней и нижней слезными точками*.

Задний край века переходит непосредственно в заднюю поверхность века.

Задняя поверхность века вогнута и на всем протяжении покрыта конъюнктивой века. *Конъюнктив*а начинается от заднего края века и, дойдя до глазничного края верхнего и нижнего века, заворачивает назад и переходит на глазное яблоко. С склерой конъюнктива глазного яблока соединена рыхло.

Переход конъюнктивы века в конъюнктиву глазного яблока образует *верхний и нижний своды конъюнктивы*, которые вместе с другими отделами конъюнктивы ограничивают *мешок конъюнктивы*, открытый спереди по линии глазной щели и замкнутый при закрывании глаз.

К *СЛЕЗНОМУ АППАРАТУ*, apparatus lacrimalis, относят слезные железы, слезовыводящие пути, слезные каналы, слезный мешок и носослезный проток.

СЛЕЗНАЯ ЖЕЛЕЗА, glandula lacrimalis, залегает в верхнелатеральном углу глазницы в ямке слезной железы, и выделяет слезу. Через тело слезной железы проходит сухожилие мышцы, поднимающей верхнее веко, которое делит ее на две неравные части: большую и меньшую.

Большая, называется глазничной частью слезной железы. *Глазничная часть слезной железы* имеет две поверхности: верхнюю, выпуклую, которая прилегает к костной ямке слезной железы, и нижнюю, вогнутую, к которой примыкает нижняя часть слезной железы.

Глазничная часть слезной железы отличается плотностью строения; длина железы вдоль верхнего края глазницы равна 20–25мм; переднезадний размер 10–12мм.

Меньшая часть слезной железы – вековая. *Вековая часть слезной железы* располагается несколько кпереди и книзу от предыдущей и залегает непосредственно над сводом мешка конъюнктивы. Железа состоит из 15–40 сравнительно обособленных долек; длина железы вдоль верхнего края 9–10мм, переднезадний размер 8 мм и толщина 2мм. Вековая часть слезной железы имеет, кроме того, от 3 до 9 особых выводных протоков, которые открываются в области латеральных отделов верхнего свода конъюнктивы.

Слеза, поступив из слезных желез в мешок конъюнктивы, омывает глазное яблоко и собирается

в слезном озере. Из слезного озера слеза через слезные канальцы следует в слезный мешок, откуда через носослезный канал, поступает в нижний носовой ход.

СЛЕЗНЫЕ КАНАЛЬЦЫ (верхний и нижний) начинаются у медиального угла глаза на вершине слезного сосочка, небольшим (диаметр 0,25 мм) отверстием, называемым слезной точкой. Слезный каналец делится на две части: вертикальную и горизонтальную. Вертикальная часть верхнего и нижнего слезных канальцев имеет длину 1,5мм; она направляется соответственно вверх и вниз и, постепенно суживаясь, примет горизонтальное направление. Горизонтальная часть слезных канальцев имеет длину 6–7 мм. Начальный отдел горизонтальной части каждого канальца несколько расширяется, образуя небольшое выпячивание, *ампулу слезного канальца*. Оба канальца впадают в слезный мешок, каждый отдельно или предварительно соединяясь.

СЛЕЗНЫЙ МЕШОК, *saccus lacrimalis*, залегает в костной ямке слезного мешка, целиком повторяя ее форму. Он имеет верхний слепой, несколько суженный конец, называемый *сводом слезного мешка*.

Нижний конец слезного мешка также несколько сужен и без резких границ переходит в носослезный проток. Последний залегает в одноименном канале верхней челюсти, имеет длину 12–14мм, диаметр 3–4мм и открывается в переднем отделе нижнего носового хода под нижней носовой раковиной.

Зрительный анализатор:

I, II, III нейроны проводящего пути зрительного анализатора располагаются в сетчатке. I нейрон – это палочки и колбочки, II нейрон – биполярные клетки, III нейрон – ганглиозные клетки. Волокна III-х – ганглиозных – нейронов в составе *зрительного нерва* (II пара черепных нервов), не доходя до промежуточного мозга, частично перекрещиваются, образуя *зрительный перекрест*, или *хиазму*, располагающуюся на внутреннем основании черепа в области турецкого седла перед гипофизом. После перекреста образуются *правый* и *левый зрительные тракты*, каждый из которых несет волокна от левых или правых половин сетчатки обоих глазных яблок.

Волокна зрительного тракта заканчиваются в промежуточном мозге (*ядре латерального колленчатого тела* и *подушке* таламуса своей стороны), где расположены IV нейроны зрительного пути. Небольшое число волокон достигает также среднего мозга в области *верхних холмиков четверохолмия*, от ядер которых начинается *тектоспинальный тракт*. Этот тракт играет важную роль в координации движений в зависимости от зрительных и слуховых раздражений (передача последних осуществляется через ядра нижних холмиков четверохолмия).

Аксоны IV нейронов проходят через заднюю ножку *внутренней капсулы* и проецируются на *кору затылочной доли* большого полушария своей стороны по обе стороны от *шпорной борозды*, где расположен *корковый центр зрительного анализатора*.

ОРГАН СЛУХА

Слух является субъективным восприятием механической энергии колебаний воздуха. Восприятию данной формы энергии служит специальный орган слуха. Орган слуха располагается внутри улитки, которая находится в пирамиде височной кости. Орган слуха состоит из 3 отделов: наружного, среднего и внутреннего уха.

НАРУЖНОЕ УХО. К нему относится ушная раковина и наружный слуховой проход.

Ушная раковина представляет собой свободно выступающую на поверхности головы складку кожи, в основе которой лежит пластинка эластического хряща (рис.38). Форма хряща в основном соответствует внешней форме ушной раковины. В области нижнего конца ушной раковины хрящ отсутствует и имеется хорошо развитый слой жировой клетчатки, образующий вместе с покрывающей ее кожей *мочку уха*. Свободный край ушной раковины, загибаясь в виде желобка, образует *завиток*. На верхнем крае раковины завиток несет непостоянный (так называемый дарвинов) *бугорок ушной раковины*. Вдоль края завитка располагается в виде желобка *ямка – ладья*, которая ограничена спереди валиком *противозавитка*. Противозавиток идет вверх, загибаясь, делится на две *ножки*, между которыми имеется *треугольная ямка*. Наружное слуховое отверстие спереди ограничено небольшим выступом – *козелком*.

Наружный слуховой проход является непосредственным продолжением ушной раковины, представляющий собой изогнутую трубку. Длина

слухового прохода составляет 2,5-3,5 см. Внутренняя поверхность наружного слухового прохода выстлана кожей, особенностью которой является наличие сальных желез, а также желез, выделяющих ушную серу. Стенка наружного слухового прохода в начальном отделе (1/3) состоит из хряща и соединительной ткани, а на остальном протяжении (2/3) образована костной тканью височной кости.

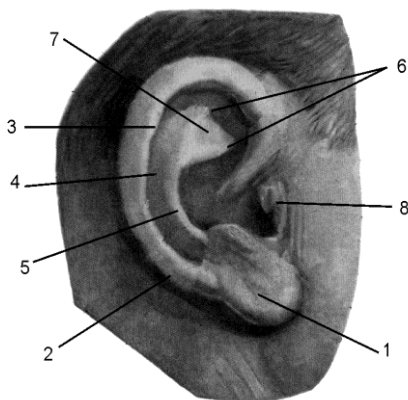


Рис. 38. Ушная раковина:

1 – мочка уха; 2 – завиток; 3 – дарвинов бугорок; 4 – ладья; 5 – противозавиток; 6 – ножки противозавитка; 7 – треугольная ямка; 8 – козелок.

На границе между наружным и средним ухом натянута барабанная перепонка (рис.39).

Барабанная перепонка представляет собой соединительнотканную пластинку, наклоненную вперед и вниз, овальной формы.

Барабанная перепонка имеет толщину около 0,1 мм, диаметр 9-

11 мм. Со стороны наружного слухового прохода барабанная перепонка покрыта кожей, а со стороны среднего уха – слизистой оболочкой. Большая часть барабанной перепонки более напряжена и называется *натянутой частью*. Вверху на небольшом протяжении барабанная перепонка менее напряжена, образуя *ненатянутую часть*. Наружная поверхность

барабанной перепонки несколько вогнута внутрь среднего уха и имеет вид воронки, так как центральная часть фиксирована у рукоятки молоточка и называется *пупком барабанной перепонки*. Перепонка обладает упругостью, оказывая сопротивление волне давления, которая распространяется через слуховой проход. Благодаря тому, что сопротивление барабанной перепонки является наименьшим при частоте 800–900 колебаний в секунду, и благодаря тому, что колебания барабанной перепонки очень быстро затухают, она является прекрасным передатчиком давления и почти не искажает форму звуковой волны.

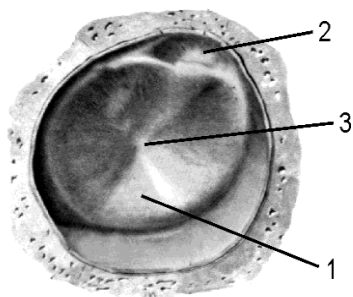


Рис. 39. Барабанная перепонка:

1 – натянутая часть барабанной перепонки; 2 – ненатянутая часть барабанной перепонки; 3 – пупок барабанной перепонки.

СРЕДНЕЕ УХО. В состав среднего уха входят барабанная полость, слуховые косточки и слуховая труба. Среднее ухо сообщается с носоглоткой посредством мышечнотрубного канала и с ячейками сосцевидного отростка.

Барабанная полость располагается в пирамиде височной кости, представляет собой щелевидную

полость неправильной формы, емкостью в 0,75 мл. Она выстлана слизистой оболочкой, имеет 6 стенок и в ней располагаются слуховые косточки.

Стенки среднего уха:

- 1) покрывочная (крыша барабанной полости) или верхняя,
- 2) барабанная (образована барабанной перепонкой) – наружная,
- 3) сосцевидная (граничит с сосцевидным отростком) – задняя,
- 4) сонная (здесь находится внутреннее сонное отверстие) – передняя,
- 5) яремная (соответствует яремной ямке) – нижняя,
- 6) лабиринтная (часть костного лабиринта внутреннего уха, на ней находится два отверстия: круглое и овальное) – внутренняя.

Слуховая труба соединяет полость глотки с полостью среднего уха. Она начинается на боковой стенке глотки *глоточным отверстием* слуховой трубы. При акте глотания глоточное отверстие открывается, что ведет к выравниванию давления в среднем ухе с наружным атмосферным давлением. Это обеспечивает одинаковое давление воздуха по обе стороны барабанной перепонки.

Слуховая труба имеет длину 3,5–4,0 см, а диаметр – 2 мм. В ней различают две части: *хрящевую* – большую, занимающую 2/3 трубы и *костную* – меньшую, занимающую 1/3 трубы. Хрящевая часть трубы образована гиалиновым хрящом и имеет форму желоба. С нижней стороны хрящ отсутствует, а вместо него имеется фиброзная ткань, образующая перепончатую пластинку. В области глоточного отверстия трубы ширина хрящевой части составляет 1 см, а толщина – 2,5 мм. На границе перехода

хрящевой части в костную полость трубы суживается. Просвет костной части постепенно расширяется в сторону барабанной полости. Костная часть слуховой трубы имеет просвет трехгранной формы, ее стенки образованы костной тканью пирамиды височной кости. Внутренняя поверхность слуховой трубы выстлана слизистой оболочкой.

Слуховые косточки. Внутри барабанной полости находится цепь, состоящая из трех косточек: молоточка, наковальни и стремечка (рис.40). Косточки соединяются между собой подвижно. Между головкой молоточка и наковальни находится сустав. Наковальня и стремечко соединяются с помощью синхондроза.

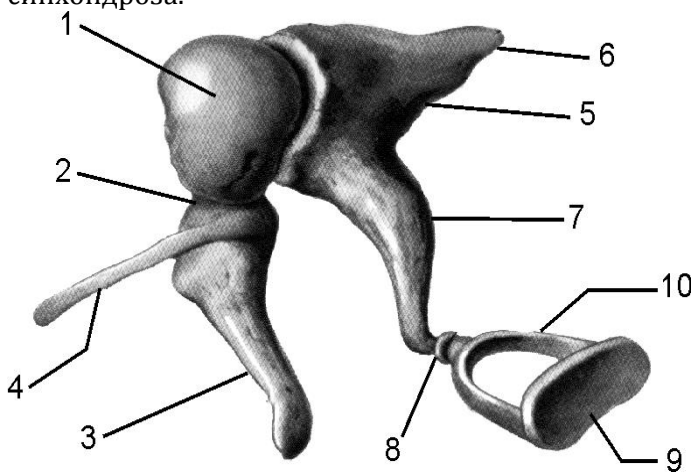


Рис. 40. Слуховые косточки:

1 - головка молоточка; 2 - шейка молоточка; 3 - рукоятка молоточка; 4 - отросток; 5 - тело наковальни; 6 - короткая ножка; 7 - длинная ножка; 8 - головка стремени; 9 - основание стремени; 10 - ножки стремени.

Молоточек непосредственно срастается с барабанной перепонкой при помощи нижнего конца рукоятки. Различают *головку молоточка, шейку молоточка, рукоятку молоточка* и отростки. Наковальня имеет *тело, длинную и короткую ножки*.

Стремля состоит из *головки стремени, основания стремени, передней и задней ножек*. Основание стремени при помощи соединительной ткани закрывает овальное отверстие.

ВНУТРЕННЕЕ УХО. Лежит в пирамиде височной кости и состоит из двух частей: наружного костного лабиринта и внутреннего перепончатого лабиринта.

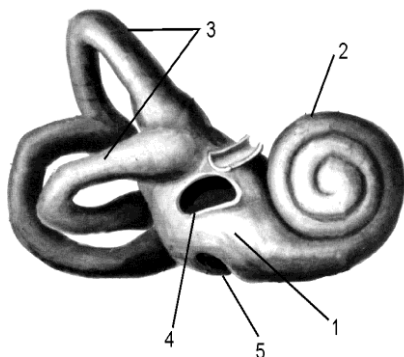


Рис. 41. Наружный костный лабиринт:

1 – преддверие; 2 – улитка; 3 – полукружные каналы; 4 – овальное отверстие; 5 – круглое отверстие.

Перепончатый лабиринт располагается внутри костного и повторяет его очертания. Между костным и перепончатым лабиринтами находится жидкость – перилимфа, которая оттекает в подпаутинное пространство.

Внутри перепончатого лабиринта находится эндолимфа.

Костный лабиринт (рис.41) состоит из 3 частей:

- 1) средней – преддверия;
- 2) передней – улитки;

3) задней – *три полукружных канала*..

Преддверие представляет собой полость овальной формы, располагается между барабанной полостью и внутренним слуховым проходом. На наружной стенке преддверия, обращенной к барабанной полости, располагаются – *овальное окно*, прикрытое основанием стремени, и *круглое окно*, закрытое так называемой вторичной барабанной перепонкой.

Три полукружных канала лежат в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Костные полукружные каналы имеют вид дугообразно изогнутых трубок. В каждом полукружном канале различают две *костные ножки*: одна расширенная – *ампулярная*, другая нерасширенная – *простая*.

Костная улитка имеет коническую форму (рис.41). Различают *основание* улитки, имеющее ширину 7–9 мм, и *купол* улитки. Расстояние от основания до купола составляет 4–5 мм. В центре костной улитки располагается *стержень*, который состоит из губчатой костной ткани. Верхушка стержня не доходит до купола улитки. Вокруг него располагается *костная спиральная пластинка*, которая делает 2,5 оборота. Спиральная пластинка, поднимаясь к куполу улитки, заканчивается изогнутым краем. Стержень и костная спиральная пластинка закрываются костным каналом улитки, который прикрепляется к стержню, спирально загибается и образует 2,5 витка, поэтому его называют *спиральным каналом улитки*. Спиральный канал улитки имеет длину 28–30 мм и слепо заканчивается в области верхушки пирамиды.

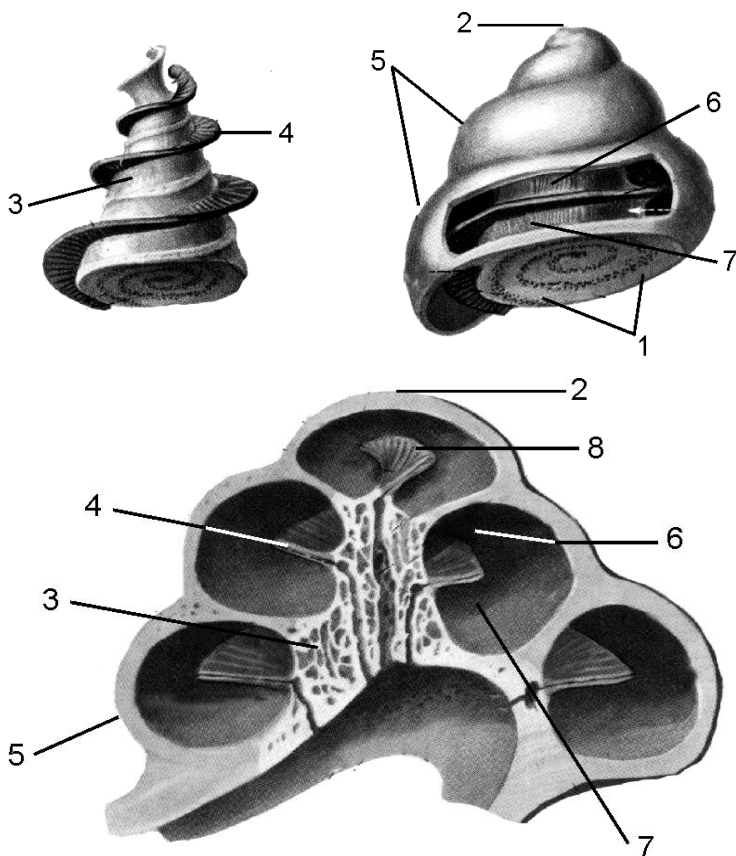


Рис.42. Строение костной улитки:

1 – основание улитки; 2 – купол улитки; 3 – стержень улитки; 4 – костная спиральная пластинка; 5 – спиральный канал улитки; 6 – лестница преддверия; 7 – барабанная лестница; 8 – крючок спиральной пластинки.

Диаметр просвета канала в начальном отделе широкий – 6 мм, у купола улитки суживается до 2 мм. Костная спиральная пластинка, находясь в центре

костного канала, делит полость спирального канала на две части: верхнюю, называемую *лестницей преддверия*, и нижнюю, называемую *барабанной лестницей*. Лестница преддверия начинается овальным окном, поднимается по верхней поверхности спиральной пластинки до купола улитки, где в области *крючка спиральной пластинки* переходит в барабанную лестницу. Барабанная лестница идет по нижней поверхности спиральной пластинки до основания улитки, где сообщается с круглым окном, затянутым так называемой вторичной барабанной перепонкой. Таким образом, барабанная лестница и лестница преддверия сообщаются на куполе улитки.

Внутри стержня находятся щели (каналы), в которых располагаются нервные биполярные клетки (I нейроны слухового анализатора).

Перепончатый лабиринт имеет те же части, что и костный. Перепончатая улитка является местом распределения периферических аппаратов улиткового нерва. Она относится к органу слуха и образует *спиральный орган*. Перепончатая улитка располагается внутри спирального канала костной улитки и также образует 2,5 оборота. Представляет собой канал треугольной формы. У перепончатого канала улитки выделяют 3 стенки:

1) верхняя – *преддверная или вестибулярная мембрана*, смотрит в полость лестницы преддверия;

2) нижняя – *основная мембрана*, смотрит в полость барабанной лестницы, она является как бы продолжением костной спиральной пластинки.

3) наружная – прилегает к костной улитке (костному каналу).

Кортиев орган. На основной мембране располагается *кортиев, или спиральный, орган* (рис.43). Это периферическая часть слухового анализатора. Он включает два типа рецепторных клеток: один ряд внутренних и три-четыре ряда наружных волосковых клеток.

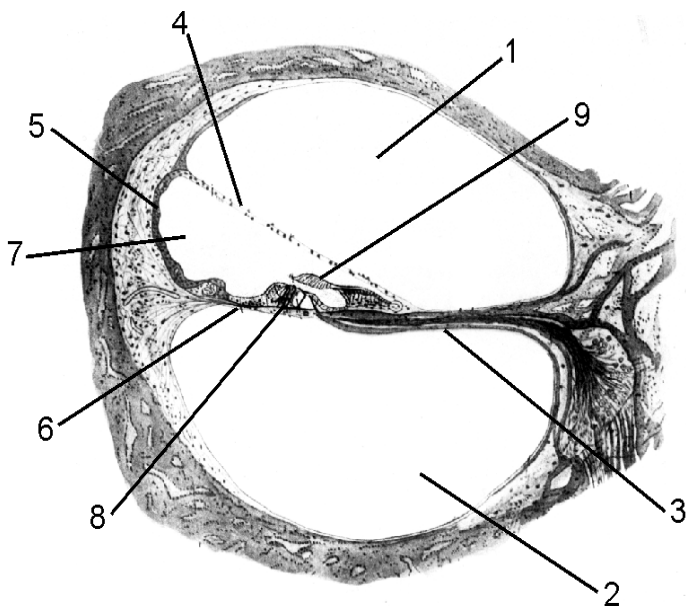


Рис. 43. Кортиев орган:

1 - лестница преддверия; 2 - барабанная лестница; 3 - спиральная пластинка; 4 - преддверная (вестибулярная) мембрана; 5 - наружная стенка перепончатого канала; 6 - основная мембрана (базилярная пластинка); 7 - перепончатый лабиринт; 8 - волосковые клетки; 9 - покровная мембрана.

Каждая рецепторная клетка увенчана пучком стереоцилий. Стереоцилии прикрепляются к нижней поверхности покровной мембраны. Волосковые клетки располагаются на опорных клетках, которые подразделяются на клетки-столбы, клетки Хензена, наружные поддерживающие (Клаудиса) и наружные фаланговые (Дейтерса). В кортиевом органе 24000 таких клеток, которые тянутся рядами вдоль завитков улитки по всей ее длине. Каждая нейроэпителиальная клетка одним концом фиксирована на основной мембране, второй ее полюс находится в полости перепончатого канала. На конце полюса нейроэпителиальной клетки находятся волоски, от 30 до 120 у каждой клетки, которые омываются эндолимфой. Волоски контактируют с подвижной *покровной мембраной*, расположенной над волосковыми клетками; один ее край свободный, другой – прикреплен к основной мембране. *Основная мембрана* не одинакова по ширине: у человека вблизи окна преддверия ее ширина составляет 0,04 мм, а затем, постепенно расширяясь, по направлению к куполу улитки, она достигает в конце 0,5 мм. Следовательно, основная мембрана расширяется там, где улитка сужается.

К каждой клетке подходит дендрит биполярной клетки и образует синапс. Аксон биполярной клетки образует слуховой нерв.

Звуковые волны, попадая в наружное ухо, ударяют по барабанной перепонке. Это колебание приводит в движение слуховые косточки. С основания стремечка колебание передается на перилимфу лестницы преддверья, а на верхушке улитки — на перилимфу барабанной лестницы.

Волна колебаний доходит до круглого отверстия, закрытого вторичной барабанной перепонкой, ударяется и откатывает назад.

Колеблется основная мембрана. Волосковые клетки соприкасаются с покровной мембраной, происходит механическое раздражение, что вызывает возбуждение, которое по дендритам передается к телу 1 нейрона.

Слуховой анализатор:

Периферическая часть – кортиева орган.

I нейрон – биполярная клетка спирального узла, расположенного внутри стержня.

II нейрон – клетки дорзального и вентрального ядер покрышки моста.

III нейрон – клетки нижних бугров четверохолмия и медиального коленчатого тела.

IV нейрон – клетки коры центральной части верхней височной извилины (ядро).

ОРГАН РАВНОВЕСИЯ

Орган равновесия располагается в преддверии и полукружных каналах.

Перепончатое преддверие состоит из двух мешочков: первый – *маленький*, эллипсоидной формы, соединен с перепончатым каналом улитки; второй – *маточка* – соединена с маленьким мешочком и полукружными каналами. Полукружные каналы имеют по две ножки: одна ножка расширяется у своего начала и называется *ампулярная*, вторая ножка *простая*. Латеральный и задний полукружный каналы соединяются простой ножкой. В маточку открывается пять отверстий. В ампулах перепончатых каналов располагаются скопления

рецепторных клеток – *гребешки (кристы)*. Клетки имеют длинные волосы, изгибающиеся при движении эндолимфы.

В мешочках находится так называемый отолитовый аппарат. В каждом мешочке имеются возвышения – *пятнышки (макулы)*. Их клетки имеют цилиндрическую форму, суженную на одном конце. Суженная часть имеет один подвижный волосок и 50-80 склеенных неподвижных волосков. Волоски погружены в студенистую волокнистую массу, покрывающую пятнышки (отолитовая мембрана). В этой массе находится большое количество микроскопических кристаллических образований – отолитов (отоконии). Этот слой оказывает механическое давление на волоски (рис. 44).

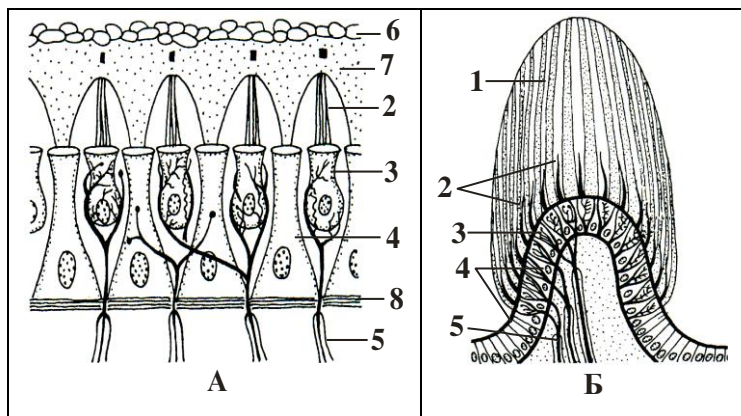


Рис. 44. Макула и криста органа равновесия:

А – макула; Б – криста; 1 – купула; 2 – волоски; 3 – волосковые клетки; 4 – опорные клетки; 5 – нервные волокна; 6 – отоконии; 7 – отолитовая мембрана; 8 – базальная мембрана.

К рецепторным клеткам вестибулярного аппарата подходят отростки биполярных нейронов вестибулярного узла. Аксоны биполярных клеток образуют нерв равновесия. Периферическая часть вестибулярного анализатора представлена пятнышками и гребешками.

Вестибулярный анализатор:

I нейрон – биполярные клетки вестибулярного узла.

II нейрон – клетки вестибулярных ядер моста. От вестибулярных ядер идет два ответвления: вестибулеспинальный путь и вестибулемозжечковый путь.

III нейрон – клетки центрального ядра таламуса.

IV нейрон – клетки коры височной доли и нижней части теменной доли.

ОРГАН ВКУСА

Орган вкуса, *organum gustus*, объединяет периферические аппараты вкусового анализатора, располагающиеся в полости рта.

Рецепторы, воспринимающие вкусовые раздражения, представлены вкусовыми почками (рис.45).

Вкусовая почка имеет овальную форму и своим широким основанием доходит до соединительнотканной основы слизистой оболочки, а верхушкой достигает свободной поверхности эпителия, где открывается небольшим *вкусовым отверстием*. Отверстие ведет в небольшое углубление, образованное периферической поверхностью вкусовых клеток.

Вкусовая почка состоит из двух родов эпителиальных клеток: вкусовых, занимающих центральный отдел почки, и поддерживающих, располагающихся на периферии. Электронно-микроскопические исследования показали, что на поверхности клеток имеются 40-50 микроворсинок.

Вкусовые почки расположены в следующих местах:

1) в слизистой оболочке языка: в составе желобовидных, листовидных и грибовидных сосочков;

2) в слизистой оболочке передней поверхности мягкого неба; в слизистой оболочке надгортанника; в слизистой оболочке задней стенки глотки.

Вкусовые раздражения воспринимаются рецепторами, располагающимися внутри вкусовых почек.

I нейрон – в узлах промежуточного, языкоглоточного и блуждающего нервов. Лежат под яремным отверстием.

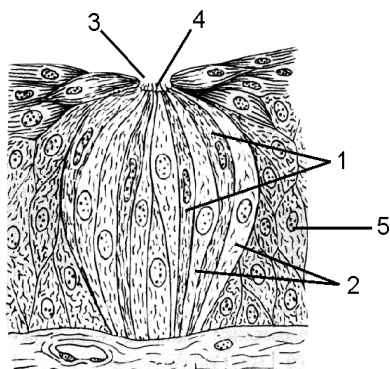


Рис. 45. Вкусовая почка:

1 – вкусовые (рецепторные клетки);
2 – поддерживающие (опорные) клетки; 3 – вкусовое отверстие; 4 – микроворсинки; 5 – клетки эпителия.

II нейрон – в чувствительных ядрах продолговатого мозга и моста.

III нейрон – в центральном ядре таламуса.

IV нейрон – в крючке гиппокамповой извилины.

ОРГАН ОБОНЯНИЯ

Орган обоняния, *organum olfactus*, представляет собой периферический аппарат обонятельного анализатора. Он располагается в слизистой оболочке полости носа, где занимает область верхнего носового хода и задневерхний отдел перегородки, получивший название обонятельной области слизистой оболочки носа.

Этот отдел слизистой оболочки полости носа отличается от остальных ее участков своей толщиной и желтовато-коричневой окраской, содержит обонятельные железы.

Эпителий слизистой оболочки обонятельной области носит название обонятельного. Он является непосредственно рецепторным аппаратом обонятельного анализатора и представлен тремя видами клеток: обонятельными, опорными и базальными.

Обонятельные клетки имеют вертенообразную форму и заканчиваются на поверхности слизистой оболочки обонятельными пузырьками. Обонятельные клетки имеют два отростка: короткий, периферический, и длинный, центральный. Короткий отросток на своем округлом конце несет до 10–12 заостренных подвижных ресничек. При помощи ресничек воспринимаются запахи: при вдохе молекулы пахучих веществ оседают

на обонятельном эпителии, разводятся слизью и раздражают реснички (рис. 46).

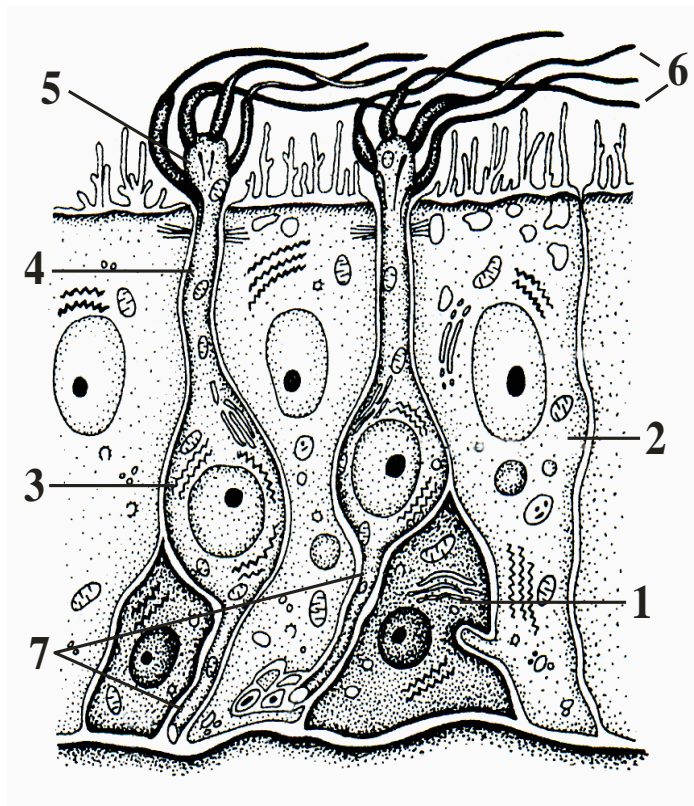


Рис. 46. Обонятельная клетка:

1 – базальная клетка; 2 – опорная клетка; 3 – тело обонятельной клетки; 4 – периферический отросток; 5 – обонятельный пузырек; 6 – реснички; 7 – центральный отросток.

Противоположный конец каждой обонятельной клетки продолжается в нервное

волокно. Такие волокна, соединяясь в пучки, образуют обонятельные нервы, которые, проходя через горизонтальную пластинку решетчатой кости в полость черепа. В полости черепа обонятельные клетки контактируют с клетками обонятельных луковок. Таким образом, в обонятельном анализаторе:

I нейрон – обонятельные клетки.

II нейрон – обонятельные луковки. Аксоны вторых нейронов проходят в составе обонятельного тракта и передают возбуждение на III нейроны, расположенные в продырявленном пространстве и обонятельном треугольнике. Аксоны III нейронов образуют три полосы, которые доходят до крючка гиппокамповой извилины, где располагаются IV нейроны или ядро обонятельного анализатора. Первая полоска – латеральная – проходит через боковую борозду к крючку. Вторая полоска – медиальная – идет сверху мозолистого тела по краевой доле в крючок. Третья полоска – промежуточная – проходит по своду в крючок.

Часть волокон от обонятельного треугольника доходит до сосочковых тел, от которых начинаются два пути: первый идет к зрительному бугру, а второй – к красному ядру.

КОЖА

Кожа (cutis) состоит из двух основных слоев – поверхностного слоя, называемого эпидермисом, и глубокого слоя, или собственно кожи. Первый из них развивается из эктодермы, а второй из мезодермы.

ЭПИДЕРМИС (epidermis) на ранних стадиях филогенетического развития и в раннем

эмбриогенезе состоит из одного слоя цилиндрических клеток. У взрослого человека он многослойный, причем клетки самого глубокого слоя сохраняют цилиндрическую форму, а все остальные клетки превращаются в плоские. Клетки глубокого слоя эпидермиса содержат пигмент (меланин), от количества которого зависит окраска кожи и роль которого заключается главным образом в защите организма от проникновения ультрафиолетового и радиоактивного излучения. Поверхностные плоские клетки эпидермиса постоянно ороговевают и постепенно слущиваются, замещаясь более молодыми клетками.

СОБСТВЕННО КОЖА (corium) у человека имеет три слоя: сосочковый, сетчатый и подкожную основу (рис.47).

СОСОЧКОВЫЙ СЛОЙ (stratum papillare) непосредственно прилежит к слою цилиндрических клеток эпидермиса и состоит из многочисленных различно направленных валиков (на поперечном разрезе сосочков), рельеф которых в виде гребешков кожи (cristae cutis) особенно хорошо виден на коже ладоней и подошв. В толще этих валиков залегают нервные окончания и капиллярные сети кровеносных сосудов.

