

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ЕЛЕЦКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМ. И.А. БУНИНА
КАФЕДРА БЕЗОПАСНОСТИ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ И
ОСНОВ МЕДИЦИНСКИХ ЗНАНИЙ

Л. Г. ГАМОВА

ФИЗИОЛОГИЯ СПИННОГО И ГОЛОВНОГО МОЗГА

Учебно-методическое пособие
к курсу «Физиология центральной нервной системы» для направления
подготовки 030300.62- психология

Елец – 2014

Гамова Л.Г. Физиология спинного и головного мозга. (Лекции для студентов). Елец, 2014. - 58 с.

В данном учебном пособии приведен материал из лекционного курса, который характеризует функции отделов центральной нервной системы (спинного и головного мозга), кровообращение, половую дифференцировку мозга, гематоэнцефалический барьер и ликвор. При составлении лекций произведен отбор учебного материала на основе анализа отечественной и зарубежной литературы. Восприятие материала облегчается многочисленными иллюстрациями. Содержание и структура пособия соответствуют требованиям Государственного стандарта высшего профессионального образования и действующей Программе по физиологии центральной нервной системы. Лекции предназначены для студентов вузов, обучающихся по направлению подготовки 030300.62-психология.

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Введение	5
I.	Физиология спинного мозга	6
1.1.	Нейронные структуры и их свойства	8
1.2.	Рефлекторная функция спинного мозга	10
1.3.	Проводниковые функции спинного мозга	13
1.3.1.	Восходящие проводящие пути	14
1.3.2.	Нисходящие проводящие пути	16
II.	Физиология головного мозга	17
1.	Ствол мозга	17
1.1.	Функции черепных нервов, имеющих ядра в стволе мозга	17
1.2.	Сложнокоординированные рефлексы ствола мозга	18
1.3.	Ретикулярная формация ствола мозга	19
1.4.	Стволовые рефлексы, направленные на поддержание позы	21
1.5.	Голубоватое пятно	22
1.6.	Противоболевая система ствола мозга	23
1.7.	Проводниковая функция ствола мозга	23
2.	Промежуточный мозг	24
2.1.	Таламус	24
2.2.	Гипоталамус	26
2.2.1.	Гипоталамус как высший центр интеграции вегетативных функций	26
2.2.2.	Гипоталамо-гипофизарная система	27
2.2.3.	Роль гипоталамуса в терморегуляции	27
2.2.4.	Роль гипоталамуса в регуляции поведения	28
2.3.	Эпифиз	29
3.	Мозжечок	30
3.1.	Функциональная организация и связи мозжечка	30
3.2.	Функции мозжечка	32
4.	Лимбическая система	34
4.1.	Структурно-функциональная организация и связи лимбической системы	35
4.2.	Функции лимбической системы	36
5.	Базальные ганглии	37
5.1.	Функциональные связи базальных ганглиев	37
5.2.	Функции полосатого тела	39
5.3.	Функции бледного шара	40
6.	Новая кора больших полушарий	40
6.1.	Структурно-функциональная характеристика коры	40
6.2.	Сенсорные области коры	41
6.3.	Ассоциативные области коры	43
6.4.	Двигательные области коры	44
6.5.	Функциональная асимметрия больших полушарий мозга	45
7.	Кровообращение головного мозга и cerebro-спинальная жидкость	47
7.1.	Особенности кровообращения головного мозга	47
7.2.	Регуляция мозгового кровотока	47

7.3.	Гипоксия головного мозга	48
7.4.	Цереброспинальная жидкость	49
8.	Гематоэнцефалический барьер (ГЭБ)	50
8.1.	Структура гематоэнцефалического барьера	50
8.2.	Защитная функция ГЭБ	50
8.3.	Регулирующая функция ГЭБ	51
9.	Половая дифференцировка мозга	51
10.	Вопросы для самоконтроля	56
11.	Литература	58

ВЕДЕНИЕ

Наилучшие результаты в ходе учебного процесса можно получить только при сочетании различных способов обучения: лекционные, семинарско-практические занятия, самостоятельная работа студентов.

Материалы, представленные в данном учебно-методическом пособии должны значительно облегчить усвоение сложного и разнопланового материала по предмету «Физиология центральной нервной системы».

Пособие будет полезно как при подготовке к прослушиванию лекционного материала, так и восстановления в памяти основных положений изложенного курса. Пособие целесообразно использовать и на практических занятиях для контроля глубины усвоения материала и для стимуляции самостоятельного осмысления тем.

Данное учебно-методическое пособие будет полезно студентам в процессе самостоятельной работы и при подготовке к сдаче экзамена.

I. ФИЗИОЛОГИЯ СПИННОГО МОЗГА.

Спинальный мозг находится в полости позвоночника. Это наиболее примитивная и наиболее древняя часть ЦНС. Она мало дифференцирована. У взрослого человека длина спинного мозга достигает 45 см, а вес - 38 г и составляет 2% от веса всей ЦНС.