СЕТЧАТЫЙ СЛОЙ (stratum reticulare) состоит из наиболее плотной, но не оформленной соединительной ткани с примесью гладких мышечных волокон, связанных с луковицами волос (мышцы, поднимающие волосы), и включает многочисленные потовые и сальные железы, а также луковицы волос.

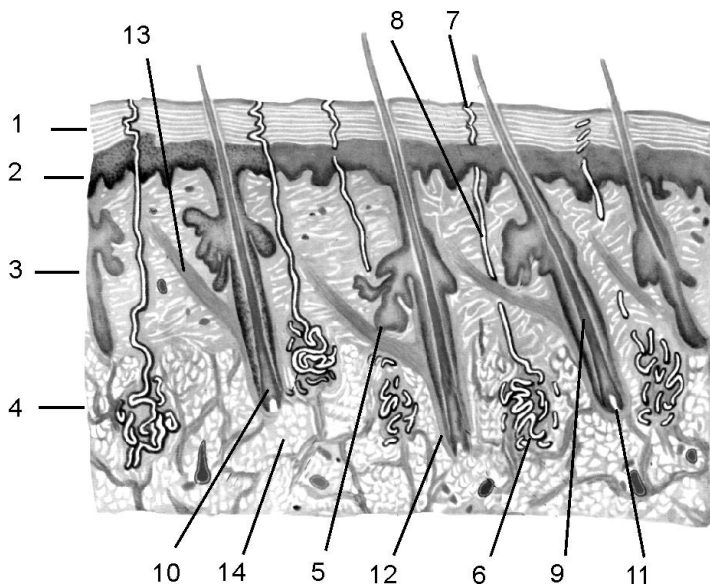


Рис.47. Кожа (схематично):

1 – роговой слой; 2 – сосочковый слой; 3 – сетчатый слой; 4 – подкожножировой слой; 5 – сальная железа; 6 – потовая железа; 7 – кожная пора; 8 – выводной проток; 9 – корень волоса; 10 – волосяная луковица; 11 – сосочек волоса; 12 – фолликул; 13 – мышца, поднимающая волос; 14 – жировые дольки.

Подкожная основа (tela subcutanea) представлена сетью плотных соединительных пучков, между которыми залегают жировые отложения (panniculus adiposus). Последние служат питательным материалом и предохраняют тело от переохлаждения. Нередко отложения жира бывают чрезмерными.

В собственно коже и эпидермисе имеются многочисленные нервные окончания. Сосудами изобилует вся кожа, за исключением эпидермиса. У человека кожа не имеет выраженного волосяного покрова. Как проявление рекапитуляции кожа человеческого зародыша сплошь покрыта нежным пушком, или первичным волосяным покровом. К моменту рождения этот покров обычно исчезает и заменяется вторичным волосяным покровом: волосы головы, бровей, ресниц, а также тонкие светлые волоски на спине и боковых поверхностях конечностей. Наконец, к началу полового созревания появляется третичный волосяной покров: волосы подмышек, лобка, ноздрей и другие, а у мужчин — борода и усы.

Каждый *волос* (pilus) имеет форму прямолинейной или извитой нити, в которой различают надкожную часть, включая эпидермис, или стержень, и внутрикожную часть, или корень, заложенный в толще собственно кожи. Корень заканчивается луковицей волоса, в дно которой впячивается соединительнотканый сосочек. Луковица волоса окружена мешочком волоса, который изнутри выстлан эпителием и в просвет которого открываются сальные железы. Рост волоса происходит в пределах луковицы за счет ороговения прилежащих эпителиальных клеток.

К придаткам кожи у человека, как и у всех приматов, относится *ноготь* (unguis), развивающийся из эпидермиса и гомологичный когтю и копыту. Ногти представляют собой более или менее тонкие, слегка выпуклые ороговевшие пластинки на тыле дистальной фаланги каждого пальца кистей и стоп. В

такой пластинке различают: тело, или свободную часть, и корень — наиболее тонкую часть ногтя, прикрытую складкой кожи. Весь же ноготь залегает в эпителиальном ложе, плотно сращенном с бугристостью дистальной фаланги.

Кожа человека содержит большое, количество потовых и сальных желез, располагающихся в ее сетчатом слое. Потовые железы относятся к мезокринным простым трубчатым железам. Они располагаются почти на всем протяжении кожи тела человека. Особенно много их на подошве, ладони и в подкрыльцовой ямке.

Сальные железы, принадлежащие к альвеолярным голокриновым железам, обычно располагаются в местах волосяного покрова, своими устьями открываются в волосяные мешочки. Они также имеются на головке мужского полового члена (клитора), на внутренней поверхности крайней плоти. Нет их в коже ладони и подошвы. Выделяемый этими железами жир смазывает кожу, предохраняя ее от внешних воздействий.

Кожа у человека наиболее груба на спине, затылке, наружных поверхностях конечностей, тонка и нежна кожа лица (преимущественно у женщин), живота и внутренней поверхности конечностей.

КОЖНАЯ РЕЦЕПЦИЯ

В коже располагается целый ряд своеобразных рецепторных образований, реагирующих на три вида чувствительности: болевую, температурную и механическую.

Наиболее простым типом сенсорного рецептора являются *свободные нервные окончания*. Свободные

нервные окончания встречаются в дерме и эпидермисе, образуя часто плотные сети и сплетения.

Разветвления нервных волокон на своих концевых отделах всегда прикрыты глией. Глия присутствует в виде либо тонкой мембраны, либо ядерноплазменной массы, поэтому свободные нервные окончания делят на:

- *свободные простые нервные окончания*, отделенные от окружающих тканей тонким слоем цитоплазмы,

- *несвободные инкапсулированные*, глиальный компонент которых состоит из многочисленных ядер, погруженных в протоплазматическую массу.

В волосистой коже основным типом рецепторов являются свободные нервные окончания, которые представляют собой диффузные разветвления нервных волокон, переплетающихся с другими нервными волокнами. Еще одним видом окончаний являются *волосные мешочки*, которые состоят из плотных корзинчатого типа разветвлений и тонких нервных волокон между клетками вокруг волосного фолликула. Рецепторы волосного мешочка связаны с мякотными нервными волокнами. Каждый волос иннервируется несколькими волокнами. В свою очередь, одно и то же волокно может иннервировать большое количество волос. Свободные нервные окончания также выявлены в сосочковом слое кожи человека без волосного покрова — дерме пальцев рук и ног, ладонях, подошвах, губах, языке, половых органах и сосках груди.

Свободные нервные окончания служат для весьма разнообразной полимодальной рецепции. Они

относятся к медленно адаптирующимся рецепторам и продолжают отвечать весь период времени, пока действует стимул.

Среди инкапсулированных механорецепторов кожи различают:

- *диски Меркеля* (встречаются в нижних слоях волосистой кожи), они могут группироваться приподнятых участках кожи в тельца Пинкуса-Игго – это рецепторы давления;

- *тельца Руффини* заложены в толще собственно кожи – это также рецепторы давления;

- *тельца Мейснера* находятся в коже пальцев, ладоней и подошвенной поверхности. Эти тельца имеют конусовидную форму, сложное внутреннее строение и покрыты капсулой. Являются рецепторами прикосновения;

- *пластинчатые тельца Паччини (Фатер-Паччини)* располагаются в более глубоких слоях кожи, в дерме и подкожной основе у оснований сухожилий – это рецепторы смещения.

Тонкость различения деталей тактильных стимулов зависит от плотности расположения рецепторов в коже. Так, на губах, языке, кончиках пальцев плотность расположения рецепторов наибольшая и соответственно различение тактильных особенностей наилучшее.

Большинству специализированных рецепторов присуща предпочтительная чувствительность к определенным видам раздражений, тогда как свободные нервные окончания являются полимодальными рецепторами. Последние отвечают на ноцицептивные и

температурные стимулы, а также на механическое раздражение.

Ноцицептивная (болевая) чувствительность служит для распознавания потенциально опасных стимулов. Болевые рецепторы имеют самое плотное (по сравнению с тактильными и терморепцепторами) расположение в коже. Однако распределены они неравномерно, образуя скопления — «болевые точки». Ноцицепторы являются свободными окончаниями. Они чувствительны к механическим, термическим и химическим стимулам, т.е. являются полимодальными.

В организме человека боль возникает при действии самых разнообразных раздражителей. *Причиной возникновения боли* считают нарушение метаболизма клетки и изменение рН среды. Эти процессы могут возникать либо при токсическом влиянии на дыхательные ферменты, либо при прямых механических и термических воздействиях, либо при повреждении клеточных мембран и подходящих к клеткам капилляров.

Из повседневного опыта известно, что у человека при коротком болевом воздействии вначале возникает ощущение прикосновения — давления, затем появляется чувство первичной острой боли, после которой — ощущение вторичной «жгучей» боли. Вероятно, это связано с тем, что болевые импульсы проводятся по волокнам с разной скоростью и участием в их восприятии двух систем: *лемнисковой и спинно-таламической*. Первый вид боли ощущается в момент действия раздражителя, для второго вида характерно продолжительное ощущение боли даже

некоторое время спустя после прекращения действия раздражителя. Другой важной характеристикой болевых ощущений является отсутствие эффекта адаптации.

Температурная чувствительность. Температурные рецепторы объединяют рецепторы кожи и внутренних органов, а также центральные термочувствительные нейроны, находящиеся во всем теле животного. Тепло и холод воспринимаются в коже разными *терморекцепторами*, которые соответственно называют *тепловыми* и *холодовыми*. Тепловые рецепторы являются свободными, холодовые — инкапсулированы. Плотность холодовых рецепторов в коже больше, чем тепловых.

У человека температура кожи характеризуется значительным постоянством (небольшое ее повышение служит признаком заболевания). Окружающая среда всегда имеет некоторую температуру, поэтому деятельность терморекцепторов характеризуется отсчетом температуры относительно нормальной температуры тела: все, что оказывается ниже этой температуры, кажется холодным, все, что выше, — теплым и горячим. Таким образом, терморекцепторы обнаруживают тепловое излучение только косвенно, по его влиянию на температуру кожи.

Температурная рецепция у человека распределяется между различными волокнами: охлаждение ощущается главным образом через аксоны с тонким слоем миелина, а нагревание — через немиелинизированные аксоны. При очень высоких температурах многие терморекцепторы сигнализируют также острую боль.

Механорецепторная чувствительность. Все другие рецепторы в коже связаны со специальными концевыми органами и являются окончаниями миелинизированных волокон средней величины. Это типичные механорецепторы, как правило, инкапсулированные. Большая часть из них расположена в коже поверхностно, близ соединения дермы с эпидермисом, поэтому их называют *поверхностными концевыми органами*. Эти рецепторы специализированы на чувствительности к разным свойствам тактильных стимулов.

По степени адаптации к механическим раздражителям поверхностные концевые органы подразделяют на:

- *статические, или медленно адаптирующиеся* (например, диски и клетки Меркеля, реагирующие на статические изменения прикосновения и давления),

- *динамические, быстро адаптирующиеся* (например, тельца Мейсснера, волосные фолликулы, способные реагировать на легкое прикосновение и осуществлять пространственное и временное тактильное различие).

Очень быстро адаптирующимися рецепторами являются *тельца Пачини*, которые можно рассматривать как *обобщенную модель механочувствительного органа*.

Тельца Пачини представляют собой наиболее крупные (их размер может достигать 0,4-0,7 мм в длину) и наиболее дифференцированные рецепторные образования в тканях. Они локализируются в нижних слоях и подкожной жировой клетчатке, а более мелкие тельца чаще всего

встречаются во внутренних органах, в местах мышечно-сухожильных соединений и в тканях суставов.

Под микроскопом тельце Пачини напоминает луковичу. Оно состоит из многослойной наружной капсулы, внутренней колбы и заключенной в неё части афферентного нервного волокна, лишенного миелина.

Пространство между пластинами заполнено жидкостью. Наружная капсула тельца Пачини образована 30-40 концентрически организованными пластинами, расстояния между которыми уменьшаются по мере приближения к внутренней колбе. На поверхности тельца несколько тесно связанных друг с другом пластин образуют единую наружную оболочку всей капсулы рецептора (рис. 48).

Внутренняя колба также состоит из тесно прилегающих друг к другу пластин, которые разделены узкой щелью на две равные симметричные части. В центре пластинчатые структуры вплотную примыкают к нервному волокну.

Тельца Пачини иннервируются толстыми мякотными волокнами диаметром от 3 до 13 мкм. К каждому тельцу подходит одно афферентное волокно, которое обычно в месте вхождения во внутреннюю

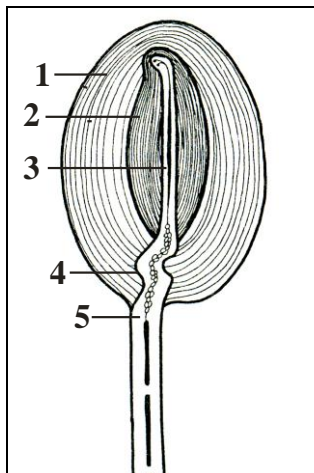


Рис. 48. Тельце Пачини:

- 1 - наружная капсула;
- 2 - внутренняя колба;
- 3 - нервное волокно; 4,
- 5 - перехвати Ранвье.

колбу теряет миелин, сужается, а затем вновь увеличивается в размере и заканчивается утолщением. По ходу терминала и имеются пальцеобразные выросты длиной 0,3-3,0 мкм. Внутри наружной капсулы на изогнутом отрезке миелинизированное нервное волокно имеет первый перехват Ранвье, тогда как второй перехват Ранвье располагается уже вне ее.

Таким образом, тельце Пачини специализировано для сигнализации о быстрых изменениях прикосновения — давления. Максимальная чувствительность этого органа на вибрационный стимул лежит в пределах 200-300 Гц.

Информация от рецепторов кожи передается в головной мозг двумя основными путями: спинно-таламическим и лемнисковым.

Спинно-таламический путь считают филогенетически наиболее древний. Он состоит из немиелиновых волокон, которые заканчиваются на нейронах различных ядер серого вещества спинного мозга. Основная часть волокон этой группы идет от клеток задних рогов, пересекает среднюю линию и образует путь в переднебоковой части белого вещества спинного мозга. Эти волокна идут по всему спинному мозгу и стволу головного мозга и оканчиваются в таламусе. Они проводят главным образом болевые и температурные сигналы, но также и некоторую часть тактильных сигналов. Эта полимодальная информация передается по спинно-таламическому пути со сравнительно небольшой скоростью — примерно 30 м/с.

Лемнисковый путь (лемнисковая система) филогенетически более новый. Он состоит из быстропроводящих афферентных волокон, которые

вступают в задние рога спинного мозга и, не перекрещиваясь, восходят в составе столбов до тонкого и клиновидного ядер продолговатого мозга. Начинающиеся от этих ядер волокна полностью перекрещиваются на уровне олив, образуя медиальную петлю (лемниск), и, поднимаясь дальше, заканчиваются в вентробазальном комплексе таламуса. Лемнисковая система проводит точную и сложную информацию о прикосновении/давлении со скоростью до 80 м/с.

Восходящие пути оканчиваются в таламусе и образуют там синапсы с релейными клетками, которые посылают волокна в кору больших полушарий. Таким образом, таламус служит воротами кору и выполняет эту функцию для всех путей, восходящих от спинного мозга и ствола мозга.

Лемнисковая система обладает определенной избирательностью и специфичностью по отношению к различным видам чувствительности. Для всех частей системы (задних столбов спинного мозга, тонкого и клиновидного ядер, таламических ядер и корковых областей) выявлена топографическая организация проекции кожи.

В вентробазальном комплексе таламуса человека, наблюдается строгое *соматотопическое представительство* поверхности тела. Каждый участок кожи тела занимает определенную зону, площадь которой зависит от функционального развития этой части тела; зона представительства головы и конечностей обычно оказывается наибольшей по сравнению с остальной кожной поверхностью. Зоны представительства отдельных участков кожи могут перекрываться. Так как

таламические проекции в отличие от корковых организованы в трех измерениях: чувствительность ростральных участков тела (голова, лицо) находится в заднемедиальной части ядра, а чувствительность средних и каудальных участков тела (грудные конечности, туловище, тазовые конечности) представлена в срединелатеральной части.

Методом сравнения точек раздражения на поверхности кожи с точками коры, дающими ответ, удалось обнаружить проекции различных областей тела на *первую соматосенсорную зону коры* «точка в точку». Такое расположение называют *соматотопией*, или *топографическим представительством*; оно создает хорошо известное изображение «гомункулуса» с особенно обширными участками для губ, лица и кистей рук, что отражает высокую чувствительность и тонкое различие для этих частей тела. Показано также, что размеры представительства периферических частей тела связаны не с величиной поверхности тела, а зависят от видимой специфичности, биологической значимости информации, воспринимающейся тем или иным участком кожи.

Аксоны нейронов задней группы ядер таламуса проецируются главным образом во *вторую соматосенсорную зону коры*. Установлено, что эта область получает импульсы от конечностей «своей» и противоположной сторон.

Вторая соматосенсорная область близко примыкает к слуховой зоне, и здесь нередко наблюдается перекрытие соматических полей слуховыми проекциями. Эта область содержит точное и детальное представительство поверхности тела, как

и первая соматическая зона, с тем различием, что проекции обеих половин тела во второй соматической зоне полностью перекрываются. Считают также, что вторая соматосенсорная зона может осуществлять контроль над афферентной передачей сигналов в таламических ядрах.

Проприоцепция и интероцепция

Кроме внешних (экстероцептивных) сенсорных систем, таких как зрение, слух и т.д, в организме выделяют «внутренние анализаторы», так называемые проприо- и интероцептивные системы. Эти системы обеспечивают поступление информации от двигательного аппарата и внутренних органов в высшие отделы нервной системы.

Проприоцептивная система воспринимает позу и движения нашего тела. Проприорецепторы расположены в суставах, сухожилиях и мышцах. Наиболее специфическими рецепторами проприоцептивной системы являются:

- *мышечные веретена* воспринимающие степень растяжения мышечных волокон;
- *сухожильные органы Гольджи* воспринимающие информацию о степени натяжения сухожилий;
- *суставные механорецепторы* воспринимающие информацию о положении сустава и движении в нем.

Мышечные веретена имеют сложную иннервацию. В своей центральной части они получают спиральное окончание крупного сенсорного нервного волокна, которое называется первичным окончанием. Недалеко от центральной

части находятся менее крупные спиральные окончания, называемые вторичными окончаниями.

Первичные окончания служат для передачи информации об изменяющемся растяжении мышцы и скорости ее удлинения. Вторичные окончания реагируют на постоянное натяжение и специализированы для передачи информации о положении мышцы.

Таким образом, мышечные веретена обеспечивают ЦНС сведениями о состоянии мышц, их фактической длине и скорости ее изменения.

Сухожильные органы Гольджи располагаются в зоне соединения мышечных волокон с сухожилием. Они представляют собой структуру вытянутой веретенообразной или цилиндрической форм, длина которой может достигать 1 мм. Сухожильные органы слабо реагируют на растяжение мышцы, но возбуждаются при ее сокращении. Это позволяет рассматривать сухожильные органы как источник информации о силе, развиваемой мышцей.

Рецептор является рабочим органом, периферической частью чувствительного нейрона.

Проприоцептивный анализатор.

Информация от псевдоуниполярных нейронов спинно-мозговых узлов по аксонам поступает в спинной мозг, где частично переключается на мотонейроны, а частично направляется в составе тонкого и клиновидного пучков задних канатиков спинного мозга в продолговатый мозг к одноименным ядрам. Здесь происходит переключение на нейроны второго порядка и образование медиальной петли. Волокна медиальной петли заканчиваются в заднеventральных ядрах

таламуса. Отсюда берут начало пути, образованные нейронами третьего порядка. Они поступают в кору больших полушарий, к нейронам четвертого порядка, в соответствующие рецептивные поля.

Следует отметить, что только часть проприоцептивной информации является осознаваемой, большая же ее часть не осознается.

Интероцептивная система отражает состояние внутренней среды организма и его вегетативных органов. Информация от разнообразных интерорецепторов используется для бессознательных процессов регуляции, управляющих кровообращением, пищеварением, дыханием и т.д.

Интерорецепторы висцеральной системы представлены *хемо*, *баро*-, *осмо*-, *термо*- и другими типами рецепторов, передающих информацию через нервы вегетативной нервной системы (волокна блуждающего, чревного и тазового нервов) и восходящие пути спинного мозга. Блуждающий нерв передает информацию от рецепторов внутренних органов грудной и брюшной полости. Чревный нерв – от желудка, кишечника, брыжейки. Тазовый нерв – от органов малого таза.

Механорецепторы разделяют на два типа: *медленно* и *быстро адаптирующиеся*. На стационарное непрерывное воздействие типа растяжения и сдавливания и те, и другие отвечают залпом разрядов, частота которых находится в прямой зависимости от скорости нарастания стимула и его амплитуды.

Барорецепторы это типичные механорецепторы, так как их возбуждение связано не

с давлением, а с растяжением сосудистой или кишечной стенки.

Хеморецепторы в зависимости от типа реакции разделяют на *кислото-* и *щелочечувствительные*. И те, и другие реагируют преимущественно на высокие концентрации веществ.

Рецепторы соединительной ткани, сосудов и внутренних органов достаточно разнообразны. Интерорецепторы по строению делят на свободные и несвободные.

К числу свободных окончаний относят наиболее просто устроенные кустиковидные рецепторы. Их концевые структуры имеют вид петелек, колечек, пластинок. Несвободные окончания имеют форму клубочков, рецепторное окончание которых заключено в капсулу.

Интерорецепторы располагаются в стенках практически всех висцеральных органов, таких как сосуды, сердце, легкие, почки, мочевого пузыря, печень и др.

Большинство *артериальных рецепторов* является медленно адаптирующимися. Их активность находится в прямой зависимости от уровня постоянного давления.

Сосудистые интерорецепторы стимулируются и угнетаются определенными химическими веществами.

Среди *рецепторов предсердий* установлено наличие двух видов, отличающихся друг от друга характером генерации разрядов и ответами на изменение гемодинамики. В стенках желудочков также существует по меньшей мере два вида рецепторов: *вентрикулярные* и *эпикардальные*.

Рецепторы легких по локализации разделяются на рецепторы растяжения, связанные с гладкомышечными элементами стенок дыхательных путей, рецепторы слизистой оболочки и бронхов и рецепторы, расположенные вблизи капилляров альвеол (юктакапиллярные).

Первые наделены, как правило, сугубо механорецепторными свойствами. Рецепторы, лежащие более поверхностно, наряду с этим возбуждаются и химическими стимулами. Это так называемые *ирритантные рецепторы*. Их активность изменяется в связи с объемом легких, реагируя на вдох и выдох, а также асфиксию, действие CO_2 и раздражающих паров. Юктакапиллярные рецепторы являются быстро адаптирующимися.

Рецепторы почки и мочевого пузыря также подразделяются на быстро и медленно адаптирующиеся. Первые воспринимают колебания давления в мочевом пузыре. На наполнение органа и его опорожнение реагируют вторые. Особый тип рецепторов описан в мочеиспускательном канале (уретре). Они способны возбуждаться исключительно током жидкости. Эти рецепторы локализуются в основном вблизи сфинктера мочеиспускательного канала.

В *печени* имеются различные популяции специфических рецепторов: волюмо-, осмо-, натрий- и калийчувствительные. Они имеют различное функциональное значение: участвуют в системной регуляции объема крови через орган служат информационным звеном волюморегулирующего рефлекса.

Большинство чувствительных окончаний *пищевода* относится к быстро адаптирующимся. Они активируются в момент перистальтического сокращения после глотания. В *желудке* этот вид рецепторов располагается в кардиальной части, на дне и в пилорической части. В желудочной стенке установлены рецепторы располагающиеся в зависимости от пространственной ориентации – лежат ли они параллельно или поперек хода мышечных волокон. Эти рецепторы могут работать либо как детекторы длины, либо как детекторынапряжения.

В *тонкой кишке* также имеется большое число участков быстро адаптирующихся механорецепторов типа телец Пачини. В кишке обнаружена еще одна разновидность механорецепторов. Они возбуждаются только током жидкости в просвете кишки.

В наиболее крупных *симпатических ганглиях* также находятся рецепторные окончания, способные возбуждаться в результате непосредственного действия раздражителя и косвенно — путем изменения уровня метаболизма.

Чувствительные окончания по своим анатомическим и функциональным особенностям устроены так, что избирательно реагируют лишь на один определенный вид раздражителя.

Интероцептивный анализатор

Нервные волокна, по которым висцеральная сенсорная информация передается в центры интеграции, подразделяются на три группы.

При вступлении в спинной мозг часть афферентных волокон первично связывается с

сегментарными вставочными нейронами, которые, в свою очередь, синаптически контактируют эфферентными клетками того же или близлежащих сегментов. Так образуется *дуга автономного рефлекса спинального уровня*.

Вторая часть афферентных волокон распределяется следующим образом: толстые миелиновые волокна занимают более медиальное положение, немиелиновые — латеральное. Восходящие ветви частично заканчиваются в сером веществе вышележащих сегментов, частично достигают задней части продолговатого мозга, где и заканчиваются в ядрах задних столбов. Здесь расположены вторые нейроны афферентного пути, аксоны которых формируют бульботаламический путь. Нисходящие ветви спускаются на 6-7 см и образуют синаптические контакты с ассоциативными клетками нижележащих сегментов.

Таким образом, спинной мозг является первичной структурой обработки сенсорной интероцептивной информации. Далее информация идет по спиноталамическому тракту к вентробазальному ядру таламуса. Из таламуса интероцептивная информация поступает в кору.

АВТОНОМНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Согласно международной анатомической номенклатуре, сейчас термин *автономная* заменил все ранее существовавшие — *растительная*, *висцеральная*, *вегетативная* и т. д. В понятие ***автономная нервная система*** включается

комплекс центральных и периферических клеточных структур, регулирующих функциональный уровень внутренней жизни организма, необходимый для адекватных реакций всех систем.

Как и соматическая рефлекторная дуга, *дуга автономного рефлекса* состоит из трех звеньев: чувствительного (сенсорного, афферентного), ассоциативного (вставочного) и эффекторного. Например, в автономной рефлекторной дуге спинального уровня (рис. 50) чувствительное звено образовано клетками спинномозговых или периферических ганглиев. Оно может быть общим для автономной и соматической рефлекторных дуг.

Периферические отростки чувствительных клеток разветвляются во внутренних органах, коже, стенках сосудов и т. д., центральные же синаптически контактируют со вставочными нейронами тех или других сегментов. Второе звено этой же дуги может быть упрощенно представлено в виде скопления нейронов в боковых рогах спинного мозга. Их отростки покидают спинной мозг в составе вентральных корешков, вступают в соматические нервные стволы и отсюда в виде белых соединительных ветвей направляются к узлам симпатического ствола. Здесь происходит переключение части из них на эффекторные клетки. Третье звено — нервная клетка, мигрировавшая из спинного мозга в один из периферических узлов.

Узлы могут располагаться либо около позвоночника (*паравертебральные*), либо в нервных сплетениях вблизи внутренних органов (*превертебральные*), либо, наконец, в стенках внутренних органов (*интрамуральные*).

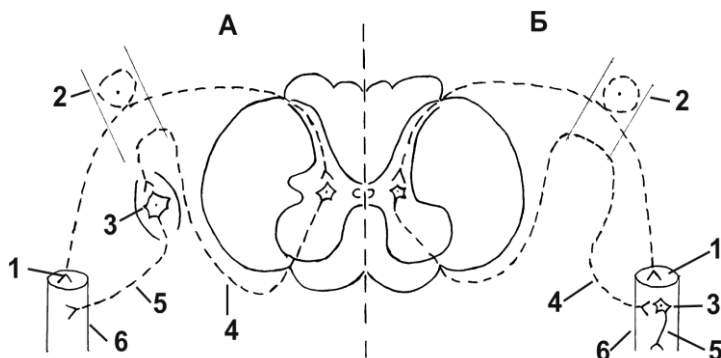


Рис. 49. Рефлекторные дуги вегетативной нервной системы:

А – симпатическая нервная система; Б – парасимпатическая нервная система; 1 – рецептор; 2 – межпозвоночное отверстие; 3 – тело второго двигательного нейрона; 4 – преганглионарное волокно; 5 – постганглионарное волокно; 6 – эффектор.

Периферическая часть автономной нервной системы имеет наиболее выраженные особенности. От тела нейрона, расположенного в центральной нервной системе, начинается аксон, который не доходит до исполнительного органа, а прерывается в так называемых ганглиях автономной нервной системы. Здесь располагается второй нейрон вегетативной нервной системы. Аксон второго нейрона доходит до исполнительного органа и оканчивается на клетках его ткани.

Волокна первого нейрона называются *преганглионарными*, волокна второго – *постганглионарными*. Преганглионарные волокна имеют небольшой диаметр 1–3,5 мкм и покрыты тонкой миелиновой оболочкой, постганглионарные

нервные волокна очень тонкие, не более 2 мкм, и не покрыты миелиновой оболочкой.

Автономную нервную систему подразделяют на *симпатическую*, *парасимпатическую* и *метасимпатическую* части, или отделы. Это деление имеет определенные функциональные и структурные основания.

Выделяют три признака деления автономной системы:

1. Морфологический;
2. Физиологический;
3. Фармакологический.

По **физиологическому признаку** отношения симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы рассматриваются как конкурентные и антагонистические (табл.1).

Морфологический признак характеризуется расположением второго двигательного нейрона, который находится за пределами ЦНС. Для симпатической рефлекторной дуги этот нейрон располагается в окологривночных узлах, для парасимпатической – внутри органов (рис. 49).

Центры симпатической нервной системы более компактны. Они располагаются в боковых рогах спинного мозга в грудно-поясничном отделе. Центры парасимпатической нервной системы более разобщены.

Они локализируются в среднем мозге (ядро Якубовича), мосте (верхнее слюноотделительное ядро), в продолговатом мозге (нижнее слюноотделительное и дорсальное ядра блуждающего нерва), а также в крестцовом отделе спинного мозга.

Таблица

**Влияние симпатических и парасимпатических
нервов на органы**

Орган	Влияние парасимпатических нервов	Влияние симпатических нервов
Сердце	Замедление ритма и уменьшение силы сокращений	Учащение ритма и увеличение силы сокращений
Сосуды: - кожи - внутренних органов - языка и слюнных желез - половых органов	Расширение Расширение	Сужение Сужение Сужение
Глаз	Сужение зрачка (сокращение кольцевой мускулатуры радужной оболочки); вызывает аккомодацию	Расширение зрачка (сокращение радиальной мускулатуры радужной оболочки)
Бронхи	Сужение	Расширение
Слюнные железы	Стимулирует выделение обильного богатого ферментами секрета	Стимулирует выделение густой слюны
Железы желудка	Секреция	Торможение
Поджелудочная железа: - внешнесекреторная ткань - островки Лангерганса	Секреция Секреция	— —
Мозговой слой надпочечника	—	Стимулирует секрецию адреналина, в меньшей степени норадреналина
Гладкие мышцы: - кожи - желудка и кишечника	— Усиление сокращений, повышение тонуса	Сокращение Торможение сокращений, понижение тонуса
- девственной матки	—	Расслабление
- беременной матки	—	Сокращение
- мочевого пузыря	Сокращение	Расслабление
- сфинктера мочевого пузыря	Расслабление	Сокращение

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

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

Парасимпатический отдел имеет меньшую зону иннервации, чем симпатический. Феномен мультипликации делает возможным при определенных условиях генерализованное воздействие симпатического отдела на систему органов в целом. Нервы парасимпатического отдела оказывают строго локализованное воздействие на структуру конкретного органа.

Согласно *фармакологического признака*, в синапсах симпатической и парасимпатической систем выделяют разные по химическому составу вещества – медиаторы. Специфический фармакологический признак симпатической части автономной нервной системы – адренолинотропность, так как она

возбуждается при воздействии адреналином и норадреналином. Парасимпатическая часть возбуждается от воздействия ацетилхолином. Специфическим блокатором проведения возбуждения в симпатических синапсах является эрготоксин, в парасимпатических – атропин.

В метасимпатической системе обособился сенсорный аппарат, возникли собственный водитель ритма, интернейронная обрабатывающая сеть и эффекторный нейрон с собственным медиаторным аппаратом.

Симпатическая нервная система

Симпатическая часть вегетативной нервной системы имеет центральный и периферический отделы. *Центральная часть* симпатической системы располагается в спинном мозге, в латеральных промежуточных ядрах 12 грудных и 3 верхних поясничных сегментах. Центральный отдел представлен *боковой промежуточной субстанцией*, образующей боковой столб серого вещества спинного мозга на протяжении между VIII шейным и II–III поясничными сегментами. Отростки клеток в виде преганглионарных волокон, покрытых миелиновыми оболочками, покидают спинной мозг в составе переднего двигательного корешка и зубчатых связок оболочек спинного мозга, образуя *белую соединительную ветвь*, которая направляется к узлам симпатического ствола (рис.).

Периферический отдел симпатической части нервной системы образован:

1) многочисленными узлами, расположенными в виде парного симпатического ствола;

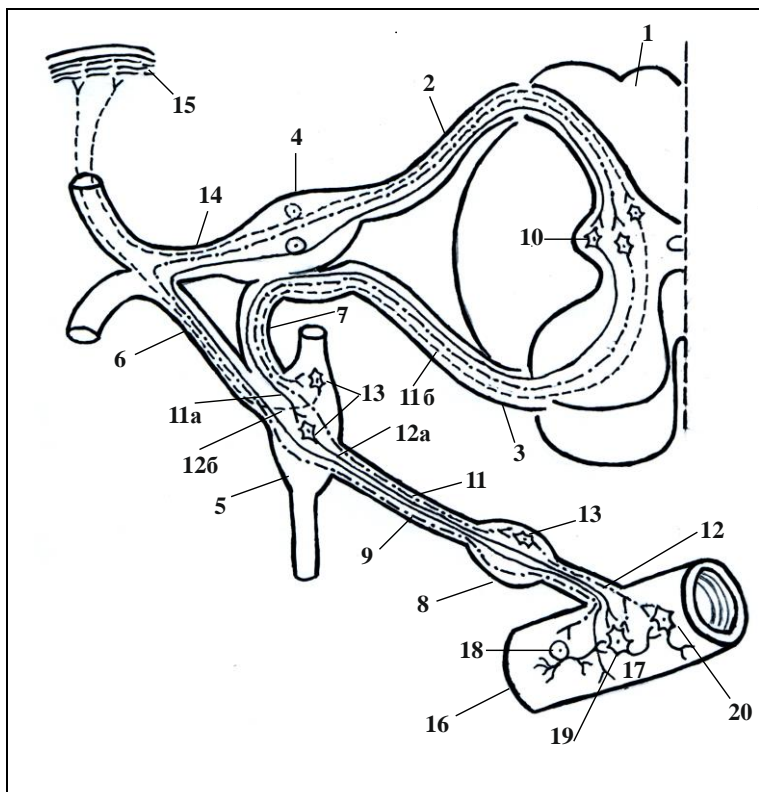


Рис. 50. Схема дуги автономного рефлекса

1 – спинной мозг; 2 – дорсальный корешок; 3 – вентральный корешок; 4 – спинномозговой узел; 5 – узел симпатического ствола (паравентебральный ганглий); 6 – серая соединительная ветвь; 7 – белая соединительная ветвь; 8 – узел автономного сплетения (превентебральный ганглий); 9 – афферентные волокна; 10 – вставочные нейроны; 11, 11а, 11б – преганглионарные нервные волокна; 12, 12а, 12б – постганглионарные нервные волокна; 13 – эфферентные ганглионарные нейроны; 14 – спинно-мозговой нерв; 15 – орган (кожа, мышцы); 16 – орган (кишка); 17 – функциональный модуль метасимпатической нервной системы; 18 – афферентный

нейрон функционального модуля МНС; **19** – интернейрон функционального модуля МНС; **20** – эфферентный нейрон функционального модуля МНС.

2) предпозвоночными узлами, находящимися в вегетативных сплетениях брюшной полости;

3) вегетативными нервами.

К нервам относятся:

а) межузловые симпатические ветви, соединяющие узлы симпатического ствола друг с другом;

б) серые соединительные ветви, состоящие из постганглионарных волокон, лишенных миелиновой оболочки. Они направляются от симпатических узлов к спинномозговым нервам и в их составе достигают кожи, сосудов мышц и желез тела;

в) симпатические волокна, которые идут к внутренним органам и участвуют в образовании экстраорганных и интраорганных вегетативных сплетений.

Периферическая нервная система – это около- и предпозвоночные узлы и сплетения окружающие кровеносные сосуды.

Околопозвоночные узлы расположены по бокам позвоночного столба, соединены межузловыми связями и образуют правый и левый пограничные симпатические стволы. **Симпатический ствол** – парный, образован узлами, соединенными между собой симпатическими волокнами. Он расположен на боковой поверхности позвоночника на всем его протяжении. Каждый узел (ганглий) симпатического ствола представляет собой скопление вегетативных

нейронов, при помощи которых происходит переключение большей части преганглионарных волокон, выходящих из спинного мозга и образующих белые соединительные ветви. Преганглионарные волокна контактируют с вегетативными клетками в соответствующем узле или направляются в составе межузловых ветвей в выше или ниже расположенные узлы симпатического ствола. Белые соединительные ветви располагаются в грудном и верхнем поясничном отделах. В шейных, крестцовых и нижних поясничных узлах такие соединительные ветви отсутствуют.

Узлы симпатического ствола также связаны особыми волокнами со спинномозговыми нервами – серые соединительные ветви, состоящие в основном из постганглионарных симпатических волокон. Серые соединительные ветви отходят от каждого узла симпатического ствола к каждому спинномозговому нерву, в составе которого они направляются на периферию, достигая иннервируемых органов – поперечно-полосатых мышц, гладких мышц и желез.

В стволе различают шейный, грудной, поясничный, крестцовый и копчиковый отделы.

Шейный отдел имеет 2–3 шейных узла. Верхний находится на уровне II шейного позвонка, нижний шейный узел – на уровне VI шейного позвонка, средний шейный узел находится между ними. Преганглионарные волокна проходят через узлы и межузловые связи. Постганглионарные волокна окружают сонные артерии и их ветви иннервируют органы головы и шеи, и мышцу расширяющую зрачок. Они выходят из узлов. От каждого узла отходят сердечные нервы.

Грудной отдел состоит из 10–12 узлов. Первый грудной узел, соединяясь с нижним шейным узлом образует *звездчатый узел*. Ветви 4 верхних грудных узлов иннервируют органы грудной полости, включая и сердце. Ветви 5–9 узлов образуют *большой чревной нерв*. Ветви 10–12 узлов образуют *малый чревной нерв*. Чревные нервы проходят через диафрагму в брюшную полость, присоединяются к чревному сплетению и иннервируют органы брюшной полости.

Поясничный отдел имеет 3–5 узлов. Ветви этих узлов присоединяются к аортальному сплетению и иннервируют органы брюшной полости.

Крестцовый отдел имеет 2–4 узла, ветви которых присоединяются к подчревному сплетению и иннервируют органы малого таза.

Предпозвоночные узлы – располагаются вблизи крупных кровеносных сосудов, отходящих от аорты.

В брюшной полости предпозвоночные узлы образуют ряд сплетений: чревное (солнечное), аортальное, нижнее брыжеечное, в области малого таза – подчревное.

Самое большое – *чревное сплетение*, оно образовано 2 подулуночными узлами, верхним брыжеечным узлом и их ветвями. Расположено вокруг чревного ствола и верхней брыжеечной артерией. Поэтому иннервирует все то, что кровоснабжается ветвями чревного ствола и верхней брыжеечной артерией (желудок, печень, селезенка, 12-ти перстная кишка, поджелудочная железа, тощая, подвздошная, восходящая и часть поперечной ободочной кишки).

Чревное сплетение внизу переходит в *аортальное*, которое располагается на передней поверхности аорты, её ветви сопровождают парные висцеральные артерии /ветви брюшной аорты/; иннервирует – почки, надпочечники, семенники. От аортального сплетения, в области нижней брыжеечной артерии, отделяется нижнее брыжеечное сплетение. Его ветви иннервируют все то, что кровоснабжает нижняя брыжеечная артерия: часть поперечной, нисходящая, ободочная, сигмовидная и прямая кишки.

Аортальное сплетение на уровне I крестцового позвонка переходит в *подчревное*, расположенное на передней поверхности крестца. Сопровождает ветви внутренней подвздошной артерии. Делится на 2 ветви, окружающие с обеих сторон органы малого таза и иннервирующие их.

Парасимпатическая нервная система

Центральная часть парасимпатической системы располагается в стволе головного мозга в парасимпатических ядрах III, VII, IX, X пар черепных нервов и в боковых столбах крестцового отдела спинного мозга в парасимпатических ядрах 2,3,4 крестцовых сегментов. Периферическая часть представлена парасимпатическими волокнами в составе черепных и тазовых нервов и внутриорганными сплетениями, а также внеорганными узлами.

Ядра ствола головного мозга следующие:

- *добавочное ядро глазодвигательного нерва* располагается на вентральной поверхности водопровода мозга в среднем мозге.

Преганглионарные волокна из мозга выходят в составе глазодвигательного нерва и в глазнице оставляют его, направляясь в ресничный узел. *Ресничный узел* находится в задней части глазницы на наружной поверхности зрительного нерва. Через узел проходят симпатические чувствительные нервы. После переключения парасимпатических волокон в этом узле (II нейрон) постганглионарные волокна покидают узел вместе с симпатическими, образуя короткие ресничные нервы. Эти нервы входят в задний полюс глазного яблока для иннервации мышцы, суживающей зрачок, и ресничной мышцы, вызывающей аккомодацию глаза (парасимпатический нерв), мышцы, расширяющей зрачок (симпатический нерв);

- *верхнее слюноотделительное ядро*, его волокна покидают ядро моста вместе с двигательной частью лицевого нерва одной порцией, отделившись в лицевом канале височной кости около отверстия канала большого каменистого нерва, после чего нерв получает такое же название. Затем проходит через соединительную ткань рваного отверстия черепа и соединяется с глубоким каменистым нервом (симпатическим), образуя крыловидный нерв, проходящий через одноименный канал в крылонебную ямку. Его преганглионарные парасимпатические волокна переключаются в *крылонебном* узле. Постганглионарные волокна в составе ветвей верхнечелюстного нерва достигают слизистых носовой полости, ячеек решетчатой кости, слизистой оболочки воздухоносных пазух, щек, губ, ротовой полости и носоглотки, а также слезной железы, к которой проходят по скуловому нерву,

затем через анастомоз в слезный нерв. Вторая порция парасимпатических волокон в составе язычного нерва доходит до подчелюстной слюнной железы, предварительно переключаясь в *поднижнечелюстном* и *подъязычном* узлах. Постганглионарные волокна (аксоны II нейрона) обеспечивают секреторной иннервацией подъязычную, подчелюстную слюнные железы и слизистые железы языка;

- *нижнее слюноотделительное ядро* является ядром IX пары черепных нервов, находящимся в продолговатом мозге. Его парасимпатические преганглионарные волокна покидают нерв в области нижнего узла языкоглоточного нерва, лежащего в каменистой ямке на нижней поверхности пирамиды височной кости, и проникают в барабанный канал под тем же названием. Барабанный нерв выходит на переднюю поверхность пирамиды височной кости через отверстие канала, проходит на наружное основание черепа, где около овального отверстия переключается в *околоушном узле*. В узле преганглионарные волокна переключаются на постганглионарные волокна, которые достигают околоушной слюнной железы, обеспечивая ее секреторной иннервацией;

- *дорсальное ядро блуждающего нерва* располагается в дорсальной части продолговатого мозга. Является важнейшим источником парасимпатической иннервации внутренних органов. Переключение преганглионарных волокон происходит в многочисленных, но весьма мелких внутриорганных парасимпатических узлах, в верхнем и нижнем узлах блуждающего нерва, на протяжении всего ствола

этого нерва, в вегетативных сплетениях внутренних органов (кроме органов таза);

- *спинное промежуточное ядро* находится в боковых столбах спинного мозга. Его преганглионарные волокна через передние корешки выходят в брюшные ветви спинномозговых нервов и образуют тазовые внутренностные нервы, которые вступают в нижнее подчревное сплетение. Их переключение на постганглионарные волокна происходит во внутриорганных (интрамуральных) узлах внутриорганных сплетений тазовых органов.

Периферическая часть представлена парасимпатическими волокнами в составе черепных и тазовых нервов и внутриорганными сплетениями, а также внеорганными узлами.

Преганглионарные волокна берут начало от *крестцовых парасимпатических ядер*, расположенных на уровне II—ГУ крестцовых сегментов спинного мозга, выходят из них в составе передних корешков крестцовых спинномозговых нервов, затем ответвляются от них в виде *тазовых внутренностных нервов*. Эти нервы образуют *половое сплетение* и сплетения тазовых органов. Преганглионарные парасимпатические волокна переключаются в парасимпатических ганглиях этих сплетений, после чего уже постганглионарные парасимпатические волокна иннервируют внутренние половые органы, мочевой пузырь, мочеиспускательный канал, а также мускулатуру и железы конечной части толстой кишки после ее левого изгиба, включая прямую кишку.

Метасимпатическая нервная система

Многие внутренние органы после перерезки симпатических и парасимпатических путей или даже после извлечения из организма продолжают осуществлять присущие им функции без особых видимых изменений. Сохраняет координированную перистальтическую и всасывательную функции кишка, сокращается перфузируемое сердце. Сегменты или полоски матки, мочеточника, жёлчного пузыря продолжают сокращаться с частотой и амплитудой, характерной для каждого органа. Эта функциональная автономия объясняется наличием в стенках этих органов ганглиозной системы, обладающей собственным автоматизмом и имеющей необходимые для автономной рефлекторной и интегративной деятельности звенья — чувствительное, вставочное, двигательное и медиаторы.

Следовательно, большинство полых висцеральных органов наряду с существованием экстраорганной симпатической и парасимпатической нервной системы имеет собственный базовый механизм нервной регуляции. Управление работой в этом случае обеспечивается рефлекторными дугами, замыкающимися в пределах стенки самих органов (рис. 19).

Наличие общих черт в структурной и функциональной организации, данные онто- и филогенеза, результаты наблюдений за конечными эффектами, возникающими при стимуляции нервных волокон, результаты прямой регистрации нейрональной активности явились основанием для выделения в составе автономной нервной системы

кроме симпатической и парасимпатической еще и третьей части — *метасимпатической*.

Ранее к третьему отделу автономной нервной системы, называемому энтеральным, относили лишь рефлекторные дуги, замыкающиеся в подслизистом и межмышечном сплетениях кишки. Понятие метасимпатической нервной системы значительно шире, оно охватывает весь комплекс полых висцеральных органов, в том числе и пищеварительный тракт. Местом локализации метасимпатической нервной системы являются интрамуральные ганглии, залегающие в толще стенок этих органов.

Метасимпатическая нервная система обладает многими признаками, отличающими ее от других частей автономной нервной системы. Она иннервирует только внутренние органы, наделенные собственной моторной активностью; в сфере ее иннервации находятся гладкая мышца, всасывающий и секреторирующий эпителий, локальный кровоток, местные эндокринные элементы, иммунные структуры. Она получает синаптические входы от симпатической и парасимпатической систем и не имеет прямых синаптических контактов с эфферентной частью соматической рефлекторной дуги.

Наряду с общим висцеральным афферентным путем она имеет собственное сенсорное звено.

Она не находится в антагонистических отношениях с другими частями нервной системы.

Представляя истинно базовую иннервацию, она обладает гораздо большей, чем симпатическая и

парасимпатическая нервная система, независимостью от ЦНС.

Органы с разрушенными или с выключенными с помощью ганглиоблокаторов метасимпатическими путями утрачивают присущую им способность к координированной ритмической моторной и другим функциям.

Метасимпатическая нервная система имеет собственное медиаторное звено.

Влияние автономной нервной системы на деятельность эффекторных органов

Автономная нервная система координирует и адаптирует деятельность органов, участвующих в сохранении динамического равновесия жизненных функций, регулируя метаболизм, возбудимость, автоматизм внутренних органов и самой ЦНС.

Раздражение *симпатических* волокон вызывает учащение работы сердца, увеличение его ударного объема, расслабление бронхиальной мускулатуры, снижение перистальтики желудка и кишки, расслабление жёлчного пузыря, сокращение сфинктеров и т. д.

Стимуляция *парасимпатического* блуждающего нерва сопровождается противоположным эффектом: уменьшается частота сокращений сердца, ослабевает сила сокращения предсердий, сокращается бронхиальная мускулатура, усиливается моторика желудка и кишки, сокращается жёлчный пузырь, расслабляются сфинктеры (см. табл.).

В физиологических условиях между тонусом этих двух отделов имеет место «относительное

равновесие». При преобладании тонуса одного из них тонус другого снижается.

Аналогия с известным для скелетной мышечной системы принципом реципрокности послужила основанием для представления об «антагонистических» отношениях между симпатической и парасимпатической системами. При этом взаимодействия между ними уподоблялись коромыслу весов, в которых подъем на определенный уровень одной чаши влечет за собой снижение точно на такую же величину другой. Считали даже, что функция органов может протекать нормально лишь при уравновешенности одних влияний другими.

Однако такому представлению противоречит ряд фактов. Например, слюноотделение стимулируется и симпатическими, и парасимпатическими волокнами: раздражение парасимпатического нерва — *барабанной струны* — вызывает обильное выделение жидкой слюны; при раздражении симпатического нерва слюна тоже образуется, но в небольших количествах и со значительным содержанием органических веществ. Таким образом, здесь проявляется согласованная реакция, необходимая для пищеварения. Кроме того, существует и ряд органов, снабжаемых только симпатическими или только парасимпатическими волокнами. Это многие кровеносные сосуды, селезенка, гладкие мышцы глаза, волосяных луковиц, некоторые экзокринные железы.

Отделы симпатической и парасимпатической нервной системы в большом числе случаев оказываются функционально синергичными. Наиболее отчетливо это прослеживается при

рассмотрении рефлексов с барорецепторов на сердце. Возникающее в результате повышения артериального давления возбуждение барорецепторов вызывает снижение силы и частоты сокращений сердца. Наблюдаемый эффект связан с возрастанием активности вагусных (блуждающего нерва) сердечных волокон, а также со снижением активности симпатических волокон.

Адаптационно-трофическая функция симпатической нервной системы. Предложенная Дж. Ленгли классическая схема распространения симпатической иннервации предусматривала ее влияние только на гладкую мускулатуру и железы. Однако симпатические импульсы могут оказывать влияние и на скелетные мышцы. Если стимуляцией двигательного нерва довести мышцу лягушки до утомления, а затем одновременно раздражать симпатический ствол, то работоспособность утомленной мышцы повышается — *феномен Орбели-Гинецинского*. Сама по себе стимуляция симпатических волокон не вызывает сокращения мышцы, но изменяет состояние мышечной ткани, повышает ее восприимчивость к передаваемым по соматическим волокнам импульсам. Такое повышение работоспособности мышцы является результатом стимулирующего влияния обменных процессов в мышце: растет потребление кислорода, увеличивается содержание АТФ, креатинфосфата, гликогена. Полагают, что местом приложения этого влияния является нервно-мышечный синапс.

Было также обнаружено, что стимуляция симпатических волокон может значительно изменять возбудимость рецепторов и даже функциональные

свойства ЦНС. Например, при раздражении симпатических волокон языка возрастает вкусовая чувствительность, при раздражении симпатических нервов наблюдается повышение рефлекторной возбудимости спинного мозга, изменяются функции продолговатого и среднего мозга. Характерно, что при разной степени возбуждения симпатическая нервная система оказывает на органы и ткани однотипные влияния. Удаление краниальных шейных симпатических узлов у животных приводит к уменьшению величины условных рефлексов, хаотичности их протекания, преобладанию в коре больших полушарий процессов торможения.

Эти факты были обобщены Л. А. Орбели в теории *адаптационно-трофической функции* симпатической нервной системы, согласно которой симпатические влияния не сопровождаются непосредственно видимым действием, но значительно изменяют функциональную реактивность или адаптивные свойства тканей.

Симпатическая нервная система активирует деятельность нервной системы в целом, активирует защитные функции организма, такие как иммунные процессы, барьерные механизмы, свертывание крови, процессы терморегуляции. Ее возбуждение является непременным условием любых стрессорных состояний, оно служит первым звеном запуска сложной цепи гормональных реакций.

Особенно ярко участие симпатической нервной системы обнаруживается в *формировании эмоциональных реакций* человека независимо от вызвавшей их причины. Так, радость сопровождается тахикардией, расширением сосудов кожи, страх —

замедлением сердечного ритма, сужением кожных сосудов, потоотделением, изменением кишечной перистальтики, гнев — расширением зрачков.

Следовательно, в процессе эволюционного развития симпатическая нервная система превратилась в особый инструмент мобилизации всех ресурсов (интеллектуальных, энергетических и др.) организма как целого в тех случаях, когда возникает угроза самому существованию индивидуума.

Такое положение симпатической нервной системы в организме опирается на обширную систему ее связей, позволяющую посредством мультипликации импульсов в многочисленных пара- и превертебральных ганглиях мгновенно вызывать генерализованные реакции практически всех органов и систем. Значительным дополнением является и выброс в кровь из надпочечников и хромоаффинной ткани «жидкости симпатической нервной системы» — *адреналина и норадреналина*.

В проявлении своего возбуждающего действия симпатическая нервная система приводит к изменению гомеостатических констант организма, что выражается в повышении кровяного давления, выходе крови из кровяных депо, поступлении в кровь ферментов, глюкозы, повышении метаболизма тканей, снижении мочеобразования, угнетении функции пищеварительного тракта и т. д. Поддержание постоянства этих показателей целиком ложится на парасимпатическую и метасимпатическую части.

Следовательно, в сфере управления симпатической нервной системы находятся в основном процессы, связанные с расходом энергии в

организме, парасимпатической и метасимпатической — с ее кумуляцией.

Значение симпатической нервной системы убедительно демонстрируется в опытах с ее хирургическим, химическим или иммунным удалением. Полная экстирпация у кошек симпатических стволов, т. е. тотальная симпатэктомия, не сопровождается значительными расстройствами висцеральных функций. Артериальное давление находится почти в нормальных пределах, исключая небольшую недостаточность, возникающую из-за исключения рефлексогенных зон; в близких к нормальным пределах разворачивается функция пищеварительного канала, продолжают оставаться возможными репродуктивные функции: оплодотворение, беременность, роды. И тем не менее симпатэктомированные животные не в состоянии осуществлять физические усилия, с большим трудом оправляются от кровотечений, расстройств аппетита, шока, гипогликемии, а также плохо переносят охлаждение и перегревание. У симпатэктомированных животных не бывает проявления характерных защитных реакций и показателей агрессивности: тахикардии, расширения зрачков, повышения притока крови к соматической мускулатуре.

Рядом преимуществ обладает *иммуносимпатэктомия*. Не оказывая значительного влияния на физическое развитие и общеповеденческие реакции животных, этот метод вместе с тем позволяет получить своеобразную модель для изучения функции автономной нервной

системы в хронических условиях. Определенным преимуществом является то, что введение фактора роста нервов в условиях атрофии симпатической нервной системы позволяет получить на одних и тех же животных и ее гипертрофию, создавая, таким образом, редкий в экспериментальных условиях двойной контроль.

После перерезки симпатических волокон и их дегенерации иннервируемые органы могут в какой-то мере атрофироваться. Однако спустя несколько недель после денервации возникает их повышенная чувствительность к медиаторам и веществам медиаторного типа. Этот эффект наглядно прослеживается на зрачке животного после удаления краниального шейного симпатического ганглия. Обычно вслед за операцией в результате преобладания парасимпатического тонуса происходит сужение зрачка. Спустя определенное время его величина приближается к исходной, а в условиях эмоционального напряжения даже резко увеличивается.

Этот факт объясняют возникновением *сенситизации* (*гиперчувствительности*) денервированной мышцы к адреналину и норадреналину, выбрасываемым из надпочечников в кровь во время эмоций. Вероятно, в основе этого явления лежит изменение способности мембран денервированных клеток к связыванию кальция и изменению проводимости.

Роль парасимпатической нервной системы в регуляции висцеральных функций

Области влияния парасимпатической нервной системы на процессы в организме сравнительно

ограничены. Эти влияния могут сказываться либо прямо на иннервируемых органах, как в кольцевой мускулатуре радужной оболочки глаза или в слюнных железах, либо через посредство метасимпатической нервной системы. В первом случае постганглионарный нейрон сам непосредственно контактирует с эффектором и вызываемое им действие зависит главным образом от прямых влияний структур ЦНС.

Во внутренних органах преганглионарное парасимпатическое волокно оканчивается не на эффекторе — мышечных волокнах или железистых клетках, а на интернейроне или эфферентном нейроне метасимпатической нервной системы, который представляет *общий конечный путь* для импульсов, поступающих по блуждающему и тазовому нервам. Здесь они вступают во взаимодействие с импульсами, посредством которых осуществляются процессы базовой внутриорганной местной метасимпатической регуляции.

Таким образом, парасимпатические влияния оказываются не прямыми, а опосредованными. Поэтому результат адекватного раздражения (в отличие от чрезмерной электрической стимуляции одновременно всех вагусных волокон) не бывает однозначным. Он зависит от текущих внутриорганных процессов. Тут могут возникать возбуждение или торможение функции органа, включаться или выключаться различные регуляторные влияния, направленные на поддержание нормальной деятельности, стабилизацию гомеостатического состояния.

Участие метасимпатической нервной системы в регуляции висцеральных функций

Давно известно, что многие внутренние органы, извлеченные из организма, при создании соответствующих условий продолжают осуществлять присущие им функции без особых видимых изменений, например, сохраняются перистальтическая и всасывательная функции у кишки, сокращается перфузируемое сердце. Сегменты или полоски стенок мочеочника, матки, жёлчного пузыря также продолжают сокращаться с частотой и амплитудой, характерной для каждого органа. Эта относительная функциональная автономия объясняется наличием в их стенках *метасимпатической нервной системы*, обладающей собственным нейрогенным ритмом и имеющей необходимые для самостоятельной рефлекторной деятельности звенья — сенсорное, ассоциативное, эфферентное и медиаторное.

Метасимпатическую нервную систему рассматривают сейчас как сугубо периферическую, независимую интегративную систему, способную самостоятельно обрабатывать сенсорную информацию и генерировать организованный выход, который контролирует и координирует поведение эффекторов. Существующие данные свидетельствуют о том, что принципиальная модель метасимпатической нервной системы полностью совпадает с подобной моделью центральной нервной системы.

Действительно, в составе метасимпатической нервной системы существуют собственные сенсорные элементы, которые могут быть механо-,

хемо-, термо- и осморецепторами. Они постоянно посылают в свои внутренние сети информацию о состоянии стенки внутреннего органа. Наряду с этим сенсорные элементы способны передавать сигналы и в центральные структуры нервной системы.

Метасимпатические нейроны синаптически связываются в сети, которые обрабатывают поступающую сенсорную информацию и одновременно контролируют активность эффекторных нейронов. Последние, в свою очередь, являются общими конечными путями к эффекторам и могут инициировать, поддерживать, наконец, тормозить их поведение.

У позвоночных животных ядерные образования симпатической и парасимпатической систем располагаются в ЦНС. Метасимпатическая нервная система не имеет таких представительств и является в значительно большей степени, чем обе названные, самостоятельной, даже если автономию понимать не в относительном, а в преувеличенном, но не абсолютизированном до крайности смысле. Симпатическая нервная система иннервирует все сосуды, а через них скелетные мышцы, все внутренние органы, часть гладкой мускулатуры глазного яблока, мышцы, поднимающие волосы, и т. д. Область иннервации парасимпатической нервной системы более узкая: экзокринные железы, часть гладкой мускулатуры глазного яблока, внутренние органы. Сфера иннервации метасимпатической нервной системы еще более ограничена и охватывает сугубо внутренние органы и то не все, а лишь обладающие собственным моторным ритмом.

Для этих органов метасимпатическая иннервация является *базовой*. Все звенья ее рефлекторного пути локализуются только в интрамуральных ганглиях. Она не имеет своего центрального аппарата. В результате такой организации ее эфферентные связи с центральными структурами опосредованы нейронами симпатической и парасимпатической нервной системы, образующими синаптические контакты на телах и отростках метасимпатических интернейронов и эфферентных нейронов.

Представление о том, что метасимпатическая нервная система — это диффузный парасимпатический ганглий, в котором прямые синаптические контакты между преганглионарными волокнами и постганглионарными клетками являются основой для контроля, например, желудочной, кишечной или сердечной функции, при экспериментальном рассмотрении оказалось несостоятельным. Так же несостоятельно и представление о метасимпатической нервной системе как третьем нейроне в эфферентном звене симпатического пути.

Метасимпатическая нервная система — это относительно независимая *самостоятельная интегративная система*.

Такая относительная независимость имеет ряд эволюционных преимуществ. Они заключаются в более эффективном контроле и управлении обширными висцеральными системами и территориями, исключаящими, в частности, необходимость существования большого числа длинных соединительных путей между ЦНС и

висцеральными органами. Не менее существенным является и уменьшение пространства в ЦНС, которое в противном случае было бы занято обработкой излишней информации.

Очевидность невыгодности размещения в ЦНС аппарата, необходимого для постоянного и непрерывного контроля за каждой из висцеральных функций, подтверждается еще и тем, что, например, только одна кишечная часть метасимпатической системы имеет то же число клеток (10^8), что и весь спинной мозг, а количество метасимпатических нейронов, приходящихся на 1 см^2 поверхности кишки, составляют около 20 000.

Существование местных метасимпатических механизмов регуляции функций висцеральных органов имеет определенный физиологический смысл. Кроме освобождения ЦНС от избыточной информации их наличие увеличивает *надежность регуляции функций*. Эта регуляция без особых существенных изменений может осуществляться даже при полном выключении связи с центральными структурами.

Прибегая к аналогии, функцию метасимпатической нервной системы можно уподобить микропроцессору, расположенному в непосредственной близости от эффекторов (гладкая мышца, экскретирующий и всасывающий эпителии, эндокринные элементы, иммунные структуры), которые ею контролируются и регулируются. Это местная система. Именно она инициирует и программирует работу эффекторов, осуществляя текущую регуляцию физиологических процессов и обеспечивая в полном объеме поддержание

постоянства внутренней среды организма. Что касается ЦНС, или «основного компьютера», то он также получает информацию от висцеральных органов, перерабатывает ее и передает команды нейронам метасимпатической сети. Эти команды соответствуют состоянию отдельного органа или органов, а также поведенческому состоянию индивидуума.

Нейробиологические свойства метасимпатических сетей во многом напоминают организацию центральных нервных структур позвоночных. По своей композиции, нейрохимии, иммунореактивности протеинов, обмену материалами с циркуляторной системой, интегративной функции они сходны с ядерными образованиями мозга млекопитающих и напоминают вынесенные на периферию нервные центры.

Глиальные элементы метасимпатической нервной системы, подобно астроглии головного мозга, в большом количестве окружают каждый нейрон. Существенным моментом является наличие в тех и других структурах плотного нейропиля, так как известно, что во всех системах интеграции обработка значительной части информации происходит в микроцепях именно синаптического нейропиля.

Большинство реальных и предполагаемых *медиаторов метасимпатической нервной системы* является и нейротрансмиттерами в ЦНС. Сейчас твердо установлено, что, например, в энтеральной части метасимпатической нервной системы медиаторную функцию осуществляет не менее 20 медиаторов и модуляторов холинергической, адренергической, серотонинергической,

пуринергической, пептидергической, дофаминергической, ГАМК-ергической и другой природы. Все это — основа для широкого диапазона многообразных регуляторных воздействий.

В метасимпатической нервной системе содержатся также гематоганглионарные барьерные структуры, напоминающие по своей функции гематоэнцефалический барьер. Они защищают метасимпатические нейроны от непосредственного воздействия веществ, циркулирующих в крови.

По современным представлениям, основная роль парасимпатической и метасимпатической систем состоит в осуществлении механизмов различных функций, *обеспечивающих гомеостаз* — относительное динамическое постоянство внутренней среды и устойчивость основных физиологических функций.

В отличие от них симпатическая нервная система рассматривается как *система тревоги*, мобилизации защитных сил и ресурсов для активного взаимодействия с факторами среды. Из этого следует, что, обеспечивая максимальное напряжение функций органов и систем для защиты организма, симпатическая нервная система дестабилизирует постоянство внутренней среды. Задачу восстановления и поддержания этого постоянства, нарушенного в результате возбуждения симпатической нервной системы, берут на себя парасимпатическая и метасимпатическая системы.

ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

У человека имеется 31 пара спинномозговых нервов, которые соответствуют сегментам спинного

мозга (8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых пар и одна пара копчиковая).

Спинномозговой нерв образован дендритами чувствительных клеток спинномозговых узлов, аксонами двигательных клеток передних рогов спинного мозга и аксонами вегетативных клеток. После своего образования спинномозговой нерв делится на 4 ветви: соединительную, заднюю, переднюю и оболочечную или возвратную (рис.51).

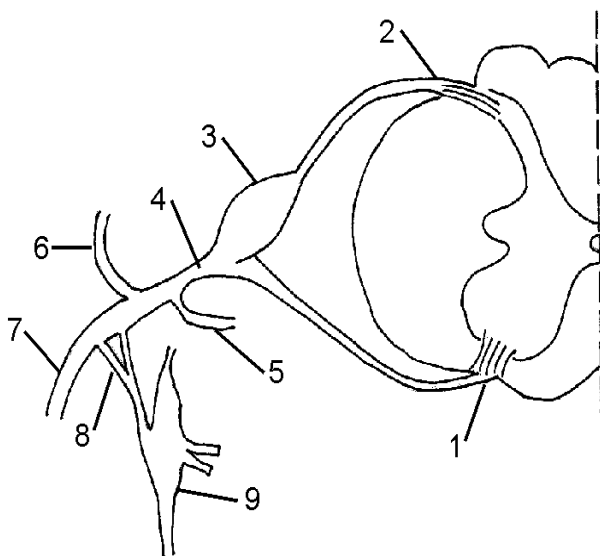


Рис. 51. Спинномозговой нерв (схематично):

1 - передние корешки; 2 - задние корешки; 3 - спинномозговой узел; 4 - ствол спинно-мозгового нерва; 5 - оболочечная (возвратная) ветвь; 6 - задняя ветвь; 7 - передняя ветвь; 8 - соединительные ветви; 9 - узел симпатического ствола

Соединительная ветвь соединяет спинномозговой нерв с пограничным симпатическим стволом. Задние ветви сплетений не образуют и иннервируют мышцы и кожу спины и затылка. Передние ветви иннервируют аппарат движения и кожу верхних и нижних конечностей, а также боковой, передней поверхности туловища. Передние ветви образуют 4 сплетения: шейное, поясничное, плечевое, крестцовое. Оболочечная или возвратная ветвь иннервирует оболочки спинного мозга.

ШЕЙНОЕ СПЛЕТЕНИЕ

Шейное сплетение образовано передними ветвями 4 верхних шейных спинномозговых нервов. Оно располагается под грудиноключичнососцевидной мышцей и делится на кожные и мышечные ветви. Кожные ветви (большой ушной нерв, малый затылочный нерв, поперечный нерв шеи, надключичные нервы) выходят в области заднего края грудиноключичнососцевидной мышцы.

Мышечные ветви направляются к лестничным мышцам, мышцам ниже подъязычной кости и глубоким предпозвоночным мышцам, а также дают веточку к грудиноключичнососцевидной мышце. Длинная мышечная ветвь - диафрагмальный нерв иннервирует диафрагму.

ПЛЕЧЕВОЕ СПЛЕТЕНИЕ

Плечевое сплетение образовано передними ветвями 4-х нижних шейных спинномозговых нервов и частично ветвью 1-го грудного спинномозгового нерва. Ветви, образующие сплетения, выходят из промежутка между передней и средней лестничными

мышцами и располагаются в подкрыльцовой полости. Ветви сплетения делятся на подключичную и надключичную части. Надключичная часть состоит из коротких ветвей, который иннервируют мышцы плечевого пояса и некоторые мышцы груди и спины (надостную, подостную, большую и малую круглые, переднюю зубчатую, большую и малую грудные, широчайшую мышцы спины).

Подключичная часть плечевого сплетения в подкрыльцовой впадине образует 3 пучка, которые окружают подкрыльцовую артерию с латеральной, медиальной и задней сторон. Каждый пучок отдает длинные нервы верхней конечности. Латеральный пучок отдает мышечно-кожный нерв и латеральный корешок срединного нерва, медиальный пучок отдает локтевой нерв, медиальный корешок среднего нерва и 2 кожные нерва (медиальный кожный нерв плеча и медиальный кожный нерв предплечья). Задний пучок отдает лучевой и подкрыльцовый нерв.

Мышечнокожный нерв проходит на плечо, прободая клювоплечевую мышцу. На плече он располагается между плечевой и двуглавой мышцами и отдает веточки для иннервации этих мышц. Затем мышечно кожный нерв выходит из-под латерального края двуглавой мышцы на предплечье где иннервирует кожу латеральной поверхности предплечья.

Срединного нерва на плече сопровождает плечевую артерию и не отдает ветвей. На предплечье нерв проходит между поверхностными и глубокими слоями мышц, иннервирует пронаторы и сгибатели (лучевой сгибатель кисти, поверхностный и глубокий сгибатели пальцев, длинный сгибатель большого

пальца). Затем срединный нерв переходит на кисть, где иннервирует мышцы возвышения большого пальца и кожу ладонной поверхности кисти 2-го, 1-го, 3-го и 4-го пальцев.

Локтевой нерв на плече располагается медиально от плечевой артерии. В области локтевого сустава огибает медиальный надмыщелок сзади. Здесь нерв лежит под кожей и поэтому довольно часто ущемляется при ударе или опоре о какой-либо твердый предмет. На предплечье локтевой нерв идет рядом с локтевой артерией и иннервирует локтевой сгибатель кисти и медиальную часть глубокого сгибателя пальцев. Затем нерв переходит на кисть, где иннервирует мышцы возвышения мизинца и среднюю группу мышц. Кроме того он иннервирует кожу на ладонной поверхности кисти 5-го и половины 4-го пальцев, а также на тыльной поверхности кисти в пределах 4-го, 5-го и половины 3-го пальцев.

Лучевой нерв из подкрыльцовой полости направляется вниз на заднюю поверхность плеча, иннервирует трехглавую мышцу плеча. Затем выходят на предплечье с латеральной стороны и делится на поверхностную и глубокую ветви. Глубокая иннервирует супинаторы и разгибатели (лучевые разгибатели, локтевой разгибатель кисти, разгибатели пальцев). Поверхностная ветвь сопровождает лучевую артерию, переходит на тыльную поверхность кисти, где иннервирует кожу в пределах 1-го, 2-го и половины 3-го пальцев. Кроме того лучевой нерв иннервирует кожу задней поверхности плеча и предплечья.

Передние ветви грудных спинномозговых нервов сплетений не образуют. Называются межреберными, т.к. идут в межреберные промежутках между межреберными мышцами и иннервируют мышцы груди, живота, диафрагму, кожу передней и боковой поверхности туловища.

ПОЯСНИЧНОЕ СПЛЕТЕНИЕ

Поясничное сплетение образовано передними ветвями трех поясничных спинномозговых нервов и частично передней ветвью 12 грудного и 4-го поясничного спинномозговых нервов. Располагается сплетение под большой поясничной мышцей. Ветви сплетения делятся на короткие и длинные. Короткие ветви иннервируют подвздошнопоясничную мышцу, мышцы таза и живота (наружную косую мышцу живота, внутреннюю косую мышцу живота, поперечную мышцу живота). Длинные ветви переходят на бедро, где иннервируют мышцы и кожу бедра, а также кожи голени с медиальной стороны.

Длинные ветви:

- латеральный кожный нерв бедра иннервирует кожу латеральной поверхности бедра;

- бедренный нерв из полости большого таза переходит на бедро под паховой связкой вместе с подвздошнопоясничной мышцей, отдает кожные и мышечные ветви. Кожные ветви иннервируют головки четырехглавой мышцы, портняжную мышцу. Кроме того от бедренного нерва отделяется длинная ветвь (скрытый нерв или медиальный кожный нерв нижней конечности), которая сопровождает бедренную артерию, затем в нижней части портняжной мышцы выходит под кожу, спускается по

медиальной поверхности голени к стопе и иннервирует кожу медиальной поверхности голени;

- заперательный нерв выходит на бедро из полости малого таза через заперательный канал. На бедре делится на ветви. Которые иннервируют мышцы медиальной поверхности бедра, а также кожу на медиальной поверхности бедра.

КРЕСТЦОВОЕ СПЛЕТЕНИЕ

Крестцовое сплетение образовано передними ветвями пятого поясничного, трех крестцовых спинномозговых нервов и частью передней ветви 4-го поясничного спинномозгового нерва. Сплетение расположено в полости малого таза и выходит на заднюю поверхность через отверстие выше и ниже грушевидной мышцы. Короткие ветви сплетения иннервируют мышцы и кожу ягодичной области. Длинные ветви:

- задний кожный нерв бедра иннервирует кожу задней поверхности бедра;

- седалищный нерв проходит на бедро между мышцами задней группы (полусухожильной, полуперепончатой, двуглавой) иннервирует их и в подколенной ямке, делится на крупные ветви – большеберцовую ветвь и общий малоберцовый нерв;

- большеберцовый нерв сопровождает заднюю большеберцовую артерию, проходит между поверхностными и глубокими мышцами задней группы голени и иннервирует их (икроножную, камбаловидную мышцу, заднюю большеберцовую, длинный сгибатель большого пальца, длинный сгибатель пальцев), а также кожу на задней поверхности голени. Позади медиальной лодыжки,

большеберцовый нерв переходит на стопу, где делится на латеральный и медиальный подошвенные нервы. Последние иннервируют мышцы и кожу подошвенной поверхности стопы;

- общий малоберцовый нерв проходит на голень между малоберцовой костью и длинной малоберцовой мышцей, отдает кожные ветви к латеральной поверхности голени делится на две ветви;

- поверхностный малоберцовый нерв проходит между малоберцовыми мышцами, их иннервирует, затем переходит на стопу, где отдает ветви для иннервации кожи тыльной поверхности стопы, за исключением первого межпальцевого промежутка;

- глубокий малоберцовый нерв идет вместе с передней большеберцовой артерией, иннервирует переднюю группу мышц голени (переднюю большеберцовую, длинный разгибатель пальцев, длинный разгибатель большого пальца), тыльные мышцы стопы и кожу первого межпальцевого промежутка.

ВОПРОСЫ

ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО КОНТРОЛЯ

1. Деление нервной системы на отделы. 2. Какие функции выполняют клетки макроглии? 3. Какие функции выполняют клетки микроглии? 4. Строение сомы нейрона. 5. Классификация нейронов. 6. Особенности строения миелиновой оболочки. 7. Основные отличия в строении химического и электрического синапсов. 8. Назовите основные части рефлекторной дуги. 9. Характеристика

оболочек спинного мозга. 10. Сегментарное деление спинного мозга. 11. Проводящие пути спинного мозга. 12. Деление головного мозга на отделы. 13. Внешнее строение продолговатого мозга. 14. Основные нервные центры ретикулярной формации продолговатого мозга. 15. Особенности строения основания моста. 16. Внешнее строение мозжечка. 17. Особенности строения червя мозжечка. 18. Основные ядра мозжечка. 19. Строение белого вещества мозжечка. 20. Особенности строения ромбовидной ямки. 21. Особенности среднего мозга. 22. Строение таламической области промежуточного мозга. 23. Основные ядра гипоталамуса. 24. Строение гипофиза. 25. Функциональное деление гипоталамуса на отделы. 26. Основные извилины и борозды лобной доли. 27. Основные извилины и борозды теменной доли. 28. Основные извилины и борозды затылочной доли. 29. Основные извилины и борозды височной доли. 30. Строение островка. 31. Какие структуры относятся к обонятельному мозгу. 32. Характеристика базальных ядер. 33. Особенности строения коры больших полушарий. 34. Характеристика волокон белого вещества больших полушарий. 35. Общий план строения глазного яблока. 36. Основные структуры ядра глазного яблока. 37. Строение фиброзной оболочки глазного яблока. 38. Строение сосудистой оболочки глазного яблока. 39. Строение сетчатки. 40. Особенности строения век. 41. Особенности строения слезного аппарата. 42. Строение наружного уха. 43. Строение барабанной полости. 44. Строение слуховых косточек. 45. Строение костной улитки. 46. Строение перепончатого лабиринта. 47. Строение кортиева органа. 48. Особенности строения органа равновесия. 49. Структура вестибулярного анализатора. 50. Особенности строения органа вкуса. 51. Структура вкусового анализатора. 52. Особенности строения органа обоняния. 53. Структура обонятельного анализатора. 54. Особенности строения сосочкового слоя кожи. 55. Особенности строения сетчатого слоя кожи. 56. Особенности строения подкожной основы. 57. Основные отличительные черты симпатической и

парасимпатической систем. 58. Характеристика центральной части симпатической нервной системы. 59. Характеристика отделов симпатического ствола. 60. Характеристика парасимпатических ядер ствола мозга. 61. Чем образован спинномозговой нерв? 62. Что иннервирует ветви спинномозговых нервов? 63. Чем образовано шейное сплетение, его ветви и области иннервации? 64. Что иннервируют надключичные ветви плечевого сплетения? 65. Области иннервации мышечного нерва, среднего, лучевого и локтевого. 66. Чем образовано плечевое, поясничное и крестцовое сплетение? 67. Что иннервируют короткие ветви поясничного и крестцового сплетения? 68. Область иннервации бедренного нерва? 69. Седалищный нерв, его ветви и области иннервации?

Литература

1. *Блинов С. М.* Очерки о нейроглии / Блинов С. М. – Ташкент: Медицина, 1983. – 131 с.
2. *Варганян И. А.* Физиология сенсорных систем: Руководство / Варганян И. А. – СПб.: Наука, 1999. – 324 с.
3. *Воронова Н. В.* Анатомия центральной нервной системы: Учебное пособие для студентов вузов / Воронова Н. В., Климова Н. М., Менджерицкий А. М. – М. : Аспект Пресс, 2006. – 128 с.
4. *Глазачев О. С.* Автономная нервная система. Принцип строения. Функция. Методы исследования / Глазачев О. С. – М. : Медицина, 1995. – 469 с.
5. *Ильинский О. Б.* Физиология сенсорных систем / Ильинский О. Б. – Л. : Наука, 1975. – 559 с.

6. *Курепина М. М.* Анатомия человека / М. М. Курепина, Г. Г. Воккен – М.: Просвещение, 1971. – 351 с.
7. *Куффлер С.* От нейрона к мозгу / С. Куффлер, Дж. Николс – М.: Мир, 1979. – 439 с.
8. Международная анатомическая номенклатура / [авт.-уклад. Михайлова С. С.]. – М.: Медицина, 1980. – 240 с.
9. Міжнародна анатомічна номенклатура / [авт.-уклад. Бобрика І. І., Ковешнікова В. Г.]. – Київ: Здоров'я, 2001. – 328с.
10. *Немчек С.* Введение в нейробиологию / Немчек С. – Прага: Авиценум, 1978. – 413 с.
11. *Ноздрачов А. Д.* Физиология вегетативной нервной системы / Ноздрачов А. Д. – Л.: Наука, 1981. – 750 с.
12. *Ноздрачов А. Д.* Периферическая нервная система / А. Д. Ноздрачов, Е. И. Чумасов. – СПб: Медицина, 1999. – 281 с.
13. *Очкуренко О. М.* Анатомія людини / О. М. Очкуренко, О. В. Федотов. – К.: Вища школа, 1992. – 333 с.
14. *Первушин В. Ю.* Проводящие пути центральной нервной системы / Первушин В. Ю. – Ставрополь, 1984. – 56 с.
15. *Ройтбак А. И.* Глия и ее роль в нервной деятельности / Ройтбак А. И. – СПб.: Наука, 1993. – 351 с.
16. *Саркисов С. А.* Очерки по структуре и функции мозга / Саркисов С. А. – М.: Медицина, 1964. – 299 с.
17. *Свиридов А. И.* Анатомия человека / Свиридов А. И. – Киев: Вища школа, 1976. – 376 с.

18. *Синельников Р. Д.* Атлас анатомии человека. Т.3. / Синельников Р. Д. – М.: Медицина, 1983. – 399 с.

19. *Хомутов А. Е.* Анатомия центральной нервной системы / А. Е. Хомутов, С. Н. Кульба. – Ростов/нД: Феникс, 2005. – 352 с.

РАЗДЕЛ 2.**• ОНТОГЕНЕЗ
ЦНС**

Онтогенез – это история изменений морфологических и функциональных свойств организма от стадии оплодотворенной яйцеклетки до смерти.

Онтогенез, или индивидуальное развитие организма, делится на два периода: пренатальный (внутриутробный) и постнатальный (после рождения). Первый продолжается от момента зачатия и формирования зиготы до рождения; второй – от момента рождения и до смерти; в нем выделяют такие этапы: детство, взрослое состояние и старение. Таким образом, нервная система проходит длительный путь развития, являясь самой сложной системой, созданной эволюцией.

В развитии ЦНС отражен общий биологический закон – филогенетически более старые части мозга развиваются раньше, чем молодые.

Т.о. физиологически более молодые отделы головного мозга у новорожденных развиты слабее и с возрастом относительно увеличиваются, а более старые наоборот, с возрастом уменьшаются.

ПРЕНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ОНТОГЕНЕЗА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

В онтогенезе нервная система повторяет этапы филогенеза. Пренатальный период онтогенеза подразделяется на три периода: начальный, зародышевый и плодный.

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

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

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

Пренатальный период онтогенеза начинается с момента слияния мужских и женских половых клеток и образования зиготы. Зигота последовательно делится, образуя шаровидную бластулу. На стадии бластулы идет дальнейшее дробление и образование первичной полости – бластоцель.

Затем начинается процесс гаструляции, в результате которого происходит перемещение клеток различными способами в бластоцель, с образованием двухслойного зародыша. Наружный слой клеток называется эктодерма, внутренний – энтодерма. Внутри образуется полость первичной кишки – гастроцель, это стадия гаструлы. На стадии нейрулы образуются нервная трубка, хорда, сомиты и другие эмбриональные зачатки. Зачаток нервной системы начинает развиваться еще в конце стадии гаструлы. Клеточный материал эктодермы, расположенный на дорсальной поверхности зародыша, утолщается, образуя медуллярную пластинку. Эта пластинка ограничивается с боков медуллярными валиками. Дробление клеток медуллярной пластинки (медуллобластов) и медуллярных валиков приводит к изгибанию пластинки в желоб, а затем к смыканию краев желоба и образованию медуллярной трубки. При соединении медуллярных валиков образуется ганглиозная пластина, которая затем делится на ганглиозные валики (рис.52).

Вначале из клеток эктодермального зародышевого листка образуется мозговая, или медуллярная, пластинка, края которой в результате неравномерного размножения ее клеток сближаются, затем смыкаются – образуется медуллярная трубка. В дальнейшем из задней ее части, отстающей в росте, образуется спинной мозг, из передней, развивающейся более интенсивно, – головной мозг. Канал медуллярной трубки превращается в центральный канал спинного мозга и желудочки головного мозга.

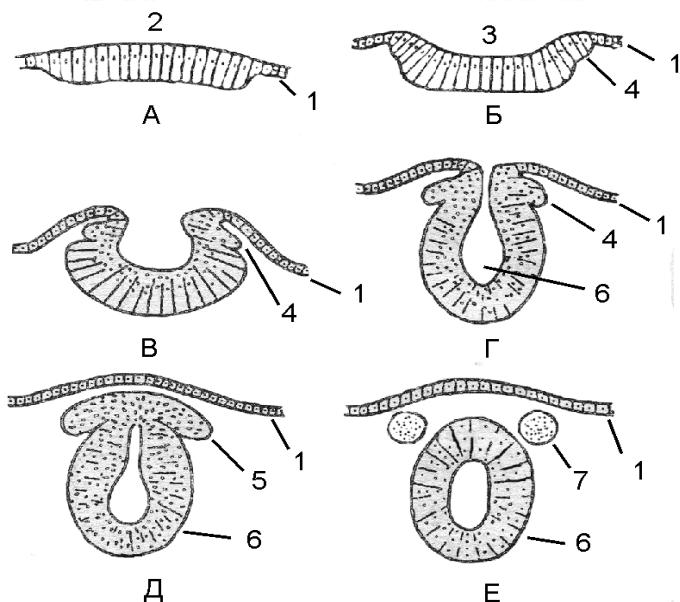


Рис. 52. Формирование первичной нервной трубки:

А – стадия медулярной пластинки; Б, В – стадия медулярной бороздки; Г, Д, Е – стадия мозговой трубки; 1 – кожный листок эктодермы; 2 – нейроэктодерма; 3 – медулярная бороздка; 4 – медулярные валики; 5 – ганглиозная пластинка; 6 – мозговая трубка; 7 – ганглиозные валики.

Вследствие развития передней части медулярной трубки образуются мозговые пузыри: вначале появляются два пузыря, затем задний пузырь делится еще на два. Образовавшиеся три пузыря дают начало переднему (prosencephalon), среднему (mesencephalon) и ромбовидному (rhombencephalon)

мозгу. Впоследствии из переднего пузыря развиваются два пузыря, дающие начало конечному мозгу (telencephalon) и промежуточному (diencephalon). А задний пузырь (rhombencephalon) делится на два пузыря, из которых образуется задний мозг (metencephalon) и продолговатый, или добавочный, мозг (medulla oblongata, myelencephalon) (рис. 53). Таким образом, в результате деления медуллярной трубки и образования пяти мозговых пузырей с последующим их развитием формируются следующие отделы нервной системы: передний мозг, состоящий из конечного и промежуточного мозга, и ствол мозга, включающий в себя ромбовидный и средний мозг.

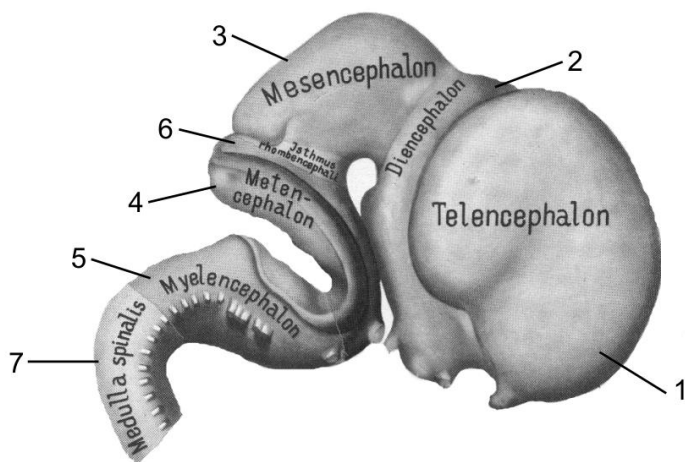


Рис. 53. Головной мозг эмбриона:

1 – конечный мозг; 2 – промежуточный мозг; 3 – средний мозг; 4 – задний мозг; 5 – продолговатый мозг; 6 – перешеек ромбовидного мозга; 7 – спинной мозг.

Конечный, или большой, мозг представлен двумя полушариями (кора большого мозга, белое вещество, обонятельный мозг, базальные ядра). К промежуточному мозгу относят эпиталамус, передний и задний таламус, метаталамус, гипоталамус. Ромбовидный мозг состоит из продолговатого мозга и заднего, включающего в себя мост и мозжечок, средний мозг – из ножек мозга, покрышки и крышки среднего мозга. Из недифференцированной части медуллярной трубки развивается спинной мозг (*medulla spinalis*). Полость конечного мозга образуют боковые желудочки, промежуточного мозга – третий желудочек, среднего мозга – водопровод среднего мозга (сильвиев водопровод), ромбовидного мозга – четвертый желудочек и спинного мозга – центральный канал.

В дальнейшем идет быстрое развитие конечного мозга, который начинает делиться продольной щелью большого мозга на два полушария. Затем на поверхности каждого из них появляются борозды, определяющие будущие доли и извилины. На 4-м месяце развития плода человека появляется поперечная щель большого мозга, на 6-м – центральная борозда и другие главные борозды, в последующие месяцы – второстепенные и после рождения – самые мелкие борозды.

В процессе развития нервной системы важную роль играет миелинизация нервных волокон. Следы миелина обнаруживаются в нервных волокнах задних и передних корешков уже на 4-м месяце внутриутробной жизни плода. К концу 4-го месяца миелин выявляется в нервных волокнах, составляющих восходящие, или афферентные

(чувствительные), системы боковых канатиков, тогда как в волокнах нисходящих; или эфферентных (двигательных), систем миелин обнаруживается на 6-м месяце. Приблизительно в это же время наступает миелинизация нервных волокон задних канатиков. Миелинизация нервных волокон корково-спинномозговых (пирамидных) путей начинается на последнем месяце внутриутробной жизни и продолжается в течение года после рождения. Это свидетельствует о том, что процесс миелинизации нервных волокон распространяется вначале на филогенетически более древние, а затем — на более молодые структуры. От последовательности миелинизации определенных нервных структур зависит очередность формирования их функций. Этим объясняется позднее созревание пирамидной системы и постепенное начало проявления ее функции в первые два года жизни ребенка. В это время бурно развиваются нервные элементы коры большого мозга, где происходит не только миелинизация нервных волокон, но и функциональная дифференциация клеточных элементов и их постепенное созревание, которое длится в течение первого десятилетия.

ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ОНТОГЕНЕЗА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Масса головного мозга новорожденного относительно велика: 340 – 400 г (у мальчиков на 15 – 20 г больше), что составляет $1/8$ – $1/9$ массы тела, тогда как у взрослого человека масса мозга составляет $1/40$ массы его тела. По массе головной

мозг – наиболее развитый орган, но это не характеризует его функциональных возможностей.

Увеличение массы мозга происходит интенсивно до 7-летнего возраста. Мозг достигает максимальной массы к 20–30-летнему возрасту. Масса мозга от периода рождения до взрослого увеличивается приблизительно в 4 раза, тогда как масса тела – в 20 раз.

В первые 1–2 года жизни головной мозг растет быстрее спинного, в дальнейшем спинной мозг растет быстрее головного.

РОСТ И РАЗВИТИЕ СПИННОГО МОЗГА

Морфологическое развитие спинного мозга.

Спинной мозг развивается из нервной трубки раньше, чем другие отделы нервной системы. Когда у эмбриона головной мозг находится на стадии мозговых пузырей, спинной мозг достигает уже значительных размеров. На ранних стадиях развития плода спинной мозг заполняет всю полость позвоночного канала. Затем позвоночный столб обгоняет в росте спинной мозг и к моменту рождения он заканчивается на уровне 3 поясничного позвонка.

Клеточная структура спинного мозга у плода в 6–7 месяцев имеет большое количество не развитых клеток, различных по форму и расположению. Ко времени рождения нервные клетки мелкие, но хорошо развиты. Увеличение размеров нервных клеток наблюдается у детей в школьном возрасте.

В эмбриональном периоде появляются шейное и поясничное утолщение спинного мозга. При чем шейное утолщение развивается быстрее

поясничного, что связано с более ранним развитием верхних конечностей.

К моменту рождения масса спинного мозга равна 3–4 гр. и к 20 годам она увеличивается в 8 раз. Поэтому к периоду окончания роста масса спинного мозга равна 30 гр.

Длина спинного мозга у новорожденного равна 14–16 см, к 10 годам она удваивается и к 20 годам достигает 43–45 см.

В толщину спинной мозг растет медленно.

На поперечном срезе спинного мозга маленьких детей отмечается преобладание передних рогов над задними.

К моменту рождения наиболее развитым оказывается спинной мозг. Его масса у новорожденного равна 3–4 г (0,1% массы тела), к 6 месяцам она удваивается, к 11 – увеличивается в 3 раза. К 3 годам становится в 4 раза больше, чем у новорожденного, а к 6 годам – в 5 раз. К 20 годам масса мозга уже в 8 раз больше, чем у новорожденного, и становится такой, как у взрослого. В среднем считают, что к периоду окончания роста масса спинного мозга равна 30 г (0,4% массы тела взрослого).

Спинной мозг у новорожденного относительно длиннее, чем у взрослого. Его длина равна 14–16 см, что составляет 30% длины тела. У взрослого длина спинного мозга равна 43–45 см и составляет 25–26% длины тела.

Спинной мозг у плода на ранних стадиях развития заполняет всю полость позвоночного канала. В дальнейшем позвоночник растет быстрее,

чем спинной мозг, и последний не заполняет весь канал.

Спинной мозг новорожденного заканчивается на уровне нижнего края 2-го или 3-го поясничного позвонка. К концу первого года жизни он занимает такое же положение, как и у взрослых,— находится на уровне 1–2-го поясничного позвонка. При этом рост отдельных сегментов спинного мозга идет неравномерно, сильнее всего он выражен в грудном отделе, слабее в крестцовом и поясничном отделах.

Спинно-мозговые узлы на ранних стадиях эмбрионального развития располагаются довольно глубоко в канале позвоночника. Затем, перемещаясь, они выходят из позвоночного канала через межпозвоночные отверстия. В связи с несоответствием длины спинного мозга и позвоночника изменяется направление передних и задних корешков – из горизонтального в нисходящее.

Еще в эмбриональном периоде развития изменяется форма спинного мозга – появляются шейное и поясничное утолщения, формирование которых у плода связано с развитием конечностей. Шейное утолщение развивается быстрее поясничного, что связывают с более ранним развитием верхних конечностей. У новорожденного эти утолщения хорошо выражены и наибольшего развития достигают в течение первых лет жизни.

Считают, что наиболее медленно спинной мозг растет в толщину. К 12 годам его толщина удваивается и в дальнейшем почти не изменяется. Диаметр канала спинного мозга у новорожденных относительно больше, чем у детей старшего возраста и у взрослых.

Спинно-мозговой жидкости у новорожденного мало, и обычно находится она под небольшим давлением. Спинно-мозговая жидкость окрашена в желтоватый или желтовато-зеленый цвет, что зависит от присутствия красящего вещества желчи, адсорбированного коллоидами белка.

Клеточная структура спинного мозга у 6–7-месячного плода имеет большое количество ещё не развитых клеток, которые различны по форме и расположению: ядро располагается не в центре клетки, а смещено к периферии, вследствие чего оно окружено цитоплазмой неравномерно.

В задних рогах спинного мозга во все периоды развития плода располагаются нервные клетки, более мелкие и разнообразные по форме, чем в передних рогах. Фибриллярная структура в нервных клетках передних рогов обнаруживается позже, чем в других отделах.

Ко времени рождения все нервные и глиальные клетки спинного мозга хорошо развиты и по структуре не отличаются от клеток у детей дошкольного возраста. У детей старшего возраста они становятся крупнее.

Развитие рефлекторной функции спинного мозга. Рост спинного мозга в длину и толщину, развитие клеточных структур обеспечивают формирование его проводящих путей и рефлекторной функции.

Становление рефлекторной функции центральной нервной системы начинается уже в период внутриутробного развития. Б. Н. Клосовским было показано, что на развитие рефлекторной функции влияют раздражения, которым подвергается

плод. Так, движение плода и сокращение сердца в период его свободного плавания в околоплодной жидкости воспринимаются рецепторами вестибулярного аппарата и передаются к соответствующим центрам, что способствует миелинизации волокон и развитию соответствующих структур центральной нервной системы.

Во время движения плода раздражаются рецепторы мышц, сухожилий и суставов, что влияет на созревание проводящих систем. Раздражение кожи о стенки околоплодных оболочек способствует развитию кожных рецепторов и миелинизации задних корешков. Это приводит к тому, что ко времени рождения ребенка его спинной мозг оказывается наиболее развитым в морфологическом и функциональном отношении.

Формирование рефлекторных функций находится в полном соответствии с морфологическим развитием нервной системы. Показано, что сначала созревают рефлекторные дуги спинно-мозговых рефлексов, вследствие чего у плода первые двигательные реакции связаны с деятельностью спинного мозга.

Рядом исследователей установлены определенные стадии развития рефлекторной деятельности плода: стадия локальных ответов отдельных частей тела, стадия обобщенных (генерализованных) ответных реакций, которая переходит в стадию специализированных рефлекторных актов.

Стадия отдельных локальных движений свойственна 2–3-месячному плоду, у которого возникают самостоятельно отдельные ограниченные

движения и простые рефлекторные реакции в ответ на механическое и электрическое раздражение поверхности тела, например: открывание рта, движение рук и др.

Стадия генерализованных ответов появляется у 3–4-месячного плода. Его рефлекторные реакции становятся диффузными, асимметричными, не координированными; например, в ответ на раздражение голова наклоняется и поднимается, поворачивается из стороны в сторону, руки сгибаются, разгибаются, отводятся в стороны.

Стадия специализированных рефлекторных актов наблюдается у 4–5-месячного плода и старше. Постепенно исчезает диффузность ответных реакций и появляется тенденция к их ограничению в области раздражителя. Развиваются специализированные ответные реакции.

Хорошо изучено развитие многих безусловных рефлексов у плода и ребенка первых лет жизни.

Хватательный рефлекс. Формирование структур, участвующих в его осуществлении, происходит у плода в 9–11-недельном возрасте: развиваются рецепторы кожи, чувствующие волокна руки, устанавливается связь мотонейронов с мышцами. В шейных сегментах спинного мозга происходит интенсивное созревание двигательных центров. У 10-недельного зародыша хватательный рефлекс проявляется в виде изолированного сгибания пальцев. К 11-й неделе эта реакция сопровождается сгибанием запястья и предплечья. У 13–15-недельного плода при раздражении ладони возникает двигательное сгибание пальцев, которое рассматривается как первое проявление

хватательного рефлекса. До 22-недельного возраста этот рефлекс проявляется в виде локального сгибания раздражаемой руки. Позже он становится сложной рефлекторной реакцией, сопровождающейся изменением состояния мышц другой руки и туловища. В этот период сгибание пальцев настолько сильное, что при попытке убрать раздражающий ладонь предмет плод удерживает его и рука вытягивается. У новорожденного хватательный рефлекс хорошо развит. Вследствие преобладания тонуса мышц-сгибателей пальцы новорожденного сжаты в кулачки. Если прикоснуться пальцем к средним фалангам сжатых в кулачки пальцев ребенка, кулачки раскрываются и пальцы разгибаются. Затем ребенок схватывает раздражающий палец, при этом раздражаются ладони, вследствие чего схватывание усиливается.

Рефлекс Бабинского. При штриховом раздражении подошвы происходит тыльное сгибание большого пальца ноги и подошвенное сгибание остальных пальцев. У 2-месячного плода при раздражении подошвы наблюдают сгибание и через 2–3 мин разгибание пальцев, часто и всей стопы. У новорожденных детей этот рефлекс хорошо выражен в течение полугода, а затем исчезает. Наличие рефлекса Бабинского в более старшем возрасте и у взрослых считают показателем незрелости или нарушения функций пирамидных путей и полосатых тел.

Подошвенный рефлекс формируется после рождения. У грудного ребенка реакции на штриховое раздражение подошвы непостоянны и изменчивы. Сначала возникают разнообразные движения в ответ

на раздражение подошвы, затем появляется тыльное сгибание стопы, а позже – подошвенное сгибание, которое к 3 годам остается единственной реакцией на раздражение подошвы.

*Сухожильные рефлекс*ы – коленный, ахиллов – всегда имеются у детей первого года жизни. Формирование их морфологической основы отмечено у плодов 5–6 лунных месяцев, у которых обнаружены рецепторы мышц и сухожилий.

Коленный рефлекс у детей раннего грудного возраста сопровождается сокращением приводящих мышц другой ноги, вследствие чего нога поворачивается внутрь. Эту реакцию называют перекрестным рефлексом приводящих мышц. Считают, что коленный рефлекс исчезает после 7-месячного возраста, так как затормаживается развивающимися вышерасположенными центрами. Затем он появляется и сохраняется у взрослых.

Ахиллов рефлекс трудно выявляется и, как правило, может быть вызван на первом месяце жизни у некоторых грудных детей, а после 7–8 месяцев у большинства обследованных детей.

Об определенной готовности центральной нервной системы новорожденного к выполнению рефлекторных двигательных реакций, осуществляющихся с участием спинного мозга, говорит тот факт, что у новорожденных можно вызвать рефлекс шагания, плавательного движения, ползания и др. Так, у многих новорожденных при прикосновении ногами к крышке стола наблюдаются полностью координированные рефлекс шагания, при которых положение одной ноги зависит от другой. Ребенок в руках экспериментатора

продвигается настоящими шагами вперед. Новорожденный нередко делает перекрестные шаги. В возрасте от 9–14 дней правильные шагающие движения наблюдаются у 35 детей из 100.

Этот рефлекторный двигательный ритм имеет место у грудных детей раннего возраста и не связан с временем начала ходьбы. Он исчезает у большинства детей в 4–5 месяцев, а настоящая ходьба начинается в 9–10 месяцев.

Поддерживая ребенка в горизонтальном положении, его можно заставить «ходить» вверх и вниз по стене и в горизонтальной плоскости. Новорожденный может совершать «восхождение» по лестнице, «спускаться» с нее (спуск осуществляется менее координированно). Осуществление «акта ходьбы» в любой плоскости говорит об отсутствии участия в этой реакции вестибулярного аппарата. Все эти рефлексы тормозятся с последующим созреванием головного мозга.

Кожно-сегментарные рефлексы проявляются у плода и хорошо выражены у новорожденных и грудных детей. У 10-недельного зародыша самой чувствительной зоной является ладонная поверхность руки, при раздражении которой возникают различные проявления хватательного рефлекса.

У новорожденных и грудных детей в ответ на болевое раздражение кожи можно наблюдать кожно-оборонительные рефлексы, точно соответствующие месту приложения раздражителя. При раздражении кожи лица возникает поворот головы в сторону раздражителя или ее движения в обе стороны. Если раздражается кожа лица зажимом, то последний

может быть схвачен рукой. При раздражении носа новорожденного иглой его пальцы через 2–4 сек касаются руки экспериментатора. Кожно-сегментарные рефлексы можно вызвать действием и температурных раздражителей.

Кожные рефлексы почесывания вызываются болевыми, тактильными, температурными и другими раздражителями. Почесывание ногтями и кончиками пальцев хорошо выражено только к полутора годам жизни ребенка.

Отмечено, что у детей тонкость различения раздражаемого пространства кожи лучше, чем у взрослых. Это связывают с ростом кожной поверхности без соответствующего увеличения числа нервных волокон.

РОСТ И РАЗВИТИЕ ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА И МОСТА

Морфологическое развитие продолговатого мозга и моста. Продолговатый мозг к моменту рождения вполне развит и созрел в функциональном отношении. Его масса вместе с мостом у новорожденного равна 8 г, что составляет 2% массы головного мозга (у взрослого эта величина около 1,6%). Он занимает более горизонтальное, чем у взрослых, положение и отличается степенью миелинизации ядер и путей, размерами клеток, и их расположением.

По мере развития плода размеры нервных клеток продолговатого мозга увеличиваются, а размеры ядра с ростом клетки относительно уменьшаются. Количество клеток на единицу площади уменьшается, и происходит их

дифференциация. Нервные клетки новорожденного имеют длинные отростки, в их цитоплазме содержится тигроидное вещество. Пигментация клеток усиленно проявляется с 3–4-летнего возраста и увеличивается вплоть до периода полового созревания.

Ядра продолговатого мозга формируются рано. С их развитием связано становление в онтогенезе регуляторных механизмов дыхания, сердечнососудистой системы, пищеварительной и др. Ядра блуждающего нерва выявляются со 2-го месяца внутриутробного развития. К этому времени у новорожденного хорошо выражена ретикулярная формация, структура ее близка к строению взрослого.

К полутора годам жизни ребенка увеличивается количество клеток центра блуждающего нерва и хорошо дифференцированы клетки продолговатого мозга. Значительно увеличивается длина отростков нейронов. К 7 годам жизни ядра блуждающего нерва сформированы так же, как и у взрослого.

Мост у новорожденного расположен выше по сравнению с его положением у взрослого, а к 5 годам располагается на том же уровне, как и у взрослого. Развитие моста связано с формированием мозжечка и установлением связей мозжечка с другими отделами центральной нервной системы. Внутреннее строение моста у ребенка не имеет отличительных особенностей по сравнению со строением его у взрослого человека. Ядра расположенных в нем нервов к периоду рождения сформированы.

Функциональное развитие продолговатого мозга и моста. С развитием структур продолговатого мозга и моста связано становление регулируемых ими функций, особенно дыхания, сердечно-сосудистой системы, пищеварительной и др.

Дыхательные движения у человеческого плода появляются на 5–6-м месяце внутриутробного развития и сопровождаются движениями мышц конечностей.

У 16–20-недельных плодов имеют место единичные спонтанные вдохи с приподниманием грудной клетки и рук. В возрасте 21–22 недель появляются небольшие периоды непрерывных дыхательных движений, которые чередуются с глубокими судорожными вдохами. Постепенно время равномерного регулярного дыхания увеличивается до 2–3 ч. У плода 28–33 недель дыхание становится более равномерным, лишь иногда сменяется единичными, более глубокими вдохами и паузами.

Изучение развития дыхательного центра показало, что к 16–17 неделям формируется центр вдоха продолговатого мозга, который является структурной основой осуществления первых единичных вдохов. К этому периоду созревают ядра ретикулярной формации продолговатого мозга и пути от продолговатого мозга к дыхательным мотонейронам спинного. К 21–22 неделям развития человеческого плода формируются структуры центра выдоха продолговатого мозга, а затем дыхательного центра моста, обеспечивающего ритмическую смену вдоха и выдоха.

У плода и новорожденного можно отметить рефлекторные влияния на дыхание. Во время сна в

первые дни жизни ребенка можно наблюдать остановку дыхания в ответ на звуковое раздражение. Остановка сменяется несколькими поверхностными дыхательными движениями, и затем дыхание восстанавливается. У новорожденного хорошо развиты защитные дыхательные рефлексы – чихание, кашель, рефлекс Кречмера, который выражается в остановке дыхания при резком запахе.

Влияние вегетативной нервной системы на сердце формируется довольно поздно, причем симпатическая регуляция включается раньше, чем парасимпатическая. К моменту рождения заканчивается формирование блуждающего и симпатического нервов, а созревание сердечно-сосудистых центров продолжается после рождения.

К моменту рождения наиболее зрелыми являются пищевые безусловные рефлексы: сосательный, глотательный и др. Прикосновение к губам может вызвать сосательные движения без возбуждения вкусовых рецепторов.

Начало проявления *сосательного рефлекса* отмечено у плода в возрасте 16,5 недель. При раздражении его губ наблюдается закрывание и открывание рта. К 21–22-й неделе развития плода сосательный рефлекс полностью сформирован и возникает при раздражении всей поверхности лица и кисти рук.

В основе формирования сосательного рефлекса лежит развитие структур продолговатого мозга и моста. Отмечено раннее созревание ядер и путей тройничного, отводящего, лицевого и других нервов, с которыми связано осуществление сосательных движений, поворот головы, поиск

раздражителя и др. Раньше других закладывается ядро лицевого нерва (у 4-недельного эмбриона). В возрасте 14 недель в нем ясно выделены отдельные группы клеток, появляются волокна, связывающие ядро лицевого нерва с ядром тройничного. Волокна лицевого нерва уже подходят к мышцам области рта. В 16 недель количество волокон и связей этих центров увеличивается, начинается миелинизация периферических волокон лицевого нерва.

С развитием продолговатого мозга и моста связаны некоторые позно-тонические и вестибулярные рефлексy. Установлено, что рефлекторные дуги этих рефлексов формируются задолго до рождения. Так, у 7-недельного зародыша уже дифференцируются клетки вестибулярного аппарата, а на 12-й неделе к ним подходят нервные волокна. На 20-й неделе развития плода миелинизируются волокна, несущие возбуждение от вестибулярных ядер к мотонейронам спинного мозга. В это же время формируются связи между клетками вестибулярных ядер и клетками ядер глазодвигательного нерва.

Среди рефлексов положения тела у новорожденного хорошо выражен в первый месяц жизни тонический шейный рефлекс на конечности, который заключается в том, что при повороте головы одноименная рука и нога противоположной стороны сгибаются, а на той стороне, в которую повернута голова, конечности разгибаются. Этот рефлекс постепенно исчезает к концу первого года жизни.

РОСТ И РАЗВИТИЕ МОЗЖЕЧКА

Морфологическое развитие мозжечка.

Мозжечок развивается из 4-го мозгового пузыря. В эмбриональном периоде развития сначала формируется червь, как наиболее древняя часть мозжечка, а затем – его полушария. У новорожденного червь мозжечка оказывается более развитым, чем полушария. На 4–5-м месяце внутриутробного развития разрастаются поверхностные отделы мозжечка, образуются борозды и извилины.

Масса мозжечка у новорожденного составляет 20,5–23 г, в 3 месяца она удваивается, а у 6-месячного ребенка равна 62–65 г.

Наиболее интенсивно мозжечок растет в первый год жизни, особенно с 5-го по 11-й месяц, когда ребенок учится сидеть и ходить. У годовалого ребенка масса мозжечка увеличивается в 4 раза и в среднем составляет 84–95 г. После этого наступает период медленного роста мозжечка, к 3 годам размеры мозжечка приближаются к его размерам у взрослого. К 6 годам его масса достигает нижней границы массы мозжечка у взрослого. У 15-летнего ребенка масса мозжечка – 149 г. Интенсивное развитие мозжечка происходит и в период полового созревания.

Серое и белое вещество мозжечка развивается неодинаково. У ребенка рост серого вещества осуществляется относительно медленнее, чем белого. Так, от периода новорожденности до 7 лет количество серого вещества увеличивается приблизительно в 2 раза, а белого – почти в 5 раз. Миелинизация волокон мозжечка осуществляется

приблизительно к 6 месяцам жизни, последними миелинизируются волокна коры мозжечка.

Из ядер мозжечка раньше других формируется зубчатое ядро. Начиная от периода внутриутробного развития и до первых лет жизни детей ядерные образования выражены лучше, чем нервные волокна. У детей школьного возраста, так же как и у взрослых, белое вещество преобладает над ядерными образованиями.

Клеточное строение коры мозжечка у новорожденного значительно отличается от взрослого. Ее клетки во всех слоях отличаются по форме, размерам и количеству отростков. У новорожденного еще не полностью сформированы клетки Пуркинье, в них не развито нислевское вещество, ядро почти полностью занимает клетку, ядрышко имеет неправильную форму, дендриты клеток слаборазвиты. Формирование этих клеток идет бурно после рождения и заканчивается к 3–5 неделям жизни. Клетки внутреннего зернистого слоя развиваются раньше клеток Пуркинье. Клеточные слои коры мозжечка у новорожденного значительно тоньше, чем у взрослого. К концу 2-го года жизни их размеры достигают нижней границы величины у взрослого. Полное формирование клеточных структур мозжечка осуществляется к 7–8 годам.

В период новорожденности и первых дней жизни разрушение клеток мозжечка существенно не отражается на регулируемых им функциях. Завершение развития ножек мозжечка, установление их связей с другими отделами центральной нервной системы осуществляется в период от 1 до 7 лет жизни ребенка.

Становление рефлекторной функции мозжечка связано с формированием продолговатого, среднего и промежуточного мозга.

РОСТ И РАЗВИТИЕ СРЕДНЕГО МОЗГА

Морфологическое развитие среднего мозга.

Рост и функциональное развитие среднего мозга связаны с развитием других отделов мозгового ствола и формированием его путей к мозжечку и коре больших полушарий головного мозга.

У новорожденного масса среднего мозга составляет 2,5 г. Его форма и строение почти не отличаются от среднего мозга взрослого. Ядро глазодвигательного нерва хорошо развито, его волокна миелинизированы. Хорошо развито красное ядро, его связи с другими отделами мозга формируются раньше, чем пирамидная система. Крупноклеточная часть красного ядра, обеспечивающая передачу импульсов из мозжечка к мотонейронам спинного мозга, развивается раньше, чем мелкоклеточная, через которую передается возбуждение от мозжечка к подкорковым образованиям мозга и к коре больших полушарий. Об этом говорит тот факт, что у новорожденного пирамидные волокна миелинизированы, а пути, идущие к коре, еще нет. Они начинают миелинизироваться с 4-го месяца жизни.

Пигментация красного ядра начинается с 2-летнего возраста и заканчивается к 4 годам.

У новорожденного черная субстанция представляет собой хорошо выраженное образование, клетки которого дифференцированы и их отростки миелинизированы. Миелинизированы и волокна,

связывающие черную субстанцию с красным ядром. Но значительная часть клеток черной субстанции не имеет характерного пигмента (меланина), который появляется с 6 месяцев жизни и максимального развития достигает к 16 годам. Развитие пигментации находится в прямой связи с совершенствованием функций черной субстанции.

Функциональное развитие среднего мозга. Ряд рефлексов, осуществляющихся с участием среднего мозга, формируется в период внутриутробного развития. Уже на ранних этапах эмбрионального развития отмечены тонические и лабиринтные рефлексы, оборонительные и другие двигательные реакции в ответ на различные раздражения.

За 2–3 месяца до рождения у плода наблюдаются двигательные реакции в ответ на звуковые, температурные, вибрационные и другие раздражения. На резкие звуковые раздражения плод отвечает возникновением двигательной активности. Но повторение одного и того же звука приводит к уменьшению и прекращению ответной двигательной реакции,

В первые дни жизни ребенка появляется *рефлекс Моро*, который выражается в том, что в ответ на громкий внезапный звук у ребенка разгибаются руки в стороны под прямым углом к туловищу, разгибаются пальцы и туловище. Этот рефлекс исчезает к 4-му месяцу жизни ребенка. Он сохраняется у умственно отсталых детей, и его считают связанным с незрелостью мозга.

Рефлекс Моро сменяется противоположной реакцией. Она характеризуется тем, что при таком же резком раздражении у ребенка возникает общая

двигательная реакция с преобладанием сгибательных движений. Она нередко сопровождается движением головы и глаз, изменением дыхания или задержкой сосательного рефлекса. Эта реакция названа реакцией испуга или вздрагивания и рассматривается как первое проявление ориентировочного рефлекса. При повторных раздражениях этот рефлекс исчезает. С возрастом ответ на раздражение становится менее обобщенным, со 2-й недели жизни появляется сосредоточение на звуке, а на 3-м месяце возникает типичная ориентировочная реакция, выражающаяся в повороте головы в сторону раздражителя. Начальные стадии этой реакции связаны с ранним формированием рецепторов внутреннего уха, проводящих путей и четверохолмий, ее совершенствование – с развитием коленчатых тел и коркового отдела слухового анализатора.

Ко времени рождения у плода хорошо развиты структуры, лежащие в основе рефлексов, возникающих в ответ на зрительные раздражения. Первоначальной формой ответных реакций являются защитные рефлексы. У новорожденных детей прикосновение к ресницам, векам, конъюнктиве, роговице или дуновение вызывает тотчас же смыкание век. Зона этого рефлекса у новорожденного шире – у него закрываются глаза и при прикосновении к кончику носа и лбу.

При освещении спящего ребенка веки его смыкаются сильнее. Рефлекторное мигание (ответ на быстрое приближение предмета к глазам) появляется к 1,5–2 месяцам жизни.

У новорожденного хорошо развит *зрачковый рефлекс*. Зрачковые рефлексы имеются даже у недоношенных младенцев. Расширение зрачков на звуковые и кожные раздражители появляется позже – с 10-й недели жизни ребенка. В 7–9-месячном возрасте эта реакция на кожные раздражители наблюдается у 64% обследованных детей. Зрачковый рефлекс на кожные раздражители отмечен у 20% 2-месячных младенцев, а у 6-месячных – в 87% случаев. Некоторые исследователи при сильном раздражении кожи наблюдали эту реакцию у всех обследованных новорожденных.

В течение первого полугодия жизни у большинства детей проявляется тонический рефлекс с глаз на мышцы шеи. Он выражается в том, что в вертикальном положении тела ребенка (не поддерживая голову) при освещении глаз голова быстрым движением откидывается назад, тело при этом впадает в опистотонус (состояние, при котором тело выгибается назад вследствие повышения тонуса мышц-разгибателей). Реакция сохраняется до тех пор, пока глаза освещены. Этот рефлекс особенно хорошо выражен у новорожденных детей.

Лабиринтный, или *установочный рефлекс*, вследствие которого правильное положение в пространстве занимает сначала голова, а затем все тело, у новорожденных отсутствует. Этот рефлекс связан с формированием вестибулярного аппарата и красных ядер. У новорожденных он выявляется в единичных случаях при наклонном положении тела вниз головой. Этот рефлекс хорошо выражен с 2–5 месяцев жизни ребенка.

Лабиринтные рефлексy, возникающие при вращении (отклонении головы и глазных яблок в сторону, противоположную вращению), по данным большинства исследователей, имеют место сразу после рождения, они хорошо выражены с 7-го дня жизни ребенка. С первых дней жизни наблюдается и лифтная реакция, которая у ребенка выражается в поднимании рук вверх при быстром опускании тела (движение «падения»).

Рефлексy положения тела в пространстве, зависящие от правильного распределения тонуса мышц и суставов, статические, установочные и выпрямительные рефлексy формируются после рождения, хотя рецепторы, при раздражении которых они возникают, в основном сформированы (зрительные, кожные, проприорецепторы мышц и суставов; рецепторы внутреннего уха и др.).

Их формирование связано с дальнейшим развитием головного мозга и коры больших полушарий. При этом происходит смена простейших рефлекторных актов на более сложные. Так, врожденные предварительные локомоторные акты исчезают в 4–5 месяцев жизни ребенка. Первым исчезает рефлекс с глаз на шею (в 3 месяца), затем вестибулярная реакция на конечности (в 4–5 месяцев). Сокращение приводящих мышц противоположной ноги, сопровождающее коленный рефлекс, угасает к 7 месяцам, перекрестный сгибательный рефлекс ног – в 7–12 месяцев, а ручной и ножной хватательный рефлекс переходит в произвольное хватание к концу первого года жизни. К этому времени почти полностью исчезает рефлекс Бабинского.

В течение первого года жизни ребенок учится переворачиваться на живот, ползать на животе и на четвереньках, сидеть, вставать и к концу года ходить.

На протяжении первого года жизни большие полушария оказывают все большее влияние на деятельность других отделов центральной нервной системы. В связи с этим с 4–5 месяцев проявляются произвольные движения, управляемые корковыми центрами и осуществляющиеся через пирамидные пути. Движения в это время мало заторможены и проявляются сильнее, чем в последующий период. Появляющееся торможение связывают с развитием полосатых тел и коры больших полушарий.

РОСТ И РАЗВИТИЕ ПРОМЕЖУТОЧНОГО МОЗГА И БАЗАЛЬНЫХ ЯДЕР

Морфологическое развитие промежуточного мозга. Отдельные формации промежуточного мозга имеют свои темпы развития

Закладка зрительного бугра осуществляется к 2 месяцам внутриутробного развития. На 3-м месяце разграничивается таламус и гипоталамус. На 4–5-м месяце между ядрами таламуса проявляются светлые прослойки развивающихся нервных волокон. В это время клетки еще слабо дифференцированы. В 6 месяцев становятся хорошо видными клетки ретикулярной формации зрительного бугра (таламус). Другие ядра зрительного бугра начинают формироваться с 6 месяцев внутриутробной жизни, к 9 месяцам они хорошо выражены. С возрастом происходит их дальнейшая дифференциация. Усиленный рост зрительного бугра осуществляется в

4-летнем возрасте, а размеров взрослого он достигает к 13 годам жизни.

В эмбриональном периоде развития закладывается подбугорная область, но в первые месяцы внутриутробного развития ядра гипоталамуса не дифференцированы. Только на 4–5-м месяце происходит накопление клеточных элементов будущих ядер, на 8-м месяце они хорошо выражены.

Ядра гипоталамуса созревают в разное время, в основном к 2–3 годам. К моменту рождения структуры серого бугра еще полностью не дифференцированы, что приводит к несовершенству теплорегуляции у новорожденных и детей первого года жизни. Дифференциация клеточных элементов серого бугра заканчивается позднее всего – к 13–17 годам.

В процессе роста и развития промежуточного мозга уменьшается количество клеток на единицу площади и увеличивается размер отдельных клеток и число проводящих путей.

Отмечают более быстрые темпы формирования гипоталамуса по сравнению с корой больших полушарий. Сроки и темпы развития гипоталамуса близки к срокам и темпам развития ретикулярной формации.

Функциональное развитие промежуточного мозга. О готовности ядер промежуточного мозга к деятельности говорит наличие рефлекторных реакций у новорожденного на тактильные, вкусовые, обонятельные, температурные и болевые раздражения.

Восприятие обонятельных раздражений связано с созреванием обонятельного и тройничного

нервов и соответствующих ядер подбугорной области. Рефлексы на обонятельные и вкусовые раздражения в первые часы после рождения имеют место даже у недоношенных детей. Новорожденные различают приятные и неприятные запахи, довольно тонко определяют вкусовые раздражения.

Действие сладких вкусовых веществ на рецепторы полости рта вызывает у новорожденных лизательные и сосательные движения, а действие горьких, кислых и соленых веществ – сильное слюнотечение, сморщивание лица, рвотные движения.

Эти реакции являются врожденными рефлексамии, так как имеют место до первого кормления новорожденного. Причем кислое воспринимается с меньшим неудовольствием, чем соленое, а горькое – как самое неприятное. Различение вкусовых веществ осуществляется лучше при частичном насыщении, чем натошак или при полном насыщении.

Регуляция температуры тела у новорожденных и детей первого года жизни несовершенна вследствие недостаточного развития структур промежуточного мозга (гипоталамуса).

Развитие базальных ядер. Базальные ядра развиваются интенсивнее, чем зрительные бугры. Бледное ядро (паллидум) миелинизируется раньше полосатого тела (стриатум) и коры больших полушарий. Установлено, что миелинизация в бледном ядре почти полностью заканчивается к 8 месяцам развития плода. В структурах полосатого тела миелинизация начинается у плода, а заканчивается только к 11 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 множественные связи со зрительным бугром, подбугровой областью и черной субстанцией. Связь паллидума со стриатумом развивается позже, часть стриатопаллидарных волокон оказывается миелинизированной на первом месяце жизни, а другая часть – лишь к 5 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 оказывает тормозящее 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 2 месяцам, а поднимать голову лежа на спине ребенок начинает к 2–3 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 различные произвольные движения, но они еще длительное время сопровождаются многообразными дополнительными движениями.

Появление произвольных (таких, как схватывание) и выразительных движений (улыбка, смех) связывают с развитием стриарной 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 движения ребенка становятся менее обобщенными и более координированными. Только к концу дошкольного периода устанавливается определенное равновесие коркового и подкоркового двигательных механизмов.

РАЗВИТИЕ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИИ ГОЛОВНОГО МОЗГА

К моменту рождения конечный мозг является наименее развитым отделом головного мозга. В следствие этого все жизненные процессы у маленьких детей регулируются главным образом подкорковыми центрами.

Морфологическое развитие коры больших полушарий. До 4-го месяца развития плода поверхность больших полушарий гладкая и на ней отмечается лишь вдавливание будущей боковой борозды, которая окончательно формируется только ко времени рождения. Наружный корковый слой растет быстрее внутреннего, что приводит к образованию складок и борозд. К 5 месяцам внутриутробного развития образуются основные

борозды: сначала появляется боковая борозда, после нее формируется центральная, а затем мозолистая, теменно-затылочная и шпорная. По данным некоторых исследований, затылочная и шпорная борозды различаются уже у 3-месячного плода. Вторичные борозды появляются после 6 месяцев. К моменту рождения первичные и вторичные борозды хорошо выражены и кора больших полушарий имеет такой же тип строения, как и у взрослого. Но развитие формы и величины борозд и извилин, формирование мелких новых (третичных) борозд и извилин продолжается и после рождения. К 5-недельному возрасту рисунок коры можно считать завершенным, но полного развития борозды достигают к 6 месяцам.

У детей с возрастом меняется соотношение между поверхностью мозга и его массой (масса мозга растет быстрее, чем поверхность), между скрытой (находящейся внутри борозд и извилин) и свободной (находящейся сверху) поверхностью коры больших полушарий. Поверхность ее у взрослого человека составляет 2200–2600 см², из них 1/3 свободной и 2/3 скрытой. У новорожденного свободная поверхность лобной доли относительно невелика, она увеличивается с возрастом. Наоборот, поверхность височной и затылочной долей сравнительно велика, с возрастом она относительно уменьшается (развитие идет за счет увеличения скрытой поверхности).

К моменту рождения кора больших полушарий имеет такое же количество нервных клеток (14–46 млрд.), как и у взрослого. Но нервные клетки новорожденного незрелы по строению, имеют

простую веретенообразную форму и очень небольшое количество отростков.

Серое вещество коры больших полушарий плохо дифференцировано от белого. Кора больших полушарий относительно значительно тоньше, чем у взрослого; корковые слои слабо дифференцированы, а корковые центры недостаточно сформированы.

После рождения кора больших полушарий развивается быстро. Соотношение серого и белого вещества к 4 месяцам приближается к соотношению у взрослого.

После рождения идет дальнейшая миелинизация нервных волокон в разных отделах головного мозга, но в лобных и височных долях этот процесс находится в начальной стадии. К 9 месяцам миелинизация в большинстве волокон коры больших полушарий достигает хорошего развития, за исключением коротких ассоциативных волокон в лобной доле. Становятся более отчетливыми первые три слоя коры.

К году общая структура мозга приближается к зрелому состоянию.

Миелинизация волокон, расположение слоев коры, дифференцирование нервных клеток в основном завершается к 3 годам.

В младшем школьном возрасте и в период полового созревания продолжающееся развитие головного мозга характеризуется увеличением количества ассоциативных волокон и образованием новых нервных связей. В этот период масса мозга увеличивается незначительно.

В развитии коры больших полушарий сохраняется общий принцип: сначала формируются

филогенетически более старые структуры, а затем более молодые. На 5-м лунном месяце, раньше других появляются ядра, регулирующие двигательную активность (4-е и 6-е поле прецентральной области), но в дальнейшем 4-е поле развивается несколько раньше, чем 6-е. На 6-м лунном месяце появляется ядро кожного анализатора – 1, 2 и 3-е поле постцентральной области. Зрительный анализатор (17, 18 и 19-е поле затылочной области) выделяется в 6 лунных месяцев, причем 17-е поле созревает раньше 18-го и 19-го. Позже других развиваются филогенетически новые области: лобная (на 7-м лунном месяце), нижнетеменная (в это же время), затем височно-теменная и теменно-затылочная.

Филогенетически более молодые отделы коры больших полушарий у новорожденных развиты слабее и с возрастом относительно увеличиваются, а более старые, наоборот, с возрастом относительно уменьшаются.

Функциональные особенности развития коры больших полушарий. У новорожденного большие полушария головного мозга не обладают регулирующим влиянием на нижележащие отделы центральной нервной системы.

Кора больших полушарий и пирамидные пути не регулируют движений, поэтому у новорожденных они носят обобщенный характер и не имеют целенаправленности, за исключением движений, связанных с приемом пищи.

Повышение мышечного тонуса в первые дни после рождения связывают с недостаточной зрелостью коры больших полушарий. Считают, что на ранних этапах периода новорожденности функции

ребенка регулируются в основном промежуточным мозгом. Рефлекторные дуги безусловных рефлексов проходят через зрительные бугры и паллидум.

У новорожденных животных раздражение моторной зоны коры в возрасте до 10 дней не вызывает ответной двигательной реакции, а экстирпация (удаление) отдельных участков двигательной зоны не приводит в дальнейшем к нарушению движений, тогда как у взрослого такая операция приводит к параличу.

Поведение новорожденного в окружающей среде регулируется кожными, вкусовыми, статическими и статокинетическими безусловными рефлексами.

У новорожденных детей отмечается повышенная возбудимость и легкая утомляемость коры больших полушарий головного мозга. При действии безусловных раздражителей наблюдается широкая генерализация нервных процессов. Ко 2-му месяцу жизни возбудимость становится такой же, как и у взрослого.

К 20-му дню жизни ребенка возрастают сила и концентрация нервных процессов при осуществлении безусловных пищевых рефлексов. Это связано с сужением рефлексогенных зон, уменьшением латентного периода рефлексов и развитием торможения. При развитии безусловных оборонительных реакций генерализация уменьшается.

Электрическая активность мозга регистрируется уже у 5-месячного плода, но она отличается отсутствием регулярного ритма. Эта особенность имеет место и у 6-месячного плода. В его

ЭЭГ преобладают колебания с частотой 5 в секунду, которые сочетаются с более медленными – 1–3 в секунду. Эта активность носит прерывистый характер, интервалы имеют различную, часто большую длительность. У 6-месячного плода не отмечается отличий в электрической активности разных отделов коры больших полушарий – она носит однотипный характер.

Электрическая активность мозга, регистрируемая у 8-месячного плода, постоянна. Его ЭЭГ сходна с характером электрической активности новорожденных и характеризуется нерегулярными колебаниями разной (преимущественно небольшой) амплитуды. Наблюдаются различия в ЭЭГ во время сна и бодрствования; во время сна амплитуда волн значительно увеличивается. Изменения ЭЭГ во время сна связывают с деятельностью неспецифических ядер таламуса.

Одним из показателей функциональной готовности коры больших полушарий являются ее реакции на внешние воздействия. Ряд исследователей считает, что кора больших полушарий до 3 месяцев жизни ребенка не участвует в реакциях на внешние раздражения. У новорожденных установлено наличие реакции вовлечения коры больших полушарий в ответ на звуковые, световые и тактильные раздражения. Реакция вовлечения у новорожденного иная, чем у взрослого человека: если у взрослого в ответ на внешний стимул возникает десинхронизация и учащение ритма, то у новорожденных – уменьшение частоты и амплитуды всех волн.

Функциональное развитие коры больших полушарий связано с возрастными особенностями формирования условных связей.

**ВОПРОСЫ ДЛЯ
САМОСТОЯТЕЛЬНОГО КОНТРОЛЯ**

1. Дайте определение понятия онтогенеза.
2. Характеристика пренатального периода онтогенеза нервной системы.
3. Особенности миелинизации нервных волокон в онтогенезе.
4. Характеристика постнатального периода онтогенеза нервной системы.
5. Морфологическое развитие спинного мозга.
6. Особенности развития рефлекторной функции спинного мозга.
7. Особенности развития хватательного рефлекса у детей.
8. Особенности развития рефлекса Бабинского.
9. Формирование сухожильных рефлексов у детей.
10. Морфологическое развитие продолговатого мозга.
11. Функциональное развитие продолговатого мозга.
12. Особенности формирования сосательного рефлекса.
13. Особенности развития дыхательного центра.
14. Морфологическое развитие моста.
15. Функциональное развитие моста.
16. Морфологическое развитие мозжечка.
17. Как формируется кора мозжечка.
18. Функциональное развитие мозжечка.
19. Морфологическое развитие среднего мозга.
20. Функциональное развитие среднего мозга.
21. Дайте характеристику рефлекса Моро.
22. Особенности развития лабиринтных рефлексов.
23. Морфологическое развитие

промежуточного мозга. 24. Функциональное развитие промежуточного мозга. 25. Онтогенез базальных ядер. 26. Онтогенез коры больших полушарий. 27. Особенности процесса миелинизации нервных волокон коры. 28. Функциональное развитие коры больших полушарий. 29. Особенности электрической активности мозга у плода.

Литература

1. *Богданов О. В.* Функциональный эмбриогенез мозга / Богданов О. В. – Л. : Медицина, 1978. – 183 с.
2. *Валькер Ф. И.* Морфологические особенности развивающегося организма / Валькер Ф. И. – Л. : Медгиз, 1959. – 206 с.
3. *Волохов А. А.* Закономерности онтогенеза нервной деятельности в свете эволюционного учения / Волохов А. А. – М. : АН СССР, 1951. – 312 с.
4. *Воронова Н. В.* Анатомия центральной нервной системы: Учебное пособие для студентов вузов / Воронова Н. В., Климова Н. М., Менджеричкий А. М. – М. : Аспект Пресс, 2006. – 128 с.
5. *Гальперин С. И.* Физиология человека и животных: Учебное пособие / Гальперин С. И. – М. : Высш.школа, 1977. – 653 с.
6. *Ермолов Ю. А.* Возрастная физиология: уч-к для пед. ин-тов / Ермолов Ю. А. – М. : Высш.шк., 1985. – 384 с.
7. *Леонтьева Н. Н.* Анатомия и физиология детского организма / Леонтьева Н. Н., Маринова К. В., Каплун Э. Г. – М. : Просвещение, 1975. – 302 с.

8. *Максимова Е. В.* Онтогенез коры больших полушарий / Максимова Е. В. – М. : Наука, 1990. – 183 с.

9. *Хрипкова А. Г.* Возрастная физиология и школьная гигиена: Учебное пособие для вузов / Хрипкова А. Г. – М. : Просвещение, 1990. – 318 с.

РАЗДЕЛ 3.**• ЭВОЛЮЦИЯ
НЕРВНОЙ
СИСТЕМЫ**

Смысл эволюционного учения состоит в том, что виды, существующие на данном временном отрезке, произошли от существовавший ранее, причем этот филогенез идет от простых форм жизни к более сложным и специализированным. Эволюцию как исторический процесс, идущий миллионы лет, невозможно как целое проследить, ни воспроизвести экспериментально. Поэтому её реальность доказывается, а ход реконструируется на основании имеющихся указаний и свидетельств.

В зависимости от планов строения животных различают разные типы ЦНС, среди которых наивысшего развития достигают, с одной стороны, брюшная нервная цепочка кольчатых червей и членистоногих, а с другой стороны – трубчатая нервная система хордовых. В анатомическом

строении этих систем наблюдаются принципиальные различия. У беспозвоночных перикарионы расположены во внешней части ганглия и не принимают участия в передаче возбуждения, которое протекает в центральном нейропиле, где находятся разветвления дендритов. *Нейропиль* – это древняя форма строения нервной системы, в которой нейрофибриллы из отростка одного нейрона переходят в отросток другого нейрона. Его физиологическая особенность состоит в том, что он проводит возбуждение во всех направлениях. Нейропиль встречается и в нервной системе позвоночных. Например, нервные сплетения кишечника построены по типу синцития, также строение подобное нейропиллю имеет ретикулярная формация.

У высших беспозвоночных имеется смешанный тип строения нервной системы – нейронно-нейропильный. У позвоночных преобладает нейронный тип строения – это высший этап развития нервной системы. У позвоночных тела нейронов объединены в серое вещество, окруженное миелинизированными волокнами их отростков – белым веществом.

ОБЩИЙ ФИЛОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

В процессе филогенеза развитие нервной системы проходит ряд основных этапов:

1-й этап – *сетевидная* нервная система (рис.54).

На этом этапе (кишечнополостные) нервная система, например гидры, состоит из нервных клеток,

многочисленные отростки которых соединяются друг с другом в разных направлениях, образуя сеть, диффузно пронизывающую все

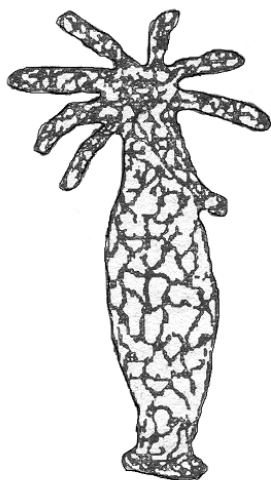


Рис. 54. Сетевидная нервная система.

тело животного. При раздражении любой точки тела возбуждение разливается по всей нервной сети, и животное реагирует движением всего тела. Отражением этого этапа у человека является сетевидное строение интрамуральной нервной системы.

2-й этап – *узловая нервная система* (рис. 55). На этом этапе (высшие черви) нервные клетки сближаются в отдельные скопления или группы, причем из скоплений клеточных тел получают нервные узлы – центры, а из скоплений отростков – нервные стволы – нервы. При этом в каждой клетке число отростков уменьшается, и они получают определенное направление. Соответственно сегментарному строению тела животного, например у кольчатого червя, в каждом сегменте имеются сегментарные нервные узлы и нервные стволы. Последние соединяют узлы в двух направлениях: поперечные стволы связывают узлы данного сегмента, а продольные – узлы разных сегментов. Благодаря этому нервные импульсы, возникающие в какой-либо

точке тела, не разливаются по всему телу, а распространяются по поперечным стволам данного сегмента. Продольные стволы связывают нервные сегменты в одно целое.

На головном конце животного, который при движении вперед соприкасается с различными предметами окружающего мира, развиваются органы чувств, в связи с чем головные узлы развиваются сильнее остальных, являясь прообразом будущего головного мозга. Отражением этого этапа является сохранение у человека примитивных черт (разбросанность на периферии узлов и микроганглиев) в строении вегетативной нервной системы.

3-й этап – *трубчатая* нервная система.

По мнению известного невролога Е.К. Сеппа на первоначальной ступени развития животных особенно большую роль играл аппарат движения, от совершенства которого зависит основное условие существования животного – питание.

У низших многоклеточных развился перистальтический способ передвижения, что связано с гладкой мускулатурой и ее местным нервным аппаратом. На более высокой ступени перистальтический способ сменяется скелетной моторикой, т. е. передвижением с помощью жестких рычагов – поперх мышц (членистоногие) и внутри мышц (позвоночные). Следствием этого явилось образование поперечнополосатой мускулатуры и центральной нервной системы (ЦНС), координирующей перемещение отдельных рычагов моторного скелета.

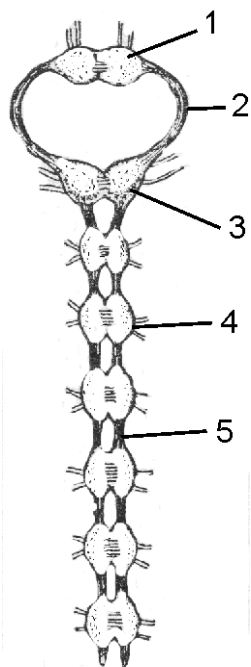


Рис. 55. Узловая нервная система:

1 - надглоточный ганглий; 2 - окологлоточная коннектива; 3 - подглоточный ганглий; 4 - брюшной ганглий; 5 - брюшная коннектива.

Такая ЦНС у хордовых (ланцетник) возникла в виде метамерно построенной нервной трубки с отходящими от нее сегментарными нервами ко всем сегментам тела, включая и аппарат движения – *туловищный мозг*. У позвоночных и человека туловищный мозг становится спинным. Таким образом, появление туловищного мозга связано с усовершенствованием в первую очередь моторного вооружения животного. Наряду с этим уже у ланцетника имеются рецепторы (обонятельный, световой). Дальнейшее развитие нервной системы и возникновение головного мозга обусловлено преимущественно усовершенствованием рецепторного вооружения. Так как большинство органов чувств возникает на том конце тела животного, который обращен в сторону движения, то для восприятия поступающих через них внешних раздражений развивается передний конец туловищного мозга и образуется головной мозг, что совпадает с

обособлением переднего конца тела в виде головы – *цефализация*.

На первом этапе развития головной мозг состоит из трех отделов: заднего, среднего и переднего, причем из этих отделов в первую очередь (у низших рыб) развивается задний, или ромбовидный, мозг. Развитие заднего мозга происходит под влиянием рецепторов акустики и статики, имеющих ведущее значение для ориентации в водной среде.

В дальнейшей эволюции задний мозг дифференцируется на продолговатый мозг, являющийся переходным отделом от спинного мозга к головному, и собственно задний мозг, из которого развиваются мозжечок и мост.

В процессе приспособления организма к окружающей среде путем изменения обмена веществ в заднем мозге как наиболее развитом на данном этапе отделе ЦНС, возникают центры управления жизненно важными процессами, связанными, в частности, с жаберным аппаратом (дыхание, кровообращение и т. д.). Эти жизненно важные центры остаются в продолговатом мозге человека, чем объясняется смертельный исход при его повреждении. На следующем этапе, еще у рыб, под влиянием зрительного рецептора особенно развивается средний мозг. В связи с окончательным переходом животных из водной среды в воздушную усиленно развивается обонятельный рецептор, воспринимающий содержащиеся в воздухе химические вещества, сигнализирующие своим запахом о добыче, опасности и других жизненно важных явлениях окружающей среды. Под влиянием обонятельного рецептора развивается передний мозг,

вначале имеющий характер чисто обонятельного. В дальнейшем передний мозг разрастается и дифференцируется на промежуточный и конечный.

В конечном мозге как высшем отделе ЦНС появляются центры всех видов чувствительности. Однако нижележащие центры не исчезают, а сохраняются, подчиняясь центрам вышележащего этажа. Следовательно, с каждым этажом эволюции возникают новые центры, подчиняющие себе старые. Происходит как бы передвижение функциональных центров к головному концу и одновременное подчинение филогенетически старых зачатков новым. В результате центры слуха, впервые возникшие в заднем мозге, имеются также в среднем и переднем, центры зрения, возникшие в среднем, имеются и в переднем, а центры обоняния – только в переднем.

Под влиянием обонятельного рецептора развивается небольшая часть переднего мозга, называемая обонятельным мозгом, который покрыт корой серого вещества – старой корой.

Совершенствование рецепторов приводит к прогрессивному развитию переднего мозга, который постепенно становится органом, управляющим всем поведением животного. Различают две формы поведения животного: инстинктивное, основанное на видовых реакциях (безусловные рефлексy), и индивидуальное, основанное на опыте индивида (условные рефлексy). Соответственно этим двум формам поведения в конечном мозге развиваются две группы центров серого вещества: подкорковые узлы, имеющие строение ядер (ядерные центры), и кора серого вещества, имеющая строение сплошного

экрана. При этом вначале развивается «подкорка», а потом кора. Кора возникла при переходе животных от водного к наземному образу жизни и обнаруживается отчетливо у амфибий и рептилий. Дальнейшая эволюция нервной системы характеризуется тем, что кора головного мозга все более и более подчиняет себе функции нижележащих центров, происходит постепенная кортиколизация функций.

Необходимой формацией для осуществления высшей нервной деятельности является новая кора, расположенная на поверхности полушарий и приобретающая в процессе филогенеза шестислойное строение. Благодаря усиленному развитию новой коры конечный мозг у высших позвоночных превосходит все остальные отделы головного мозга, покрывая их как плащом. Развивающийся новый мозг оттесняет в глубину старый обонятельный мозг, который как бы свертывается в виде аммонова рога, остающегося по-прежнему обонятельным центром. В результате плащ (новый мозг) резко преобладает над остальными отделами мозга.

С эмбриологической точки зрения головной мозг подразделяется на древний и более новый отделы:

- архенцефалон, или протенцефалон, в составе переднего и промежуточного мозга,
- девтеренцефалон (девтенцефалон), включающий остальные отделы.

Архенцефалон представляет собой отдел, связанный с органами чувств наиболее древнего, нервно-эпителиального типа, свойственного еще беспозночным. Конечный, или большой, мозг стоит в связи с органами обоняния, и дистантного и

контактного; промежуточный – с органами зрения; как светочувствительными (непарными – пинеальный и теменной глаза), так и образными (парными). К архенцефалону, заднему его отделу – промежуточному мозгу, следует отнести также передний отдел крыши среднего мозга – зрительные доли ихтиопсид и передние холмики четверохолмия млекопитающих, поскольку здесь расположены зрительные центры наряду с центрами в зрительных буграх промежуточного мозга.

Конечный мозг характеризуется развитием двух структур:

- базальных ганглиев в виде полосатых тел – важного ассоциативного центра прочных стабильных нервных связей типа инстинктов;
- коры головного мозга – обширного центра лабильных ассоциаций условно-рефлекторного характера.

И. П. Павлов расценивал оба отдела архенцефалона как чувствительную и ассоциативную области мозга, лишенные собственных двигательных центров.

Оба центра зрительных восприятий – зрительные бугры промежуточного мозга и зрительные доли среднего мозга – принципиально отличны. Первые вступают в преимущественную и прогрессивную связь с мощным ассоциативным аппаратом коры большого мозга, и она становится у млекопитающих главным образом зрительной корой, неограниченно развивающейся и усложняющейся, и оттесняет древнюю обонятельную кору пресмыкающихся. Вторые (зрительные доли) вступают в более тесную связь с общим и основным

локомоторным аппаратом туловища, именно – со срединным продольным спинномозговым пучком, прогрессивно развивающимся у пресмыкающихся и птиц. Обе эти группы, в особенности птицы, замечательны быстротой реакции на зрительные раздражения без участия обширного ассоциативного аппарата полушарий, здесь недоразвитого.

Средний мозг имеет двойственный характер. Благодаря наличию в нем зрительных долей он принадлежит к архенцефалону. Однако в большей степени развиты и превалируют в нем, структуры типа **двтеренцефалона**. Во-первых, все основание среднего мозга палеоэнцефалического характера, является иным, чем впереди лежащие отделы, так как здесь появляются двигательные центры: ядра III и V пар черепно-мозговых нервов и красное ядро со срединным продольным пучком – важнейшим древним локомоторным путем. Вместе с тем со среднего мозга начинается продолжающееся через продолговатый и весь спинной мозг разграничение нервной трубки на дорсальный чувствительный отдел и вентральный – двигательный. Во-вторых, и крыша среднего мозга в своем заднем примыкающем к продолговатому мозгу отделе становится «двтеренцефалической», так как в ней развиваются слуховые ядра – нижние бугры четверохолмия млекопитающих, находящиеся в непосредственной связи с ядрами слухового нерва продолговатого мозга.

Ромбовидный мозг представляет основной отдел двтеренцефалона. Относительно мало измененная в процессе эволюции позвоночных его часть – продолговатый мозг – является типичным

туловищным мозгом первично-хордового, еще до позвоночного организма. Он имеет оба отдела, чувствительный и двигательный, разделенные пограничной бороздой. От чувствительного и ближайшего к нему висцерально-двигательного берут начало (или оканчиваются в нем) мощно развитые дорсальные нервы, называемые в голове висцеральными. Кроме висцеральных (рецепторных и эффекторных) они содержат также соматорецепторные компоненты (слуха, равновесия и др.). От двигательного отдела трубки, всей вентральной части берут начало менее развитые соматоэффекторные нервы (III и XII пары). Сильно изменчивая часть ромбенцефалона – мозжечок, или малый мозг, развивающийся из переднего поперечного валика продолговатого мозга, представляет важнейший ассоциативный центр мышечного чувства и равновесия, развивается тем значительнее, чем более сильна и разнообразна работа локомоторного аппарата.

ФИЛОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Говоря об эволюции нервной системы беспозвоночных, было бы упрощением представлять ее как линейный процесс. Факты, полученные в нейроонтогенетических исследованиях беспозвоночных, позволяют допустить множественное (полигенетическое) происхождение нервной ткани беспозвоночных. Следовательно, эволюция нервной системы беспозвоночных могла

идти широким фронтом от нескольких источников с изначальным многообразием (рис. 56).

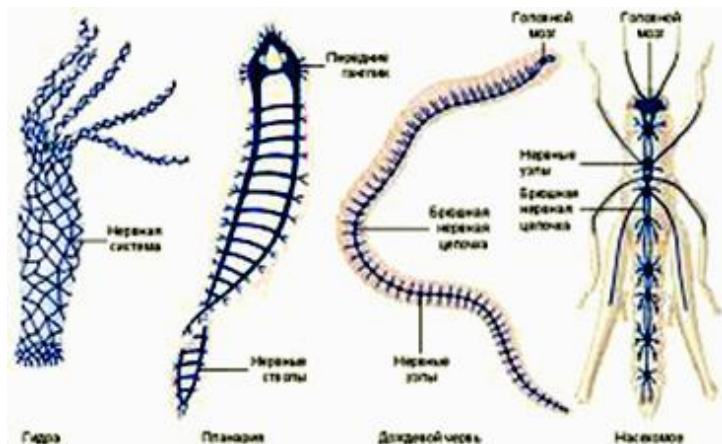


Рис. 56. Типы нервной системы у Беспозвоночных

Простейшие, будучи одноклеточными организмами, не имеют настоящей нервной системы. Хотя они обладают, несомненно, сенсорными способностями. Из простейших нервные органоиды, вероятно, имеются только у наиболее сложно организованных, энергично передвигающихся и быстро реагирующих, как инфузории, в виде нитей или волоконцев. У губок нервные элементы с достоверностью не найдены, и реакции в их теле протекают крайне медленно (от 0,5 до 1 см в минуту).

У **низших кишечнорастных**, таких как полипы, нервная система имеет вид диффузной сети, лучше развитой в эктодерме и слабее в энтодерме, переходящей одна в другую по краю рта. Таким образом, уже здесь можно говорить о «соматических» и «висцеральных» нервных сплетениях и элементах,

следовательно, о функциональных компонентах этой крайне примитивной нервной системы. *Диффузная нервная сеть* представляет собой скопление мультиполярных и биполярных нейронов, отростки которых могут перекрещиваться, прилегать друг к другу, и лишены функциональной дифференциации на аксоны и дендриты (рис. 57).



Рис. 57. Диффузная нервная система

Диффузная нервная сеть не разделена на центральный и периферический отделы. Концентрация нервных элементов наблюдается в виде околоротового кольца, иногда – на щупальцах, всегда – на подошве. У медуз наряду с диффузным сплетением наблюдаются кольцевые тяжи, у гидромедуз – эксумбреллярный чувствительный и субумбреллярный двигательный и даже у сцифомедуз, рыхлые ганглии у основания краевых чувствительных телец (роналиев). Передача раздражения достигает скорости 4–15 см в 1 с. Нервная система гребневиков имеет вид субэпителиального сплетения, образующего

сгущения вокруг рта и соответственно меридиональным рядам гребных пластинок.

У **ресничных червей** нервная система представлена головным (церебральным) узлом и двумя сплетениями: поверхностным диффузным подэпителиальным и глубоким, формирующимся в радиально расположенные (относительно головного ганглия) продольные тяжи – до 11 пар, соединенные поперечными комиссурами в прямоугольно решетчатого вида «ортогон» (рис. 58).



Рис. 58. Нервная система у плоских червей

Ортогональная нервная система плоских червей представляет собой упорядоченную структуру, которая состоит из ассоциативных и двигательных клеток, формирующих вместе несколько пар продольных тяжей, или стволов, соединенных большим числом поперечных и кольцевых комиссуральных стволов. Концентрация нервных элементов сопровождается их погружением в глубь тела. Эволюция идет в направлении углубления под эпителий и головного узла («эндон») и преимущественного развития у ползающих форм

вентральной пары нервных тяжей. Плоские черви являются билатерально симметричными животными с четко выраженной продольной осью тела. Движение свободноживущих форм осуществляется преимущественно в сторону головного конца, где концентрируются рецепторы, сигнализирующие о приближении источника раздражения. К числу таких рецепторов турбеллярий относятся пигментные глазки, обонятельные ямки,статоцист, чувствительные клетки покровов, наличие которых способствует концентрации нервной ткани на переднем конце тела. Этот процесс приводит к формированию головного ганглия, который, по меткому выражению Ч. Шеррингтона, можно рассматривать как ганглиозную надстройку над системами рецепции на расстоянии.

Нервная система *трематод* в связи с их паразитизмом упрощается, и только появление узелков в присосках несколько ее усложняет и специализирует. У ленточных червей число продольных стволов достигает 10–12, из них особенно значительны два боковых тяжа; кроме мозгового узла и узлов присосок имеются половые ганглии и нервы.

У *немертин* головной мозг образован парой дорсальных и парой вентральных ганглиев, связанных комиссурами, и содержит (в дорсальных ганглиях) мелкоклеточные скопления – аналоги ассоциативных «стебельчатых тел». Из четырех продольных тяжей: дорсального, вентрального и двух боковых преимущественно развиты боковые; для них характерен уход в глубь тела: или только под эпителий покровов (палеонемертины и

гетеронемертины), или в толщу мышц тела (мезонемертины), или даже внутрь от мышечного слоя (метанемертины). Здесь впервые вентральные ганглии головного мозга дают два нерва к переднему отделу кишечника – эквивалент *стоматогастрической нервной системы* выше организованных групп (кольцецы, моллюски, членистоногие).

Для нервной системы **круглых червей** характерно количественное постоянство клеток: для аскариды в 40 см длины – около 200 клеток. В околопищеводном кольце аскариды содержатся 162 клетки, из которых 90 двигательных, 50 чувствительных и 22 ассоциативных. От нервного околопищеводного кольца идут вперед 3 пары нервов (соответственно к трем мышечным и эпителиальным секторам пищевода и трем губам) и назад 4 пары (соответственно к четырем секторам тела). Формируются висцеральные («симпатические») нервы в области глотки аналогично стомато-гастрическим нервам немертин, кольцецов и др.

Кольчатые черви имеют хорошо развитый головной мозг простомиального происхождения, состоящий из трех пар узлов:

- передний, иннервирующий пальпы, вкусовые ямки;
- средний, часто разделенный на два отдела соответственно латеральным антеннам и глазам,
- задний – соответствующий первой паре брюшных ганглиев и иннервирующий непарную антенну и затылочный обонятельный орган; этот

отдел дает также стоматогастрические нервы – висцеральные нервы пищеварительной системы.

В головном мозге кольцецов дифференцируются стебельчатые или грибовидные тела – высшие ассоциативные центры, занимающие до 30 % (у афродиты) общего объема мозга. У большинства кольчатых червей брюшные стволы ганглионизированы таким образом, что в каждом сегменте тела формируется по одной паре ганглиев, соединенных коннективами с другой парой, расположенной в соседнем сегменте (рис. 59).

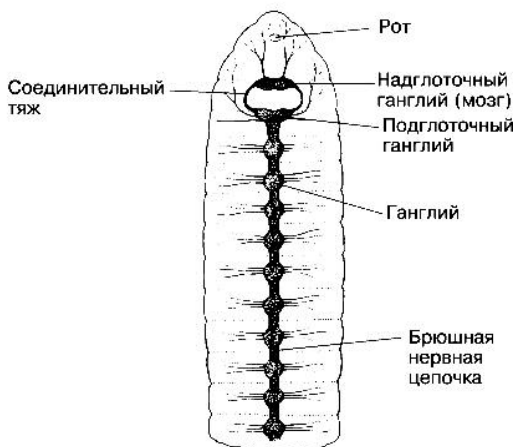


Рис. 59
Нервная система кольчатых червей

Ганглии одного сегмента у примитивных аннелид соединены между собой поперечными комиссурами, и это приводит к образованию *лестничной нервной системы*. В более продвинутых отрядах кольчатых червей наблюдается тенденция к сближению брюшных стволов вплоть до полного слияния ганглиев правой и левой сторон и перехода от *лестничной* к *цепочечной нервной системе*.

Туловищный мозг представлен сегментарными парными узлами, соединенными продольными коннективами и поперечными комиссурами, и имеет вид или нервной лестницы, или, при сближении узлов каждого сегмента, – нервной цепочки; от каждого сегментарного участка отходят 5–7 пар нервов. Лучше всего развиты передние узлы нервной лестницы или цепочки, менее – задние, наименее – средние: обычный градиент чувствительности двусторонне симметричных животных. Поверхностное нервное сплетение отсутствует. У пиявок из трех пар нервов, идущих от каждого ганглия, передняя и задняя пары – преимущественно двигательные, а средняя – чувствительная. Большинство колец обладают гигантскими нейронами: 8 пар гигантских клеток расположены посегментно, начиная со 2-го (клетки 2–4-го сегментов достигают 150 мкм, последующие мельче, 30–35 мкм). На основе изучения строения нервной системы трохофоры высказано мнение, что двусторонняя нервная система колец развивается из радиального типа строения.

Нервная система **членистоногих** по общему характеру строения принадлежит к тому же типу, что и нервная система колец. В отличие от последней головной мозг здесь значительно сложнее, прогрессируя в связи с тенденциями к переходу от гомономного к гетерономному строению туловищного отдела брюшной нервной цепочки, в свою очередь обусловленному функциональным, а затем и морфологическим «метаморфозом» периферии. Правда, у первичнотрахейных нервная система представлена еще тяжами, а не узлами, но

начиная с ракообразных она имеет вид лестницы, преобразующейся и в филогенезе, и в онтогенезе в цепочку, и обнаруживает важное свойство узлов концентрации, особенно выраженной у ракушковых рачков, веслоногих, крабов, из хелицеровых – у мечехвостов, сенокосцев, клещей, из насекомых – у некоторых жуков, мух и клопов (рис. 60).

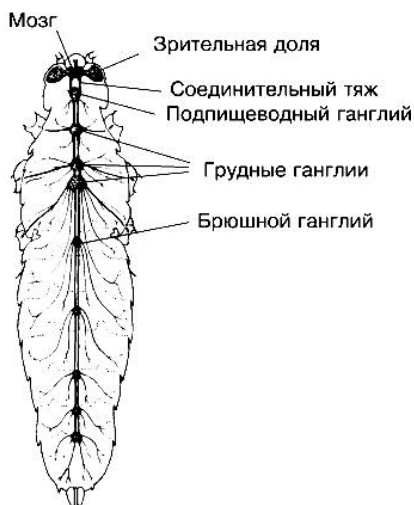


Рис. 60. Нервная система насекомых

Прогрессивные изменения головного мозга членистоногих проявляются прежде всего в относительном и абсолютном увеличении размеров. Головной мозг насекомых разделен на три части:

- 1) наибольший по размерам, более древний и сложный протоцеребрум;
- 2) позднее присоединившийся нервный центр сегментарного значения – дейтоцеребрум;
- 3) позднее вошедший в состав головного мозга, тоже сегментарный центр – тритоцеребрум.

Как особенность головного мозга, можно отметить его состав – преимущественно (для протоцеребрума – исключительно) из чувствительных и ассоциативных клеток; малые размеры ассоциативных нейронов, а также большое количество хроматина в их ядрах.

К *протоцеребруму* принадлежат громадные зрительные доли парных глаз и нервы дорсальных, мелких простых глаз; к нему же относятся ассоциативные центры – стебельчатые или грибовидные тела, развитие которых тем более значительно, чем более сложную и разностороннюю деятельность обнаруживают животные. *Дейтоцеребрум* содержит обонятельные и антеннальные доли; *тритоцеребрум*, вошедший последним в процессе цефализации в состав головных узлов, развит относительно слабее, но дает начало усложняющейся стоматогастрической (висцеральной) системе. К висцеральной системе относятся также непарный нерв, наиболее развитый в брюшных сегментах и иннервирующий дыхальца (трахейные стигмы), и хвостовая, или каудальная, симпатическая система, иннервирующая задний отдел кишечника, половые органы и связанная с непарным нервом. У ракообразных обнаружена и сосудистая (собственно симпатическая) нервная система, во всяком случае установлена иннервация сердца.

Заслуживают внимания двигательные нервные окончания членистоногих, которые принадлежат к двум типам: соматическим, когда нервы оканчиваются в особых вздутиях саркоплазмы, содержащих ядра и носящих названия дойеровых

бугорков, и висцеральные, где нервные окончания имеют вид нитей с пуговчатыми утолщениями в местах прикосновения к клеткам и тканям.

Эволюция нервной системы беспозвоночных идет не только по пути концентрации нервных элементов, но и в направлении усложнения структурных взаимоотношений в пределах ганглиев. Не случайно брюшную нервную цепочку сравнивают со спинным мозгом позвоночных животных. Как и в спинном мозгу, в ганглиях обнаруживается поверхностное расположение проводящих путей, дифференциация нейропиля на моторную, чувствительную и ассоциативные области. Это сходство, являющееся примером параллелизма в эволюции тканевых структур, не исключает, однако, своеобразия анатомической организации. Так, например, расположение туловищного мозга кольчатых червей и членистоногих на брюшной стороне тела обусловило локализацию моторного нейропиля на дорсальной стороне ганглия, а не на вентральной, как это имеет место у позвоночных животных.

Процесс ганглионизации у беспозвоночных может привести к формированию *нервной системы разбросанноузлового типа*, которая встречается у **моллюсков**. В пределах этого многочисленного типа имеются филогенетически примитивные формы с нервной системой, сопоставимой с ортогоном плоских червей (боконервные моллюски), и продвинутые классы (головоногие моллюски), у которых слившиеся ганглии формируют дифференцированный на отделы мозг, защищенный гематоэнцефалическим барьером. Нервная система

моллюсков представлена двумя типами: нервными тяжами (у боконервных) и узлами (у остальных классов).

Узловая система содержит 5 пар узлов:

1) церебральную, посылающую нервы к голове и органам чувств;

2) педальную, иннервирующую мышцу ноги;

3) плевральную, дающую нервы к передней половине мантии;

4) париетальную, посылающую нервы к задней половине мантии и жабре;

5) висцеральную – к внутренним органам.

Три пары узлов связаны комиссурами: церебральной, педальной, висцеральной, и коннективами: цереброплевральной, церебропедальной, плевропедальной и плевровисцеральной. Любопытным обстоятельством у брюхоногих является перекрест плевропариетальных коннектив в связи с перемещением париетальных узлов: правого на левую сторону тела и левого – на правую; происхождение перекреста связано с нарушением двусторонней симметрии благодаря винтовым процессам роста. У пластинчатожаберных имеется только 3 пары узлов, так как церебральные узлы сливаются с плевральными, а висцеральные – с париетальными. У головоногих околопищеводная нервная масса содержит:

- пару церебральных узлов со слуховыми, обонятельными и зрительными нервами;

- плевральные узлы с мощными мантийными нервами;

- педальные ганглии, обычно дифференцированные на брахиальный и инфундибулярный (ганглии рук и воронок);

- висцеральные ганглии иннервируют внутренности и жабры.

Имеется также стоматогастрическая система в виде двух пар буккиальных (щечных) и желудочкового узлов.

Среди головоногих лучше всего изучен осьминог. Его головной мозг содержит около 170 миллионов нейронов (у крупных ракообразных приблизительно 100 000) и состоит из 30 долей, многие из которых обладают собственными функциями. Больше половины нервной ткани мозга составляют зрительные доли. Они соединены с парой крупных глаз, наиболее развитых у беспозвоночных и соперничающих с глазами позвоночных.

Иглокожие, в связи со слабым развитием органов чувств, имеют низкоорганизованную нервную систему типа нервных тяжей. Она в соответствии с общим строением иглокожих состоит из нервного кольца и радиальных тяжей. Замечательной особенностью иглокожих является развитие у них трех нервных систем:

1) эктоневральной нервной системы, лучше выраженной у подвижных форм – морских звезд, змеехвосток, морских ежей и голотурий, имеющей эктодермальное происхождение;

2) энтоневральной, или апикальной (аборальной), происходящей из мезодермы и достигающей исключительного развития у морских лилий, однако отсутствующих у голотурий; это

древняя нервная система в противоположность более прогрессивной эктоневральной;

3) гипоневральной, тесно связанной с псевдогемальной сосудистой системой, достигающей наибольшего развития у офиур.

Высшая нервная деятельность узловых нервной системы (кольцецы, моллюски, членистоногие) никогда не поднимается выше уровня инстинктивной деятельности и в этом отношении принципиально отличается от высшей нервной деятельности позвоночных, особенно млекопитающих. Туловищный мозг членистых и позвоночных обнаруживает в своем гистологическом строении большое и даже детальное сходство независимо от принадлежности к тому или иному филогенетическому ряду, но в соответствии с относительной высотой организации.

Прогрессивное развитие мозга у головоногих моллюсков и насекомых создает предпосылку для возникновения своеобразной иерархии командных систем управления поведением. Низший уровень интеграции в сегментарных ганглиях насекомых и в подглоточной массе мозга моллюсков служит основой для автономной деятельности и координации элементарных двигательных актов. В то же время мозг представляет собой следующий, более высокий уровень интеграции, где могут осуществляться межанализаторный синтез и оценка биологической значимости информации. На основе этих процессов формируются нисходящие команды, обеспечивающие вариантность запуска нейронов сегментарных центров. Очевидно, взаимодействие двух уровней интеграции лежит в основе

пластичности поведения высших беспозвоночных, включающего врожденные и приобретенные реакции.

ФИЛОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ У ПОЗВОНОЧНЫХ

Нервная система позвоночных закладывается в виде сплошной нервной трубки, которая в процессе онто- и филогенеза дифференцируется на различные отделы и является также источником периферических симпатических, парасимпатических и метасимпатических нервных узлов. У наиболее древних хордовых (*бесчерепных*) головной мозг отсутствует, и нервная трубка представлена в малодифференцированном состоянии.

У *оболочников* нервная система принимает относительно типичный для хордовых характер. У аппендикулярий и личинок асцидий она закладывается в виде продольного спинного желобка, замыкающегося в нервную трубку, которая погружается под кожу и дифференцируется на два отдела. Передний из них, несколько утолщен и может быть назван головным мозгом, так как связан с такими органами чувств, как мерцательная ямка,статоцист и у личинок асцидий глазок. Задний представлен более тонким нервным тяжем с несколькими мелкими ганглиозными вздутиями – это туловищный мозг. Оба отдела отдают эффекторные нервы телу и получают от него рецепторные.

У *головохордовых* (ланцетник) ЦНС имеет вид не вполне замкнутой трубки: канал ее превращается на переднем конце в расширенную полость, которую сравнивают с третьим мозговым желудочком позвоночных. Передний конец мозга образует непарный выступ – обонятельную лопасть, связанную с обонятельной ямкой нервом. Стенки мозга состоят из более мелких эпендимных и более крупных и глубже расположенных нервных клеток, среди которых выделяются гигантские мультиполярные клетки с гигантскими волокнами. На нижней стенке головного мозга близ переднего конца находится группа чувствительных клеток, так называемый инфундибулярный орган. Позади третьего желудочка имеется еще одно расширение нервной трубки, сравниваемое с четвертым желудочком.

Согласно представлениям Л. А. Орбели, С. Херрика, А. И. Карамяна, этот критический этап развития центральной нервной системы обозначается как спинальный. Нервная трубка современного бесчерепного (ланцетника), как и спинной мозг более высокоорганизованных позвоночных, имеет метамерное строение и состоит из 62–64 сегментов, в центре которых проходит спинномозговой канал. От каждого сегмента отходят брюшные (двигательные) и спинные (чувствительные) корешки, которые не образуют смешанных нервов, а идут в виде отдельных стволов. В головных и хвостовых отделах нервной трубки локализованы гигантские клетки Родэ, толстые аксоны которых образуют проводниковый аппарат. С клетками Родэ связаны светочувствительные глазки

Гесса, возбуждение которых вызывает отрицательный фототаксис.

В головной части нервной трубки ланцетника находятся крупные ганглиозные клетки Овсянникова, имеющие синаптические контакты с биполярными чувствительными клетками обонятельной ямки. В последнее время в головной части нервной трубки идентифицированы нейросекреторные клетки, напоминающие гипофизарную систему высших позвоночных. Однако анализ восприятия и простых форм обучения ланцетника показывает, что на данном этапе развития ЦНС функционирует по принципу эквипотенциальности, и утверждение о специфике головного отдела нервной трубки не имеет достаточных оснований.

В ходе дальнейшей эволюции наблюдается перемещение некоторых функций и систем интеграции из спинного мозга в головной – процесс *энцефализации*, который был рассмотрен выше на примере беспозвоночных животных. В период филогенетического развития от уровня бесчерепных до уровня круглоротых формируется головной мозг как надстройка над системами дистантной рецепции.

Исследование ЦНС современных **круглоротых** показывает, что их головной мозг в зачаточном состоянии содержит все основные структурные элементы. Развитие вестибулолатеральной системы, связанной с полукружными каналами и рецепторами боковой линии, возникновение ядер блуждающего нерва и дыхательного центра создают основу для формирования заднего мозга.

Развитие дистантной зрительной рецепции дает толчок к закладке среднего мозга. На дорсальной поверхности нервной трубки развивается зрительный рефлекторный центр – крыша среднего мозга, куда приходят волокна зрительного нерва. И, наконец, развитие обонятельных рецепторов способствует формированию переднего, или конечного, мозга, к которому примыкает слабо-развитый промежуточный мозг.

Указанная выше направленность процесса энцефализации согласуется с ходом онтогенетического развития мозга у круглоротых. В процессе эмбриогенеза головные отделы нервной трубки дают начало трем мозговым пузырям. Из переднего пузыря формируется конечный и промежуточный мозг, средний пузырь дифференцируется в средний мозг, а из заднего пузыря образуются продолговатый мозг и мозжечок. Сходный план онтогенетического развития мозга сохраняется и у других классов позвоночных.

Нейрофизиологические исследования мозга круглоротых показывают, что его главный интегративный уровень сосредоточен в среднем и продолговатом мозгу, т. е. на данном этапе развития ЦНС доминирует *бульбомезенцефальная система* интеграции, пришедшая на смену спинальной.

Передний мозг круглоротых длительное время считали чисто обонятельным. Однако исследования недавнего времени показали, что обонятельная функция переднего мозга не является единственной, а дополняется другими сенсорными функциями. Очевидно, уже на ранних этапах филогенеза позвоночных передний мозг начинает

участвовать в переработке информации и управлении поведением.

Вместе с тем энцефализация как магистральное направление развития мозга не исключает эволюционных преобразований в спинном мозгу круглоротых. В отличие от бесчерепных нейроны кожной чувствительности выделяются из спинного мозга и концентрируются в спинномозговой ганглий. Наблюдается совершенствование проводниковой части спинного мозга. Проводящие волокна боковых столбов имеют контакты с мощной дендритной сетью мотонейронов. Формируются нисходящие связи головного мозга со спинным через мюллеровские волокна – гигантские аксоны клеток, лежащих в среднем и продолговатом мозгу.

В эфферентной части спинного мозга **хрящевых рыб** также наблюдаются прогрессивные преобразования. Укорачивается путь моторных аксонов внутри спинного мозга, происходит дальнейшая дифференциация его проводящих путей. Восходящие пути боковых столбов у хрящевых рыб доходят до продолговатого мозга и мозжечка. Вместе с тем восходящие пути задних столбов спинного мозга еще не дифференцированы и состоят из коротких звеньев (рис. 61).

Нисходящие пути спинного мозга у хрящевых рыб представлены развитым ретикулярно-спинномозговым путем и путями, соединяющими вестибулолатеральную систему и мозжечок со спинным мозгом (преддверно-спинномозговой и мозжечково-спинномозговой пути).

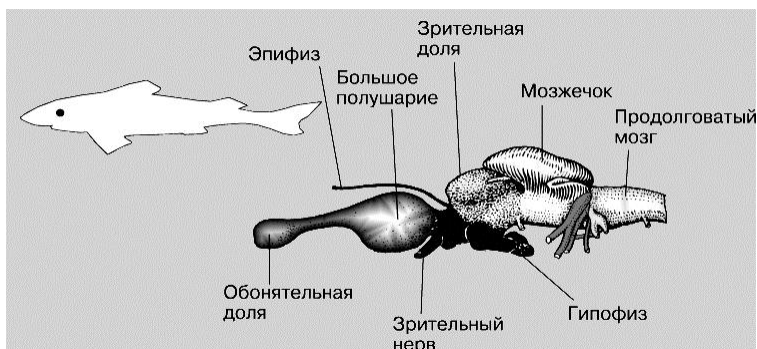


Рис. 61. Нервная система хрящевых рыб

Одновременно в продолговатом мозгу наблюдается усложнение системы ядер вестибулолатеральной зоны. Этот процесс сопряжен с дальнейшей дифференциацией органов боковой линии и с появлением в лабиринте третьего (наружного) полукружного канала в дополнение к переднему и заднему.

Развитие общей двигательной координации у хрящевых связано с интенсивным развитием мозжечка. Массивный мозжечок акулы имеет двусторонние связи со спинным, продолговатым мозгом и покрывкой среднего мозга. Функционально он разделяется на части: старый мозжечок (археocerebellum), связанный с вестибулолатеральной системой, и древний мозжечок (палеocerebellum), включенный в систему анализа проприоцептивной чувствительности. Существенным моментом структурной организации мозжечка хрящевых рыб является его многослойность. В сером веществе мозжечка акулы идентифицированы

молекулярный слой, слой клеток Пуркинье и зернистый слой.

Другой многослойной структурой стволовой части мозга хрящевых рыб является крыша среднего мозга, куда подходят афферентные волокна (зрительные, соматические). Сама морфологическая организация среднего мозга свидетельствует о его важной роли в интегративных процессах на данном уровне филогенетического развития.

В промежуточном мозгу хрящевых рыб происходит дифференциация гипоталамуса, который является наиболее древним образованием этой части мозга. Гипоталамус имеет связи с конечным мозгом. Сам конечный мозг разрастается и состоит из обонятельных луковиц и парных полушарий. В полушариях у акул находятся зачатки старой коры (археокортекса) и древней коры (палеокортекса),

Палеокортекс, тесно связанный с обонятельными луковицами, служит главным образом для восприятия обонятельных стимулов. Археокортекс, или гиппокампальная кора, предназначен для более сложной обработки обонятельной информации. Кроме обонятельной здесь обнаружено представительство зрительной и соматической сенсорных систем. Очевидно, старая и древняя кора может участвовать в регуляции поисковых, пищевых, половых и оборонительных рефлексов у хрящевых рыб, многие из которых являются активными хищниками.

Таким образом, у хрящевых рыб складываются основные черты *ихтиопсидного типа* организации мозга. Его отличительной чертой является присутствие надсегментарного аппарата интеграции,

координирующего работу моторных центров и организующего поведение. Эти интегративные функции осуществляют средний мозг и мозжечок, что позволяет говорить о *мезэнцефалоцереbellлярной системе* интеграции на данном этапе филогенетического развития нервной системы. Конечный мозг участвует в регуляции функций нижележащих отделов.

Мозг *двудышащих рыб* имеет относительно развитый конечный мозг с крупными обонятельными долями: обоняние играет все еще более значительную роль, чем зрение. Однако мозжечок очень мал очевидно из-за локомоторной пассивности представителей этой группы рыб.

Мозг ганоидов и костистых рыб эволюционирует в соответствии с эволюцией этих групп рыб. Для них характерно относительное ослабление обонятельных отделов мозга и прогрессирующее развитие зрительных отделов, в частности зрительных долей среднего мозга, что, естественно, связано с увеличением роли парных глаз в жизни рыб. Наряду с этим больших размеров достигает и мозжечок – центр мышечной чувствительности и равновесия, а вместе с тем и локомоторной координации. В продолговатом мозге формируются у костистых рыб висцеральные доли в соответствии с прогрессивным развитием органов вкуса. Доминирование в головном мозге ганоидов и костистых рыб задних его отделов можно связать со столь характерным для этих групп ослаблением структур конечного мозга, и в особенности его крыши, которая зачастую принимает вид эпителиальной, без участия нервной ткани. Главная масса

конечного мозга представлена базальными ядрами – полосатыми телами.

В спинном мозге дифференцируются и развиваются дорсальные и вентральные рога наряду с имеющимся продольным срединным, или центральным, пучком, выполняющим двигательную функцию. Развиваются также гигантские маутнеровские волокна, принадлежащие паре гигантских клеток, расположенных в продолговатом мозге.

Переход позвоночных от водного к наземному образу жизни связан с целым рядом перестроек в ЦНС. Так, например, у *амфибий* в спинном мозге появляются два утолщения, соответствующих тазовому и грудному поясам конечностей. В спинальных ганглиях вместо биполярных чувствительных нейронов сосредотачиваются униполярные с Т-образно ветвящимся отростком, обеспечивающие высокую скорость проведения возбуждения без участия клеточного тела. На периферии в коже земноводных формируются специализированные рецепторы и рецепторные поля. В мозговом стволе также происходят структурные изменения в связи с перераспределением функциональной значимости различных отделов. В продолговатом мозгу наблюдаются редукция ядер боковой линии и формирование улиткового слухового ядра, осуществляющего анализ информации от примитивного органа слуха.

По сравнению с рыбами у амфибий, имеющих довольно стереотипную локомоцию, наблюдается значительная редукция объема мозжечка. Средний мозг, так же как и у рыб, представляет собой

многослойную структуру, в которой наряду с верхними буграми двухолмия – ведущим отделом интеграции зрительного анализатора – появляются дополнительные бугорки – предшественники нижних бугров пластинки крыши (рис. 62).

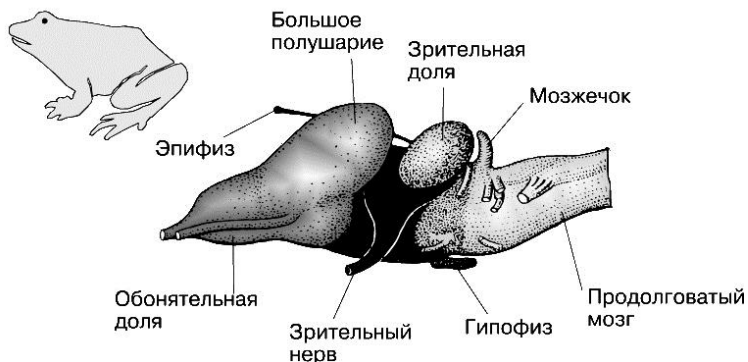


Рис. 62. Нервная система амфибий

Наиболее существенные в эволюционном плане изменения происходят в промежуточном мозгу амфибий. Здесь обособляется таламус (зрительный бугор), дифференцируются структурированные ядра (наружное коленчатое тело) и восходящие пути, связывающие зрительный бугор с корой (таламокортикальный путь).

В полушариях переднего мозга происходит дальнейшая дифференциация зачатков старой и древней коры. В старой коре (археокортексе) обнаруживаются звездчатые и пирамидные клетки. В промежутке между старой и древней корой появляется полоска плаща, которая является предтечей новой коры (неокортекса).

Таким образом, у земноводных головной мозг имеет довольно примитивное строение с нормальным развитием переднего, промежуточного и среднего мозга. Столь характерное для амфибий недоразвитие мозжечка связано с их незначительной локомоторной активностью и напоминает мозжечок круглоротых и двудыщащих. Спинной мозг отличается от такового рыб появлением обоих утолщений: в области передних и задних конечностей.

В целом развитие переднего мозга у земноводных создает предпосылки для перехода от свойственной рыбам мезэнцефалоцереbellарной системы интеграции к *дизэнцефалотелэнцефальной*, где ведущим отделом становится передний мозг, а таламус промежуточного мозга превращается в коллектор всех афферентных сигналов. В полной мере эта система интеграции представлена в *зауропсидном типе* мозга у **рептилий** и знаменует собой следующий этап морфофункциональной эволюции мозга.

Развитие таламокортикальной системы связей у рептилий приводит к формированию новых проводящих путей, как бы подтягивающихся к филогенетически молодым структурам мозга.

В боковых столбах спинного мозга рептилий обособляется восходящий спинно-таламический путь, который проводит к головному мозгу информацию о температурной и болевой чувствительности. Здесь же в боковых столбах формируется новый нисходящий путь – красно-ядерно-спинномозговой (Монакова). Он связывает мотонейроны спинного мозга с красным ядром среднего мозга, которое включено в древнюю

экстрапирамидную систему двигательной регуляции. Эта многосвязная система объединяет влияние переднего мозга, мозжечка, ретикулярной формации ствола, ядер вестибулярного комплекса и координирует двигательную активность. У рептилий, как истинно наземных животных, возрастает роль зрительной и акустической информации, возникает необходимость сопоставления этой информации с обонятельной и вкусовой. В соответствии с этими биологическими изменениями в стволовой части мозга рептилий происходит целый ряд структурных изменений. В продолговатом мозгу дифференцируются слуховые ядра, помимо улиткового ядра появляется угловое, связанное со средним мозгом. В среднем мозгу двуххолмие преобразуется в четверохолмие, в нижних буграх которого находятся слуховые центры.

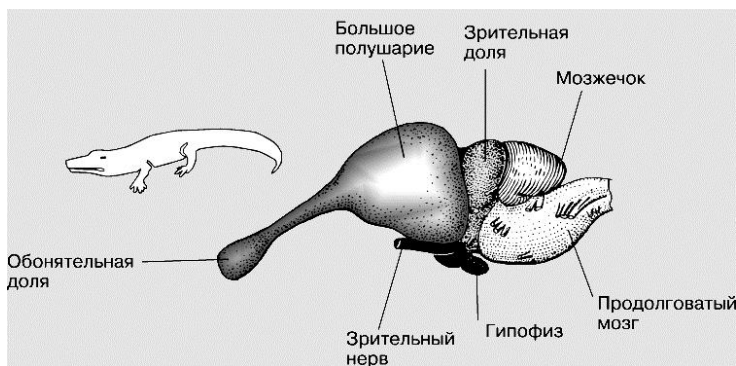


Рис. 63. Нервная система рептилий

Наблюдается дальнейшая дифференциация связей крыши среднего мозга с таламусом, который является как бы преддверием входа в кору всех

восходящих сенсорных путей. В самом таламусе происходит дальнейшее обособление ядерных структур и установление между ними специализированных связей.

Конечный мозг рептилий может иметь два типа организации: кортикальный и стриатальный. *Кортикальный тип* организации, свойственный современным черепахам, характеризуется преимущественным развитием полушарий переднего мозга и параллельным развитием новых отделов мозжечка. В дальнейшем это направление эволюции мозга сохраняется у млекопитающих.

Стриатальный тип организации, характерный для современных ящериц, отличается доминирующим развитием находящихся в глубине полушарий базальных ядер, в частности полосатого тела (рис. 63).

Таким образом, рептилии обладают значительно выше организованным головным мозгом в связи с их в основном сухопутным образом жизни. Особенно хорошо развит конечный мозг, в котором большое значение имеет обонятельная кора. В среднем мозге прогрессивно развиваются зрительные доли, относительно увеличен и мозжечок. В спинном мозге хорошо выражены дорсальные и вентральные рога и, как правило, оба утолщения: шейное и пояснично-крестцовое; у некоторых ископаемых (стегозавр) крестцовые утолщения в 8–10 раз превосходили сечение головного мозга.

По стриатальному типу организации идет развитие головного мозга у *птиц*. Представляет интерес, что в полосатом теле у птиц имеются

клеточные объединения, или ассоциации нейронов (от трех до десяти), разделенные олигодендроглией. Нейроны таких ассоциаций получают одинаковую афферентацию, и это делает их сходными с нейронами, объединенными в вертикальные колонки в новой коре млекопитающих. В то же время в полосатом теле млекопитающих идентичные ассоциации не описаны. Очевидно, это является примером конвергентной эволюции, когда сходные образования развились независимо у различных животных.

Конечный мозг птиц в известной мере повторяет, хотя и на более высоком уровне, соотношения, имеющиеся в конечном мозге костистых рыб; как и там, в нем ослаблена кора и непомерно увеличены и усложнены древние основные центры – полосатые тела. Ослабление, вплоть до редукции, обонятельных структур птиц коррелятивно обусловлено – сначала функционально, затем и морфологически – весьма значительным развитием зрительных отделов среднего мозга, непосредственно связанных с хорошо выраженным у птиц продольным медиальным пучком спинного мозга. Сильно развит также мозжечок в связи с овладением птицами воздушной стихией. Сходство птиц с костистыми рыбами в соотносительном развитии производных конечного, среднего и заднего отделов мозга можно характеризовать как своего рода экологоморфологический параллелизм. Обе группы овладели различными, но однородными средами: рыбы – водной, птицы – воздушной, которые ставили относительно минимальные

преграды для проявления одного из важнейших свойств животных – передвижения (рис. 64).

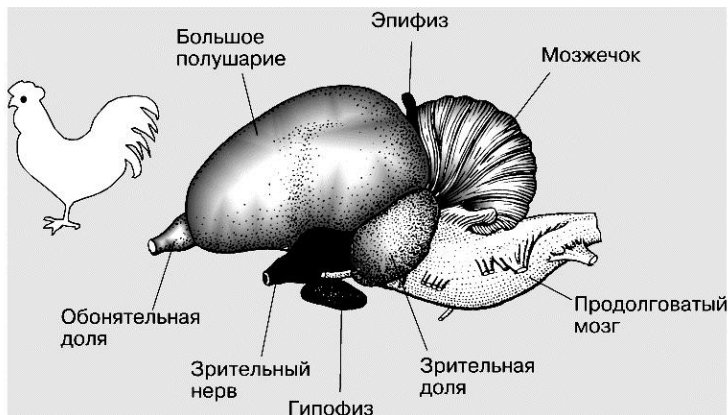


Рис. 64. Нервная система птиц

Спинальный мозг птиц отличается длинным шейным отделом и двумя сильными утолщениями соответственно обеим парам конечностей; из них крестцовое очень велико и включает расширение центрального канала, так называемый ромбовидный синус. Дорсальные и вентральные рога хорошо выражены.

Центральная нервная система *млекопитающих*, в том числе и человека, характеризуется прежде всего своеобразным развитием трех ее областей: конечного, промежуточного и заднего мозга на фоне весьма значительного увеличения размеров головного мозга в целом. Особенно увеличивается конечный мозг, получивший название большого, и задний мозг, уступающий ему по размерам и названный малым, или мозжечком.

Промежуточный мозг имеет относительно меньшие размеры, и его особенности не столько количественного, сколько качественного характера.

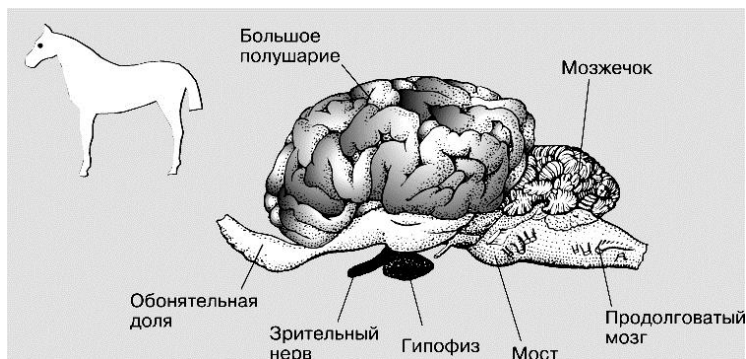


Рис. 65. Нервая система млекопитающих

У млекопитающих развитие переднего мозга сопровождалось бурным ростом новой коры, находящейся в тесной функциональной связи с таламусом промежуточного мозга. В коре закладываются эфферентные пирамидные клетки, которые связываются своими длинными аксонами с мотонейронами спинного мозга (рис. 65).

Таким образом, наряду с многозвенной экстрапирамидной системой появляются прямые пирамидные пути, которые обеспечивают непосредственный контроль над двигательными актами. Кортиковая регуляция движений у млекопитающих приводит к развитию филогенетически наиболее молодой части мозжечка – передней части задних долей полушарий, или неocerebellума. Неocerebellум приобретает двусторонние связи с новой корой.

На первом месте по своеобразию находится конечный, или большой, мозг, благодаря прогрессивному и преимущественному развитию его коры, или плаща. Это генетически новое образование, представлено ассоциативными полями высших корковых зрительных, слуховых, осязательных (стереогностических) центров, вклинивающихся в качестве неопаллиума между древними обонятельными корковыми полями – архипаллиумом и палеопаллиумом, оттесняя их одно – дорсомедиально, в качестве аммонова рога, другое – вентрально, в качестве грушевидной доли. Вторым важным моментом явилось образование новой комиссуры, связанной с новым плащом, – мозолистого тела, потеснившего комиссуру обонятельной коры – так называемый свод.

Рост новой коры у млекопитающих происходит настолько интенсивно, что старая и древняя кора оттесняются в медиальном направлении к мозговой перегородке. Бурный рост коры компенсируется формированием складчатости. У наиболее низко организованных однопроходных (утконос) на поверхности полушария закладываются первые две постоянные борозды, остальная же поверхность остается гладкой (*лиссэнцефалический тип коры*).

Как показали нейрофизиологические исследования, мозг однопроходных и сумчатых млекопитающих лишен еще соединяющего полушария мозолистого тела и характеризуется перекрытием сенсорных проекций в новой коре. Четкая локализация моторных, зрительных и слуховых проекций здесь отсутствует.

У плацентарных млекопитающих (насекомоядных и грызунов) отмечается развитие более четкой локализации проекционных зон в коре. Наряду с проекционными зонами в новой коре формируются ассоциативные зоны, однако границы первых и вторых могут перекрываться. Мозг насекомоядных и грызунов характеризуется наличием мозолистого тела и дальнейшим увеличением общей площади новой коры, развитием борозд и извилин (*гирэнцефалический тип* коры).

В процессе параллельно-адаптивной эволюции у хищных млекопитающих появляются теменные и лобные ассоциативные поля, ответственные за оценку биологически значимой информации, мотивацию поведения и программирование сложных поведенческих актов. Наблюдается дальнейшее развитие складчатости новой коры.

И, наконец, приматы демонстрируют наиболее высокий уровень организации коры головного мозга. Кора приматов характеризуется шестислойностью, отсутствием перекрытия ассоциативных и проекционных зон. У приматов формируются связи между фронтальными и теменными ассоциативными полями и, таким образом, возникает целостная интегративная система больших полушарий.

Промежуточный мозг заслуживает особого внимания потому, что его зрительные бугры, а не зрительные доли среднего мозга, содержат у млекопитающих первичные зрительные центры; именно их связи с новым ассоциативным полем, неопаллиумом, определили всю дальнейшую эволюцию млекопитающих, в конечном счете, человека,

благодаря широким возможностям в установлении временных нервных связей типа условных рефлексов.

Значительные изменения испытал у млекопитающих и мозжечок. К двум структурам заднего мозга – боковым ушкам (клочкам) и срединному червяку, – составляющим вместе палеоцеребеллум, прибавляются полушария, представляющие неocerebellарные части. С соседними отделами мозга мозжечок связывается тремя парами ножек.

Спинальный мозг продолжает развиваться прогрессивно – кроме хвостового его отдела, как в структурах серого вещества, образующих ядра, так в производных белого вещества – проводящих путях. У мелких животных преимущественное развитие получает серое вещество, так как в связи с малыми размерами проводящие пути также относительно коротки; у крупных, особенно гигантов, больше развивается белое вещество, пронизывая даже столбы серого вещества.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО КОНТРОЛЯ

1. Отличия в анатомическом строении нервной системы у Беспозвоночных и Позвоночных. 2. Характеристика основных этапов филогенеза нервной системы. 3. Особенности процесса цефализации. 4. Особенности дифференцировки головного мозга на отделы. 5. Особенности возникновения центров чувствительности. 6. Характеристика архенцефалона. 7. Двойственный характер среднего мозга. 8. Ромбовидный мозг как отдел девтеренцефалона. 9. Особенности филогенеза нервной

системы у простейших. 10. Особенности филогенеза нервной системы у низших кишечнополостных. 11. Особенности филогенеза нервной системы у ресничных червей. 12. Особенности филогенеза нервной системы у трематод. 13. Особенности филогенеза нервной системы у немертин. 14. Особенности филогенеза нервной системы у круглых червей. 15. Особенности филогенеза нервной системы у кольчатых червей. 16. Особенности филогенеза нервной системы у членистоногих. 17. Особенности филогенеза головного мозга у членистоногих. 18. Особенности филогенеза нервной системы у моллюсков. 19. Особенности филогенеза нервной системы у иглокожих. 20. Особенности филогенеза нервной системы у оболочников. 21. Особенности филогенеза нервной системы у головохордовых. 22. Особенности цефализации у круглоротых. 23. Особенности цефализации у хрящевых рыб. 24. Особенности цефализации у двудышащих рыб. 25. Особенности цефализации у костистых рыб. 26. Эволюционные изменения в нервной системе амфибий. 27. Эволюционные изменения в нервной системе рептилий. 28. Типы организации конечного мозга у рептилий. 29. Эволюционные изменения в нервной системе птиц. 30. Эволюционные изменения в нервной системе млекопитающих. 31. Основные закономерности эволюции нервной системы.

Литература

1. Андреева Н. Г. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных / Н. Г. Андреева, Д. К. Обухов. – СПб. : «Лань», 1999. – 382 с.
2. Варуха Э. А. Анатомия и эволюция нервной системы: Учеб. пособие / Варуха Э. А. – Ростов/нД : Изд-во РГУ, 1992. – 95 с.

3. *Карамян А. И.* Эволюция конечного мозга позвоночных / Карамян А. И. – Л. : Медицина, 1976. – 267 с.
4. *Куффлер С.* От нейрона к мозгу / С. Куффлер, Дж. Николс. – М. : Мир, 1979. – 439 с.
5. Начала физиологии: учебник для вузов / [Под ред. акад. А. Д. Ноздрачова]. – СПб. : Издательство «Лань», 2002. – 1088 с.
6. *Савельев С. В.* Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных / Савельев С. В. – М. : ГЭО-ТАР-МЕД, 2001. – 272 с.
7. *Сепш Е. К.* История развития нервной системы позвоночных / Сепш Е. К. – М. : Медгиз, 1959. – 428 с.
8. *Хомутов А. Е.* Анатомия центральной нервной системы / А. Е. Хомутов, С. Н. Кульба. – Ростов/нД : Феникс, 2005. – 352 с.
9. *Шеперд Г.* Нейробиология / Шеперд Г. – М. : Мир, 1987. – 454 с.
10. *Шляхтин Г. В.* Анатомия и эволюция нервной системы: учебное пособие для студентов психологов / Шляхтин Г. В. – Саратов, 1984. – 128 с.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В развитии центральной нервной системы отражен общий биологический закон – филогенетически более старые части мозга развиваются раньше, чем молодые. В центральной нервной системе созревание идет от спинного мозга, продолговатого, к среднему, промежуточному и к коре больших полушарий, причем филогенетически более молодые структуры отстают в развитии.

Развитие рефлекторных функций различных отделов мозга зависит от становления их морфологических (развитие нейронов, миелинизация волокон, образование связей между нейронами и др.) и функциональных (установление соответствующих величин лабильности, хронаксии, мембранного потенциала, потенциала действия и др.) особенностей. Трудно говорить о преобладании каких-то отдельных факторов, важно их единство на определенном этапе развития. Связывая появление различных рефлекторных реакций с развитием того или иного отдела головного мозга, необходимо иметь

в виду, что в их осуществлении принимают участие и другие отделы центральной нервной системы.

Организация нервной системы у позвоночных иная, чем у беспозвоночных, хотя и не всегда более сложная. Эволюция головного мозга позвоночных нашла отражение в эмбриональном развитии ЦНС, где можно проследить две важные эволюционные тенденции:

- увеличение размеров головного мозга
- усиление контроля поведения высшими мозговыми центрами.

Величина головного мозга у разных позвоночных различна, однако прямое сравнение его размеров не позволяет делать выводов об интеллекте или о роли ЦНС в поведении. У крупных животных головной мозг обычно крупнее, поскольку, чем крупнее тело, тем больше нервных волокон входит в мозг и выходит из него для управления мышцами. Поэтому в качестве мерил надо пользоваться соотношением величины мозга и всего тела.

Мозг птиц и млекопитающих обычно значительно крупнее. У грызунов и насекомоядных он сравнительно мал, у копытных и хищных гораздо больше. Самый крупный мозг у приматов и малый морских млекопитающих. Человеческий мозг в три раза крупнее, чем можно было бы ожидать для другого примата таких же размеров. Однако и среди людей существует значительная изменчивость по этому признаку. Мозг нормального человека может иметь объем от 1000 до 2000 см³, при средней норме – 1400 см³.

Величина головного мозга приблизительно указывает на число нервных клеток в нем. В крупном

мозге у каждого нейрона обычно более сложная система дендритов. Возникает вопрос: можем ли мы, сравнивая мозг разных позвоночных с учетом величины их тела, говорить об определенной тенденции, направленной на увеличение его размеров что подразумевает более полный и более сложный контроль поведения? Вопреки распространенному мнению нет равномерного увеличения размеров мозга при переходе от рыб к пресмыкающимся и далее к птицам и млекопитающим. У некоторых рыб мозг крупнее, чем у пресмыкающихся той же массы, а у ряда птиц больше, чем у некоторых млекопитающих.

Набрасывая схему эволюции головного мозга и интеллекта мы не находим постепенного перехода от примитивных к высшим животным. Джерисон вычислил коэффициент цефализации, относя размеры мозга каждого вида к размерам предполагаемым для среднего млекопитающего с такой же массой тела. Эта мера выявляет ряд существенных различий между разными группами, но есть исключения. Так, некоторые мелкие обезьяны стоят по этому параметру гораздо выше других приматов.

Если же размеры головного мозга относить не к размерам тела, а к размерам продолговатого мозга, то мозг крупных человекообразных обезьян окажется больше.

Коэффициенты цефализации ископаемых по этому параметру показывают, что за последние 3 млн. лет мозг увеличился.

В целом, прослеживая основные этапы эволюции мозга позвоночных, следует отметить, что

его развитие не сводилось просто к линейному увеличению размеров. В различных эволюционных линиях позвоночных могли иметь место независимые процессы увеличения размеров и усложнения цитоархитектоники различных отделов мозга. Примером тому может служить сравнение стриатального и кортикального типов организации переднего мозга позвоночных.

В процессе развития наблюдается тенденция к перемещению ведущих интегративных центров мозга в ростральном направлении от среднего мозга и мозжечка к переднему мозгу, но эту тенденцию нельзя абсолютизировать, так как мозг – это целостная система, в которой стволовые части играют важную функциональную роль на всех этапах филогенетического развития позвоночных. Кроме того, начиная с круглоротых, в переднем мозгу обнаруживаются проекции различных сенсорных модальностей, что говорит об участии этого отдела мозга в управлении поведением уже на ранних стадиях эволюции позвоночных.

Таким образом, нервная система проходит длительный путь развития, являясь самой сложной системой, созданной эволюцией. Эволюционные законы развития нервной системы можно свести к следующему:

- нервная система возникает и развивается в процессе взаимодействия организма с постоянно меняющимися условиями среды, поэтому нервная система лишена стабильности, так как непрерывно совершенствуется в фило- и онтогенезе.

- онтогенез нервной системы повторяет ее филогенез;

- к моменту рождения эволюционно древние отделы нервной системы сформированы хорошо, а эволюционно молодые отделы развиты хуже;

- в процессе эволюции наблюдается перемещение контролирующего действия к высшим отделам мозга от низших, поэтому вырабатывается субординация, соподчиненность эволюционно древних функций к эволюционно молодым;

- эволюция нервной системы шла в сторону усложнения, дифференцировки и специализации в строении, совершенствования и усложнения новых выполняемых функций.

ВОПРОСЫ К МОДУЛЮ

1. Деление нервной системы на отделы.
2. Какие функции выполняют клетки макроглии?
3. Какие функции выполняют клетки микроглии?
4. Строение сомы нейрона.
5. Классификация нейронов.
6. Особенности строения миелиновой оболочки.
7. Основные отличия в строении химического и электрического синапсов.
8. Назовите основные части рефлекторной дуги.
9. Строение нервного волокна. Нервы.
10. Характеристика оболочек спинного мозга.
11. Сегментарное деление спинного мозга.
12. Проводящие пути спинного мозга.
13. Деление головного мозга на отделы.
14. Внешнее строение продолговатого мозга
15. Основные нервные центры ретикулярной формации продолговатого мозга
16. Особенности строения основания моста.
17. Внешнее строение мозжечка.
18. Особенности строения червя мозжечка.
19. Основные ядра мозжечка.
20. Строение белого вещества мозжечка.
21. Особенности строения ромбовидной ямки.
22. Особенности среднего мозга.
23. Строение таламической области промежуточного мозга.
24. Основные ядра гипоталамуса.
25. Строение гипофиза.

26. Функциональное деление гипоталамуса на отделы.
27. Основные извилины и борозды лобной доли.
28. Основные извилины и борозды теменной доли.
29. Основные извилины и борозды затылочной доли.
30. Основные извилины и борозды височной доли.
31. Строение островка.
32. Какие структуры относятся к обонятельному мозгу.
33. Характеристика базальных ядер.
34. Особенности строения коры больших полушарий.
35. Характеристика волокон белого вещества больших полушарий.
36. Общий план строения глазного яблока.
37. Основные структуры ядра глазного яблока.
38. Строение фиброзной оболочки глазного яблока.
39. Строение сосудистой оболочки глазного яблока.
40. Строение сетчатки.
41. Особенности строения век.
42. Особенности строения слезного аппарата.
43. Строение наружного уха.
44. Строение барабанной полости.
45. Строение слуховых косточек.
46. Строение костной улитки.
47. Строение перепончатого лабиринта.
48. Строение кортиева органа.
49. Особенности строения органа равновесия.
50. Структура вестибулярного анализатора
51. Особенности строения органа вкуса.
52. Структура вкусового анализатора
53. Особенности строения органа обоняния.
54. Структура обонятельного анализатора.
55. Особенности строения сосочкового слоя кожи.
56. Особенности строения сетчатого слоя кожи.
57. Особенности строения подкожной основы.
58. Основные отличительные черты симпатической и парасимпатической систем.
59. Характеристика центральной части симпатической нервной системы.

60. Характеристика отделов симпатического ствола.
61. Характеристика парасимпатических ядер ствола мозга.
62. Характеристика метасимпатической нервной системы.
63. Чем образован спинномозговой нерв?
64. Что иннервирует ветви спинномозговых нервов?
65. Чем образовано шейное сплетение, его ветви и области иннервации?
66. Что иннервируют надключичные ветви плечевого сплетения?
67. Области иннервации мышечного нерва, среднего, лучевого и локтевого.
68. Чем образовано плечевое, поясничное и крестцовое сплетение?
69. Что иннервируют короткие ветви поясничного и крестцового сплетения?
70. Область иннервации бедренного нерва?
71. Седалищный нерв, его ветви и области иннервации?
72. Пренатальный период онтогенеза нервной системы.
73. Постнатальный период онтогенеза нервной системы.
74. Рост и развитие спинного мозга.
75. Рост и развитие продолговатого мозга и моста.
76. Рост и развитие среднего мозга.
77. Рост и развитие мозжечка.
78. Рост и развитие промежуточного мозга.
79. Рост и развитие базальных ядер.
80. Рост и развитие конечного мозга.
81. Общий филогенез нервной системы.
82. Филогенез нервной системы у беспозвоночных. Типы нервных систем. Особенности цефализации.
83. Филогенез нервной системы у позвоночных. Типы нервных систем. Типы организации головного мозга.

ТЕСТОВЫЕ ВОПРОСЫ

№1. Какую функцию выполняют микроглия:

- А. Защитную
- Б. Опорную
- В. Изоляционная
- Г. Фагоцитоз

№2. Какую функцию выполняют эпендимоциты:

- А. Защитную
- Б. Опорную
- В. Изоляционная
- Г. Фагоцитоз

№3. Какую функцию выполняют олигодендроглиоциты:

- А. Защитную
- Б. Опорную
- В. Изоляционная
- Г. Фагоцитоз

№4. О работоспособности нейрона можно судить по наличию:

- А. Тигроидного вещества
- Б. Аксонного холмика
- В. Пластид
- Г. Нейрофибрилл

№5. Характеристика дендритов:

- А. Передают нервный импульс от тела клетки
- Б. Передают нервный импульс к телу клетки
- В. Покрыты миелиновой оболочкой
- Г. Имеют рецепторный аппарат

№6. Характеристика аксонов:

- А. Передают нервный импульс от тела клетки
- Б. Передают нервный импульс к телу клетки
- В. Покрыты миелиновой оболочкой
- Г. Имеют рецепторный аппарат

№7. Укажите неверный ответ. В состав безмякотного нервного волокна входят:

- А. Осевого цилиндр
- Б. Миелиновая оболочка
- В. Швановские клетки
- Г. Аксолема
- Д. Нерв

№8. Укажите неверный ответ. В состав мякотного нервного волокна входят:

- А. Осевого цилиндр
- Б. Миелиновая оболочка
- В. Швановские клетки
- Г. Аксолема
- Д. Нерв

№9. Выберите правильную последовательность структур рефлекторной дуги:

- А. Рецептор – вставочный нейрон – афферентный нейрон – эффектор – эфферентный нейрон
- Б. Эффектор – афферентный нейрон – вставочный нейрон – эфферентный нейрон – рецептор
- В. Афферентный нейрон – эфферентный нейрон – вставочный нейрон – рецептор – эффектор
- Г. Рецептор – афферентный нейрон – вставочный нейрон – эфферентный нейрон – эффектор

№10. Место непосредственной передачи возбуждения в синапсах называется:

- А. Синаптическая щель

- Б. Пресинаптическая мембрана
- В. Постсинаптическая мембрана
- Г. Субсинаптическая мембрана

№11. Известно, что спинной мозг покрыт тремя оболочками. Оболочка, которая образует широкий цилиндрический мешок из плотной фиброзной ткани, называется:

- А. Твердая
- Б. Паутинная
- В. Мягкая

№12. Известно, что спинной мозг покрыт тремя оболочками. Оболочка, которая образует широкий цилиндрический мешок из покрытой эндотелием соединительной ткани, называется:

- А. Твердая
- Б. Паутинная
- В. Мягкая

№13. Известно, что спинной мозг покрыт тремя оболочками. Оболочка, которая плотно прилегает к наружной поверхности мозга и образуется рыхлой соединительной тканью, называется:

- А. Твердая
- Б. Паутинная
- В. Мягкая

№14. Аксоны нежного и клиновидного канатиков образуют:

- А. Латеральную петлю
- В. Ретикулярную формацию
- Б. Медиальную петлю
- Г. Внутреннюю капсулу

№15. Аксоны ядер черепно-мозговых нервов моста образуют:

- А. Трапецевидное тело
- Г. Основание
- Б. Покрышку
- Д. Ручки моста
- В. Ножки моста

№16. Аксоны собственных ядер моста образуют:

- А. Трапецевидное тело
- Г. Основание
- Б. Покрышку
- Д. Ручки моста

В. Ножки моста

№17. Во внешнем строении мозжечка выделяют:

- | | |
|--------------|--------------|
| А. Крышу | Г. Основание |
| Б. Покрышку | Д. Червь |
| В. Полушария | |

№18. Укажите неверный ответ. Средний мозг состоит из:

- | | |
|-------------------------|---------------------|
| А. Бугров четверохолмия | Г. Серого бугра |
| Б. Покрышки | Д. Черного вещества |
| В. Ножек | Е. Полосатого тела |

№19. Укажите неверный ответ. Таламическая область промежуточного мозга состоит:

- | | |
|---------------|----------------|
| А. Таламус | В. Гипоталамус |
| Б. Эпиталамус | Г. Метаталамус |

№20. Укажите неверный ответ. Подбугорная область промежуточного мозга состоит:

- | | |
|-------------------------|----------------|
| А. Зрительный перекрест | В. Эпифиз |
| Б. Гипофиз | Г. Серый бугор |

№21. Известно, что таламус делится на пять ядер. Какое ядро связано с ретикулярной формацией:

- | | |
|----------------|---------------|
| А. Переднее | Г. Медиальное |
| Б. Латеральное | Д. Заднее |
| В. Центральное | |

№22. Известно, что таламус делится на пять ядер. Какое ядро связано с органом зрения:

- | | |
|----------------|---------------|
| А. Переднее | Г. Медиальное |
| Б. Латеральное | Д. Заднее |
| В. Центральное | |

№23. Известно, что таламус делится на пять ядер. Какое ядро связано с сознательными восходящими путями:

- | | |
|-------------|---------------|
| А. Переднее | Г. Медиальное |
|-------------|---------------|

- Б. Латеральное Д. Заднее
В. Центральное

№24. Какая структура таламической области отвечает за процессы роста и половое созревание:

- А. Таламус В. Латеральное коленчатое тело
Б. Эпифиз Г. Медиальное коленчатое тело

№25. В какой структуре гипоталамуса находятся эмоциональные центры:

- А. Воронка В. Серый бугор
Б. Сосцевидные тела Г. Зрительный тракт

№26. В какой борозде находится ядро зрительного анализатора:

- А. Предцентральной В. Шпорной
Б. Сильвиевой Г. Коллатеральной

№27. В какой извилине находится ядро слухового анализатора:

- А. Предцентральной Г. Постцентральной
Б. Средней височной Д. Верхней височной
В. Нижней лобной Е. Гиппокамповой

№28. В какой извилине находится ядро чувствительного анализатора:

- А. Предцентральной Г. Постцентральной
Б. Средней височной Д. Верхней височной
В. Нижней лобной Е. Гиппокамповой

№29. В какой извилине находится ядро двигательного анализатора:

- А. Предцентральной Г. Постцентральной
Б. Средней височной Д. Верхней височной
В. Нижней лобной Е. Гиппокамповой

№30. Серое вещество конечного мозга представлено базальными ядрами. Структурой какого ядра является бледный шар:

- А. Хвостатого
- Б. Чечевицеобразного
- В. Ограды
- Г. Миндалевидных ядер
- Д. Полосатого тела

№31. Серое вещество конечного мозга представлено базальными ядрами. Какое ядро окружает таламус:

- А. Хвостатое
- Б. Чечевицеобразное
- В. Ограда
- Г. Миндалевидные ядра
- Д. Полосатое тело

№32. Серое вещество конечного мозга представлено базальными ядрами. Какая структура образуется в результате соединения хвостатого ядра и скорлупы:

- А. Хвостатое
- Б. Чечевицеобразное
- В. Ограда
- Г. Миндалевидные ядра
- Д. Полосатое тело

№33. Кора больших полушарий делится на шесть слоев. Выберите правильную последовательность расположения слоев коры:

- А. Молекулярный – малых и средних пирамид – наружный зернистый – больших пирамидных клеток – внутренний зернистый – полиморфный
- Б. Наружный зернистый – полиморфный – малых и средних пирамид – молекулярный – больших пирамидных клеток – внутренний зернистый
- В. Полиморфный – малых и средних пирамид – наружный зернистый – молекулярный – больших пирамидных клеток – внутренний зернистый
- Г. Молекулярный – наружный зернистый – малых и средних пирамид – внутренний зернистый – больших пирамидных клеток – полиморфный

№34. Белое вещество больших полушарий состоит из трех видов волокон. Какие волокна образуют лучистый венец:

- | | |
|-------------------|--------------------------------------|
| А. Ассоциативные | Г. Мозолистое тело |
| Б. Комиссуральные | Д. Свод |
| В. Проекционные | Е. Передняя и задняя мозговые спайки |

№35. В синапсах симпатической нервной системы выделяют медиатор:

- | | |
|----------------|-----------------|
| А. Адреналин | В. Норадреналин |
| Б. Ацетилхолин | Г. Вазопрессин |

№36. В синапсах парасимпатической нервной системы выделяют медиатор:

- | | |
|----------------|-----------------|
| А. Адреналин | В. Норадреналин |
| Б. Ацетилхолин | Г. Вазопрессин |

№37. Центральная часть симпатической нервной системы представлена:

- А. Ядрами III, VII, IX, X парами черепно-мозговых нервов
- Б. Латеральными промежуточными ядрами грудных сегментов
- В. Предпозвоночными узлами и нервными сплетениями
- Г. Ядрами II, III, IV крестцовых сегментов спинного мозга

№38. Центральная часть парасимпатической нервной системы представлена:

- А. Ядрами III, VII, IX, X парами черепно-мозговых нервов
- Б. Латеральными промежуточными ядрами грудных сегментов
- В. Предпозвоночными узлами и нервными сплетениями
- Г. Ядрами II, III, IV крестцовых сегментов спинного мозга

№39. Согласно филогенетического закона, те отделы НС, которые к моменту рождения лучше развиты являются эволюционно древними, а те отделы, которые хуже развиты – эволюционно молодыми. Какая из предложенных структур мозга является эволюционно древней:

- | | |
|-----------------------|--------------------------------|
| А. Полушария мозжечка | В. Красные ядра среднего мозга |
|-----------------------|--------------------------------|

Б. Пролонговатый мозг Г. Червь мозжечка

№40. Согласно филогенетического закона, те отделы НС, которые к моменту рождения лучше развиты являются эволюционно древними, а те отделы, которые хуже развиты – эволюционно молодыми. Выберите верную эволюционную цепочку:

А. Таламус – гипоталамус – базальные ядра - плащ

Б. Таламус – базальные ядра – гипоталамус - плащ

В. Базальные ядра – таламус – гипоталамус – плащ

№41. Какая пара черепно-мозговых нервов иннервирует органы пищеварения, дыхания, сердце:

А. Глазодвигательный нерв Г. Преддверноулитковый нерв

Б. Блоковый нерв Д. Блуждающий нерв

В. Отводящий нерв

№42. Какая пара черепно-мозговых нервов иннервирует наружную прямую мышцу глаза:

А. Глазодвигательный нерв Г. Преддверноулитковый нерв

Б. Блоковый нерв Д. Блуждающий нерв

В. Отводящий нерв

№43. Какая пара черепно-мозговых нервов иннервирует мышцы, суживающие зрачок:

А. Глазодвигательный нерв Г. Преддверноулитковый нерв

Б. Блоковый нерв Д. Блуждающий нерв

В. Отводящий нерв

№44. Какая пара черепно-мозговых нервов иннервирует орган слуха и равновесия:

А. Глазодвигательный нерв Г. Преддверноулитковый нерв

Б. Блоковый нерв Д. Блуждающий нерв

В. Отводящий нерв

№45. Какая пара черепно-мозговых нервов иннервирует верхнюю косую мышцу глаза:

А. Глазодвигательный нерв Г. Преддверноулитковый нерв

Б. Блоковый нерв
В. Отводящий нерв

Д. Блуждающий нерв

№46. Какая пара черепно-мозговых нервов иннервирует грудинноключичнососцевидную и трапецевидную мышцы:

А. Тройничный нерв

Г. Добавочный нерв

Б. Лицевой и промежуточный

Д. Подъязычный нерв

В. Языко-глоточный нерв

№47. Какая пара черепно-мозговых нервов иннервирует слизистую оболочку полости рта, носа, вкусовые сосочки, слюнные железы, мимическую мускулатуру:

А. Тройничный нерв

Г. Добавочный нерв

Б. Лицевой и промежуточный

Д. Подъязычный нерв

В. Языко-глоточный нерв

№48. Какая пара черепно-мозговых нервов иннервирует кожу лица, конъюнктиву глаза, вкусовые сосочки, жевательную мускулатуру:

А. Тройничный нерв

Г. Добавочный нерв

Б. Лицевой и промежуточный

Д. Подъязычный нерв

В. Языко-глоточный нерв

№49. Какая пара черепно-мозговых нервов иннервирует собственные мышцы языка, мышцы, приводящие в движение язык:

А. Тройничный нерв

Г. Добавочный нерв

Б. Лицевой и промежуточный

Д. Подъязычный нерв

В. Языко-глоточный нерв

№50. Какая пара черепно-мозговых нервов иннервирует корень языка, вкусовые сосочки, околоушную слюнную железу:

А. Тройничный нерв

Г. Добавочный нерв

Б. Лицевой и промежуточный

Д. Подъязычный нерв

В. Языко-глоточный нерв

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

«

«биологические часы», 144
 «луковица», 117
 «ортогон», 344
 «тигроидное» вещество, 91
 «эндон», 344

А

автономная нервная система, 81, 248
 агнозия, 158
 аденогипофиз, 149
 адреналин, 253, 269
 акалькулия, 159
 аксонный холмик, 92
 аксоны, 91, 124, 133, 172, 203, 236, 248, 261, 343, 356, 359
 алексия, 163
 аллокортекс, 178, 180
 альтернирующие параличи, 121
 ампулярная ножка, 217
 амузия, 164
 амфибии, 363

анализатор, 189
 аортальное сплетение, 259
 апраксия, 158
 аркуатное ядро, 148
 архенцефалон, 338
 археокортекс, 164, 178
 археоцереbellum, 360
 ассоциативные волокна, 133, 173
 астазия, 134
 астроглия, 82
 астроциты, 82, 83, 85
 атаксия, 134
 атетоз, 169
 атропин, 254
 афазия Брока, 156
 афазия Вернике, 163
 афферентное волокно, 101, 238
 афферентные, 94, 98, 108, 110, 122, 123, 177, 255, 295, 361

Б

базальнолатеральные ядра, 171
 базальные ядра, 167, 320

- барабанная лестница, 219
 барабанная перепонка, 212, 213
 барабанная полость, 213
 барабанная струна, 266
 барорецепторы, 244
 бедренный нерв, 283
 белое вещество, 81, 110, 119, 133, 164, 173, 390
 белая соединительная ветвь, 254
 бессознательные пути, 111
 биполярный нейрон, 92, 93
 бластоцель, 291, 292
 бледный шар, 168, 169, 389
 блоковый нерв, 139
 блуждающий нерв, 120
 боковой пирамидальный путь, 113
 боковая промежуточная субстанция, 254
 боковые желудочки, 151, 295
 боковые рога, 106
 большеберцовый нерв, 284
 большой круг Папеса, 180
 большой черепной нерв, 258
 борозда, 151
 брови, 205
 бугорок ушной раковины, 211
 бугры четверохолмия, 138, 140, 141, 340
 булава, 118
 бульбомезенцефальная система, 358
- В**
- вазопрессин, 147, 148, 149
 вегетативный гипоталамус, 148
 веки, 205, 206, 315
 вентральный (передний) спинно-мозжечковый путь, 113
 веревчатые тела, 119, 133, 136
 верхнее слюноотделительное ядро, 251, 260
 верхняя доля, 128
 верхнемедиальное ядро, 147
 верхние ножки, 133
 верхний мозговой парус, 135
 верхний продольный пучок, 174
 верхний червь, 129
 верхняя теменная доля, 158
 вестибулоспинальный путь, 111, 114
 вестибулярная мембрана, 219
 вестибулярный анализатор, 224
 височная доля, 161
 височно-затылочная борозда, 161
 височные извилины, 161
 висцерорецепторы, 112
 вкусовая почка, 224
 вкусовое отверстие, 224
 внутреннее ухо, 216
 внутренняя капсула, 175
 внутренняя ось глазного яблока, 190
 внутриглазная жидкость, 195

внутристенная
(межстенная) борозда,
156

вокругжелудочковое ядро,
147

волос, 231

волосковые клетки, 221, 222

волосяные мешочки, 233

воронка, 146

восковидная ригидность,
170

восходящие пути, 110, 112,
119, 121, 123, 140, 244,
295, 359, 364

вспомогательный аппарат
глаза, 205

вставочные нейроны, 94, 255

вторичная слуховая зона,
163

вторичная барабанная
перепонка, 217

выпускники склеры, 197

Г

ганглиозная пластина, 292

ганглиозные валики, 292

гастроцель, 292

гаструляция, 292

гематоэнцефалический
барьер, 94, 278

гиалоплазма, 90

гиперорализм, 184

гипертонус, 168

гипокинез, 170

гипоневральная система,
354

гипоталамическая область,
146

гипоталамус, 150, 319

гипофиз, 145, 146, 149, 183

гиппокамп, 166, 187

гирэнцефалический тип, 372

гистиоциты, 87

глазки Гесса, 357

глазное яблоко, 190

глазодвигательный нерв,
139

глия, 233

глоточное отверстие, 214

глубокий малоберцовый
нерв, 285

головной мозг, 15, 81, 110,
114, 141, 239, 292, 297,
335, 336, 338, 345, 346,
348, 353, 355, 357, 365, 377

головохордовые, 356

гомеостаз, 278

гребенчатая связка, 201

гребешки, 223

гребешки кожи, 229

Д

двигательные нейроны, 94,
98, 107, 108, 110, 111, 121,
131, 170, 301, 314, 340,
348, 350, 356

двубрюшная долька, 129

двунейронную дуга, 102

двтеренцефалон, 338

дезэквилибрация, 134

дейтоцеребрум, 349

дендриты, 15, 86, 91, 92, 312,
343

децеребрационная
регидность, 141

диафрагмальный нерв, 280

диск зрительного нерва,
197, 203

дискис Меркеля, 234
 дистония, 134
 диэнцефалотелэнцефальная система, 365
 добавочное ядро, 259
 добавочный нерв, 120
 дольки островка, 164
 дорсальное ядро блуждающего нерва, 251
 дорсальный (задний) спинно-мозжечковый путь, 113
 дуга автономного рефлекса, 248, 249

З

завиток., 211
 заднее добавочное ядро оливы, 118
 заднее утолщение, 175
 заднее ядро, 147
 задняя доля, 129
 задние корешки, 106, 107, 108, 109, 110, 117, 174, 175, 240, 279, 348
 задние щипцы, 175
 задний мозг, 124
 задний полюс, 190
 задняя камера глазного яблока, 194
 заперательный нерв, 284
 зародышевый период, 291
 затылочная доля, 159
 затылочные борозды, 159
 зауропсидный тип, 365
 звездчатый узел, 258
 зигота, 291
 зрачковый рефлекс, 316
 зрачок, 200

зрительная агнозия, 158
 зрительная часть сетчатки, 202
 зрительный анализатор, 210
 зрительный перекрест, 146
 зрительный тракт, 146
 зубчатая извилина, 166
 зубчатое ядро, 132

И

иглокожие, 353
 извилина, 151
 изокортекс, 178
 иммуносимпатэктомия, 270
 интерорецепторы, 112, 244, 245
 интероцептивный анализатор, 247
 interoception, 242
 интрамуральные узлы, 249, 264
 ирритантные рецепторы, 246
 ихтиопсидный тип, 361

К

капсула глазного яблока, 195
 клетки Гортгеа, 87
 клетки Пуркинье, 131, 312
 клетки Родэ, 356
 клетки Хензена, 221
 клетки-столбы, 221
 клетки Беца, 113, 118, 172
 клин, 161
 клиновидное ядро, 118
 клиновидный бугорок, 118

клиновидный путь, 111, 112
 клочок, 129
 клюв, 175
 кожа, 228
 кожная рецепция, 232
 козелок, 211
 колбочки, 204
 коленчатые тела, 143, 144
 коллатеральная борозда, 161
 кольчатые черви, 346
 комиссуральные волокна, 133, 174
 комиссуры, 344, 345, 347, 348, 352
 комплекс Гольджи, 87, 89
 конечная пластинка, 175
 конечный мозг, 151, 164, 322, 339, 362, 367, 368
 коннективы, 347, 348, 352
 конский хвост, 109
 консолидации памяти, 186
 конъюнктива, 207
 кора мозжечка, 129
 корешки спинного мозга, 108
 короткие ассоциативные волокна, 110
 кортикальный тип, 367
 костистые рыбы, 362
 костная улитка, 217
 костный лабиринт, 216
 коэффициенты цефализации, 378
 край роговицы, 196
 красное ядро, 140, 313
 крестцовое сплетение, 284
 крипты радужки, 201
 круглое окно, 217
 круглоротые, 357
 круглые черви, 346

крыло центральной доли, 128
 крылонебный узел, 260
 крыша, 138
 крючковидный пучок, 174
 крючок, 166

Л

ладья, 211
 латеральная область, 149
 латеральная петля, 125
 латеральный кожный нерв, 283
 латеральные апертуры, 135
 лемнисковая система, 235, 239
 лестница преддверия, 219
 лестничной нервной системы, 347
 лиановидные волокна, 131
 либерины, 148
 лимбическая система, 177, 181
 лиссэнцефалический тип, 371
 лицевой бугорок, 136, 137
 лицевой и промежуточный нервы, 126
 лобная доля, 154, 155
 локтевой нерв, 282
 лучевой нерв, 282
 лучистый венец, 175

М

макроглия, 82
 макрофаги, 87
 малое кольцо, 201

- малый затылочный нерв, 280
малый комплекс, 180
малый чревной нерв, 258
мамиллярный комплекс, 149
маточка, 222
медиальная область, 148
медиальное добавочное ядро оливы, 118
медиальные апертуры, 135
медиальная петля, 119, 240
медиаторы, 15, 100, 253, 263
медуллярная трубка, 292
медуллярная пластинка, 292
межталамическое сращение, 142
межузловой сегмент, 97
мезаксон, 95
мезокортекс, 178
мезэнцефалоцеребеллярная система, 362
мелатонин, 144
меридианы, 191
метасимпатическая нервная система, 263
метаталамус, 142, 295
механорецепторы, 244
миелинизированные волокна, 94, 149
миелиновая оболочка, 86, 91, 92, 97
миелиновая пластинка, 96
миелин, 86
микроволоконца, 100
микроглия, 82, 84, 384
микротрубочки, 91, 92
микрофибриллы, 91
микрофиламенты, 91
миндалевидный комплекс, 182
миндалевидное ядро, 170
миндалины мозжечка, 129
митохондрии, 83, 90, 92, 100
млекопитающие, 369
многонейронную дуга, 103
мозговые спайки, 175
мозжечок, 127, 129, 130, 132, 134, 311, 360
мозолистое тело, 145, 151, 175
моллюски, 351
молоточек, 216
моносинаптическая дуга, 103
мост, 124, 307
моховидные волокна, 131
мочка уха, 211
мультиполярный нейрон, 92, 93
мышечнокожный нерв, 281
мышечные веретена, 242, 243

Н

- надзрительное ядро, 147
надключичные нервы, 280
наковальня, 216
наружная ось глазного яблока, 190
наружный слуховой проход, 211
насечки шмидта – лантермана, 97
натянутая часть барабанной перепонки, 212
нейрогипофиз, 149
нейроглия, 82, 86
нейрон, 90, 92, 93, 102, 210, 222, 224, 225, 226, 228,

250, 251, 253, 254, 255,
260, 272, 277, 385
нейропиль, 332
нейроплазма, 90
нейрофизины, 147
немертины, 345
немиелинизированные
волокна, 94, 236
ненатянутая часть, 212
неокортекс, 166
неостриатум, 168
нерв, 98, 120, 126, 127, 139,
221, 224, 244, 255, 258,
260, 261, 279-287, 350, 383,
391, 392
нервная система, 79-82, 343-
349, 351, 355, 360, 364,
366, 369
нервное волокно, 94
нервный центр, 102, 119, 349
несвободные
инкапсулированные
окончания, 233
неспецифические ядра, 143
нижнее слюноотделительное
ядро, 261
нижняя доля, 129
нижнемедиальное ядро, 147
нижние ножки, 133
нижний мозговой парус, 135
нижний продольный пучок,
174
нижний червь, 129
нижняя теменная доля,
158
низшие кишечнополостные,
342
нисходящие пути, 110, 113,
119, 121, 183, 354, 359
ноготь, 231
ножки среднего мозга, 140

норадреналин, 253, 269
ноцицепторы, 235

О

оболочники, 355
обонятельная луковица, 166,
179
обонятельный анализатор,
228
обонятельные клетки, 226
обонятельный мозг, 166, 180
обонятельный тракт, 166
обонятельный треугольник,
166
общий биологический
закон, 291
общий конечный путь, 272
общий малоберцовый нерв,
285
овальное окно, 217
ограда, 171
околожелудочковое ядро,
147
окситоцин, 147, 149
оливы, 116, 117, 118, 132
олигодендроглия, 82
олигодендроциты, 86
онтогенез, 12, 14, 290, 329,
330
орган вкуса, 224
орган зрения, 190
орган обоняния, 226
орган равновесия, 222
ортогональная нервная
система, 344
осевой цилиндр, 95, 96
основание, 124
основная мембрана, 219, 220,
221, 222

островок, 164
 ось хрусталика, 193
 отводящий нерв, 126
 отоконии, 223
 отолитовый аппарат, 223

П

палеокортекс, 165, 177
 палеостриатум, 168
 палеоцереbellум, 360
 паллидум, 168, 169, 320, 321, 326
 палочки, 204
 паравертебральные узлы, 249
 парагиппокампальная извилина, 163, 185
 парасимпатическая нервная система, 259
 паутинная оболочка, 104, 105, 109
 первичная слуховая зона, 163
 передние корешки, 108, 109, 262, 279
 передние рога, 106
 передние щипцы, 175
 передний бугорок, 142
 передний мозг, 115, 294, 336, 358, 365
 передний пирамидальный путь, 113
 передний полюс, 190
 передняя камера глазного яблока, 195
 перекрест пирамид, 117
 перепончатый лабиринт, 216, 219
 перехват Ранвье, 97, 239

периваскулярные мембраны, 84
 перивентрикулярная область, 148
 периневрий, 98
 периферическая нс, 81
 пирамиды, 117, 118, 127, 215, 217, 261
 плащ, 171
 плечевое сплетение, 280
 поверхностные концевые органы, 237
 подкожная основа, 230
 подошвенный рефлекс, 303
 подпаутинное пространство, 105, 106, 135, 216
 подушка, 142
 подчревное сплетение, 259
 подъязычный нерв, 120
 покрывка, 124, 125, 138, 140
 полисинаптическая дуга, 103
 половое сплетение, 262
 полосатое тело, 167-169
 полукруглые каналы, 216, 217
 полулунная складка конъюнктивы, 207
 поля фореля, 150
 постганглионарные нервные волокна, 250, 255, 260
 постнатальный период, 296
 постцентральная извилина, 156
 постцентральная борозда, 156
 пояс, 174
 поясная борозда, 153-155, 157

поясная извилина, 166
поясничное утолщение, 103,
104, 297, 299
поясничное сплетение, 280,
283
перевертебральные узлы, 249
преганглионарные волокна,
250, 257
преддверие, 217
преддверно-улитковый
нерв, 127
предимплантационный
период период, 291
предпозвоночные узлы, 258
предцентральная борозда,
154, 155
предцентральная извилина,
154
пренатальный период, 291
пресинаптическое
окончание, 100
пресубикулум, 178
пробковидное ядро, 132
продолговатый мозг, 116,
117, 121, 306, 391
проекционные волокна, 133,
175
прозрачная перегородка,
151, 177
промежуточная часть
гипофиза, 149
промежуточный мозг, 141,
372
промежуточное вещество,
106
проприорецепторы, 112, 242
проприоцептивный
анализатор, 243
проприоцепция, 242
простая ножка, 217
простейшие, 342

противозавиток, 211
протоплазматические
астроциты, 83
протоцеребрум, 349
прямые извилины, 154
псевдоуниполярный
нейрон, 92, 93
психическая слепота, 184
птицы, 367
пупок барабанной
перепонки, 213
пучок Бурдаха, 106, 112
пучок Голля, 106, 112
пятно, 197, 203
пятнышки, 223

Р

радужка, 199
разбросанноузловой тип,
351
рептилии, 365
ресницы, 205
ресничная мышца, 198
ресничный поясок, 199
РЕСНИЧНОЕ ТЕЛО, 198
ресничный венчик, 199
ресничный кружок, 199
ресничный поясок, 193
ресничный узел, 260
ресничные черви, 344
ретикулоспинальные
волокна, 123
ретикулоцеребеллярные
волокна, 123
ретикулярная формация,
119, 122, 124, 125, 140,
307, 332
рефлекс Бабинского, 303
рефлекс Моро, 314

рефлексогенная зона, 103
 рефлекторная дуга, 101
 рецептор, 101, 102, 112, 127,
 189, 225, 233, 234, 237,
 242, 245, 250, 301, 336,
 357, 385
 рецепторы прикосновения,
 234
 релизинг-гормоны, 148
 роговица, 195, 196
 ромбовидная ямка, 137
 ромбовидный мозг, 115
 ромбовидный мозг, 115, 295,
 340
 руброспинальный путь, 111,
 114, 140
 ручки бугорка, 139

С

свободные простые нервные
 окончания, 233
 свод, 175
 сегмент, 109
 седалищный нерв, 284
 сенситизация, 271
 сенсорные, 98, 184, 273
 сердечные нервы, 257
 серое вещество, 81, 106, 129,
 142, 147, 164, 167, 324, 389
 серотонин, 144, 148
 серые соединительные
 ветви, 256
 серый бугор, 146
 сетевидная нервная
 система, 332
 сетчатка, 93, 190, 202, 210
 СЕТЧАТЫЙ СЛОЙ, 229
 сальвиев водопровод, 139

симпатическая нервная
 система, 254, 268, 274
 симпатический ствол, 256
 синапс, 99
 синаптическая щель, 99, 100
 синаптические пузырьки,
 92, 99, 100, 101
 синаптический комплекс,
 101
 синаптическая задержка, 99
 синусоиды, 149
 система тревоги, 278
 склера, 191, 194, 196, 200
 скорлупа, 168, 169
 слезное озеро, 206
 слезный аппарат, 205
 слезное мяско, 206
 слезный сосочек, 207
 слепое пятно, 203
 слепая часть сетчатки, 204
 слепое отверстие, 117
 слуховая агнозия, 158
 слуховая труба, 214
 слуховой анализатор, 222
 слуховые косточки, 213, 215,
 221
 слуховые поля, 136, 137
 смешанные нервы, 99
 собственно кожа, 229
 собственные ядра моста, 125
 соединительные ручки, 133
 сознательные пути, 111, 142,
 387
 соматически двигательные
 ядра, 107
 соматически
 чувствительные ядра,
 107
 соматическая система, 81
 соматостатин, 148

соматотопическое
представительство, 240
сосательный рефлекс, 309
сосочковый слой, 229
сосудистая оболочка, 105,
191, 195, 197, 200, 350
сосцевидные тела, 145, 146,
176, 178, 180
специфические ядра, 143
спинное промежуточное ядро,
262
спинной мозг, 81, 103, 104,
107, 109, 297-299, 365, 369,
373
спинномозговой нерв, 279
спинномозговой узел, 102,
108, 255
спинно-таламический путь,
111, 113, 365
спиральный орган, 220
срединный нерв, 281
срединное возвышение, 136,
137, 147
среднее ухо, 213
средние ножки, 133
средний мозг, 294
средний мозг, 13, 137, 138,
294, 340, 363, 387
стадия гастролы, 292
статины, 148
статоакустические ганглии,
93
ствол смешанного
спинномозгового нерва,
108
стекловидная влага, 192
стекловидное тело, 192
стекловидная ямка, 192
стенки среднего уха, 214
стереоцилии, 221

стоматогастрическая
нервная система, 346
стремя, 216
стриатальный тип, 367
стриопаллидарная система,
168
строма, 196
субдуральное пространство,
105
субсинаптическая
мембрана, 101
субталамическое ядро, 150
субталамус, 147, 150
супрахиазмное ядро, 148
суставные
механорецепторы, 242
сухожильные органы
Гольджи, 242
сухожильные рефлекссы, 304

Т

тактильная агнозия, 159
таламус, 142, 145, 150, 167,
169, 179, 240, 295, 318,
364, 365, 387, 389, 391
тектоспинальный путь, 111,
114
тельца Мейснера, 234
тельца Паччини, 234
тельца Руффини, 234
теменная афазия, 159
теменная доля, 156
теменно-затылочной
бороздой, 156
терминальная нить, 104
терморепрепторы, 235, 236
ткань, 82
тонкая долька, 129

тонкий проводящий путь, 112
 тонкое ядро, 118
 трапециевидное тело, 124, 125
 трематоды, 345
 треугольная ямка, 211
 треугольник блуждающего нерва, 136, 137
 треугольник поводка, 143
 треугольник подъязычного нерва, 136, 137
 тритocereбрум, 349, 350
 тройничный нерв, 126
 трубчатая нервная система, 334
 тубулярная часть гипофиза, 150
 туловищный мозг, 335, 348, 354, 355

У

угловая извилина, 159
 узелок, 128, 129
 узловая нервная система, 333
 униполярный нейрон, 92
 установочный рефлекс, 316
 ушная раковина, 211

Ф

феномен Орбели-Гинецинского, 267
 fetalный период, 291
 фибриллярные астроциты, 83

фиброзная оболочка, 104, 105, 195, 214

Х

хватательный рефлекс, 302
 хвостатое ядро, 167
 хеморецепторы, 245
 химический синапс, 99, 100
 хорая, 170
 хрусталик, 192
 хрящевые рыбы, 359

Ц

центр Брока, 156
 центр Вернике, 163
 центральная борозда, 154, 156
 центральная ямка, 203
 центральная НС, 81
 центральный канал, 106, 107, 292, 295
 церебеллоретикулярные волокна, 123
 цистерны гладкого ЭПР, 100
 цитоскелет, 91

Ч

червь, 128, 129, 387, 391
 черная субстанция, 313
 черное вещество, 140, 141
 четвертый желудочек, 135
 четырехугольная доля, 128
 чечевицеобразное ядро, 168
 членистоногие, 348
 чревное сплетение, 258

Ш

шаровидное ядро, 132
 шванновские клетки, 85, 95
 шейное утолщение, 103, 104, 299, 367, 383
 шейное сплетение, 280, 287
 шипики, 92
 шишковидное тело, 138, 143
 шпорная борозда, 161

Э

экваториальный диаметр, 193
 экватор, 191
 экватор хрусталика, 193
 эоцитоз, 101
 экстерорецепторы, 112
 экстирпация, 326
 эктодерма, 292
 эктоневральная нервная система, 353
 электрический синапс, 99
 эндоневрий, 98
 эндоплазматическая сеть, 85, 89
 энтодерма, 292
 эктоневральная система, 353
 энториальная область, 178
 энцефализация, 357, 358
 эпендима, 82, 87
 эпендимоциты, 88, 89, 90, 384
 эпидермис, 228
 эпинервий, 98

эпиталамус, 142, 143, 145, 295
 эпифиз, 144, 387, 388
 эрготоксин, 254
 эффектор, 102, 250, 385
 эфферентное волокно, 98, 102, 110, 122, 275
 эфферентные нейроны, 94, 172, 255, 370

Ю

юктакапиллярные рецепторы, 246

Я

ядра автономной нервной системы, 108
 ядра таламуса, 143
 ядра хрусталика, 193
 ядра шва, 122
 ядро, 85, 87, 91, 96, 97, 111, 116, 118, 120, 121, 126, 127, 132, 139, 140, 145, 147, 148, 150, 156, 167, 169, 170, 178, 194, 222, 228, 251, 259, 260, 261, 262, 300, 310, 312, 313, 320, 325, 340, 387, 388, 389
 ядро бугра, 147
 ядро оливы, 118
 ядро шатра, 133
 ядро Якубовича, 251
 языкоглоточный нерв, 120
 язычная извилина, 161

ОТВЕТЫ НА ТЕСТОВЫЕ ВОПРОСЫ

- | | |
|----------|----------|
| 1. Г | 26. В |
| 2. А | 27. Д |
| 3. В | 28. Г |
| 4. А | 29. А |
| 5. Б, Г | 30. Б |
| 6. А, В | 31. А |
| 7. Б, Д | 32. Д |
| 8. Д | 33. Г |
| 9. Г | 34. Г |
| 10. Г | 35. А, В |
| 11. А | 36. Б |
| 12. Б | 37. Б |
| 13. В | 38. А, Г |
| 14. Б | 39. Б |
| 15. А | 40. В |
| 16. Д | 41. Д |
| 17. В, Д | 42. В |
| 18. Г, Е | 43. А |
| 19. В | 44. Г |
| 20. В | 45. Б |
| 21. Г | 46. Г |
| 22. Д | 47. Б |
| 23. Б | 48. А |
| 24. Б | 49. Д |
| 25. В | 50. В |

Учебное издание

БОЯРЧУК Елена Дмитриевна

АНАТОМИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

*Учебник для студентов
высших учебных заведений*

За редакцией автора

Здано до склад. 12.05.2014р. Підп. до друку 4.06.2014р.
Формат 60x84^{1/16}. Папір офсетний. Гарнітура Cambria.
Друк різнографічний. Ум.друк. арк. 23,65.
Наклад 300 прим. Зам. №.

Видавець

**Видавництво Державного закладу
«Луганський національний університет імені Тараса Шевченка»,**
вул. Оборонна, 2, м. Луганськ, 91011, Тел. / факс: (0642) 58-03-20.
E-mail: alma-mater@list.ru
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 3459 від 09.04.2009 р.

Виготовлювач

ПП «КФ «ГРАФІК»
91033, м. Луганськ, кв. Шевченко, 40/3. Т/ф: (0642) 71-64-31.
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 2059 від 12.01.2005 р.

АННОТАЦИИ

Боярчук О. Д. Анатомія та еволюція нервової системи: підручник для вищих навчальних закладів.

У підручнику анатомічний опис будови нервової системи раціонально поєднується з описом психофізіологічних особливостей її функціонування. Особлива увага приділена розкриттю принципів структурно-функціональної організації мозку, що відіграє важливу роль в розумінні становлення функціональних можливостей нервової системи в процесі росту і розвитку дітей і підлітків. Сприйняття учебного матеріалу істотно полегшується завдяки численным малюнкам і схемам. Матеріал підручника був апробований при заняттях із студентами Інституту психології і педагогіки.

Ключові слова: центральна нервова система, онтогенез, філогенез

Боярчук Е. Д. Анатомия и эволюция нервной системы: учебник для высших учебных заведений.

В учебнике анатомическое описание строения нервной системы рационально сочетается с описанием психофизиологических особенностей ее функционирования. Особое внимание уделено раскрытию принципов структурно-функциональной организации мозга, что играет важную роль в понимании становления функциональных возможностей нервной системы в процессе роста и развития детей и подростков. Восприятие учебного материала существенно облегчается благодаря многочисленным рисункам и схемам. Материал учебника был апробирован при занятиях со студентами Института психологии и педагогики.

Ключевые слова: центральная нервная система, онтогенез, филогенез

Boyarchuk E. D. Anatomy and evolution of the nervous system: a manual for universities

In this manual the anatomic description of the nervous system structure is rationally combined with the description of psychophysiological features of its functions. The special attention is given to opening principles of structural-functional organization of the brain, which plays an important role in understanding of functional abilities of the nervous system in the process of growth and development of children and teenagers. Perception of educational material is substantially facilitated due to numerous pictures and charts used in the textbook. Teaching materials were tested at studies with the students of Institute of psychology and pedagogics.

Keywords: central nervous system, ontogenesis, phylogenesis, evolution

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ



Боярчук Елена Дмитриевна
– кандидат биологических наук, доцент кафедры анатомии, физиологии человека и животных Луганского национального университета имени Тараса Шевченко.

Автор более 110 научных и учебно-методических работ.

e-mail: swedduk@gmail.com

Электронная версия учебника доступна на сайте:
<http://anatomy.luguniv.edu.ua>