Спинальный мозг представляет собой тяж, уплощенный в дорсо-вентральном направлении. Он имеет плечевое и поясничное утолщения. Заканчивается спинной мозг на уровне второго поясничного позвонка мозговым конусом. Внутри тяжа проходит центральный спинномозговой канал, заполненный спинномозговой жидкостью. Снаружи он покрыт мягкой, паутинной и твердой оболочками. Пространство между паутинной и мягкой оболочками тоже заполнено спинномозговой (цереброспинальной) жидкостью. По поверхности спинного мозга проходят продольные борозды (две глубокие и несколько мелких). Две глубокие срединные борозды (передняя срединная - *fissura mediana ventralis* и задняя срединная - *sulcus medianus dorsalis*) делят спинной мозг на правую и левую половины. Мелкие борозды делят белое вещество спинного мозга на пучки - канатики (*funiculi*). По бокам от спинного мозга отходят два ряда передних и задних корешков (*radix ventrales* и *dorsales*).

Участок спинного мозга с двумя парами отходящих от него корешков (два передних и два задних) называется сегментом. Количество сегментов в разных отделах спинного мозга различно: в шейном (*cervicalis*) - 8 (сег 1 - сег 8), в грудном (*thoracalis*) - 12 (Th I - Th 12), в поясничном (*lumbalis*) и крестцовом (*sacralis*) - по 5 (L 1 - L 5 и S 1 - S 5) и в нижнем, копчиковом (*coccygeus*) - 1 (сосс 1).

Таким образом, в спинном мозге насчитывается 31 сегмент. Каждый соответствует одному из позвонков. Корешки сегмента выходят из позвоночного канала через межпозвоночные отверстия. До входа в отверстие задние и передние корешки идут раздельно. Около отверстия на заднем корешке имеется вздутие - спинномозговой ганглий (*ganglion spinale*), в котором находятся тела псевдоуниполярных афферентных нервных клеток. Их аксоны и образуют задние ("чувствительные") корешки спинного мозга. Передние двигательные корешки состоят из аксонов крупных клеток спинного мозга - мотонейронов. После выхода из межпозвоночных отверстий передние и задние корешки объединяются в смешанные нервы периферической нервной системы. Так как рост спинного мозга отстает во время онтогенетического развития организма от роста позвоночника, имеется несоответствие между сегментами спинного мозга и одноименными позвонками. Поскольку нервы выходят из позвоночника через определенные отверстия, корешки удлиняются. Ниже второго поясничного позвонка полость позвоночника заполнена пучком корешков, спускающихся вниз и создающих так называемый конский хвост (*cauda equina*).

На поперечных срезах спинного мозга видно, что его периферию занимает белое вещество (*substantia alba*), а центральную часть - серое

вещество (*substantia grisea*). Белое вещество состоит из покрытых миэлином аксонов нервных клеток, объединенных в пучки восходящих и нисходящих проводящих путей спинного мозга, образующих задние, передние и боковые канатики (*funiculus posterior, lateralis* и *ventralis*). В задних канатиках промежуточная борозда разделяет каждую половину спинного мозга на два пучка: тонкий, или нежный (*fasciculus gracilis*), располагающийся медиальнее, и клиновидный (*fasciculus cuneatus*), находящийся латеральнее.

Серое вещество формирует передние и задние серые столбы (*columnae grisea ventralis et dorsalis*). Правая и левая половины соединяются между собой спайкой (*commissura*). В грудном и верхних сегментах поясничного отдела есть еще и боковые столбы серого вещества (*columnae lateralis*). На поперечных срезах столбы серого вещества выглядят как выступы и называются рогами. Передние рога (*cornua ventralis*) массивнее задних (*cornua dorsales*). На верхушке дорсального рога находится желатинозная субстанция Роланда. Она состоит из мелких клеток, создающих своими ветвящимися отростками густую сеть (нейропиль). Между рогами располагается центральная часть серого вещества (промежуточная зона).

Нервные клетки серого вещества группируются в ядра, которые вытягиваются вдоль спинного мозга и имеют вид веретена (иногда ядра спинного мозга называют столбами). Наибольшее количество ядер сосредоточено в передних рогах и в промежуточной зоне серого вещества. Так, например, в промежуточной зоне выделяют промежуточное ядро Кахаля, столб Кларка и т. д. В белом веществе наблюдают островки серого вещества. Их совокупность определяют как ретикулярную формацию (*formatio reticularis*).

В спинном мозге человека насчитывается 13,5 млн нервных клеток различных по форме, размерам и длине отростков. Наиболее крупные клетки с длинными аксонами, покидающими ЦНС в составе передних корешков, располагаются в передних столбах серого вещества. Это - мотонейроны (их аксоны направляются к скелетным мышцам). Мотонейроны составляют лишь 3% общего числа нейронов спинного мозга. Основная масса нейронов называется проприонейронами (их отростки не выходят за пределы центральной нервной системы). Проприонейроны в свою очередь подразделяются на интернейроны и канатиковые нейроны. Интернейроны (вставочные клетки) - мелкие клетки с короткими отростками, не покидающими серого вещества. У канатиковых ("пучковых") нейронов размеры сомы больше, отростки, выходящие из серого вещества, и некоторые проводящие пути белого вещества длиннее. Белое вещество представлено путями восходящими (к вышележащим сегментам спинного мозга и к головному мозгу), а также нисходящими (от головного мозга и верхних сегментов). Наличие двусторонних связей обеспечивает системную организацию мозговых структур.

1.1. Нейронные структуры и их свойства

Тела чувствительных клеток вынесены за пределы спинного мозга (рис.1.). Часть из них располагается в спинальных ганглиях. Это тела соматических афферентов, иннервирующих в основном скелетные мышцы. Другие находятся в экстра- и интрамуральных ганглиях автономной нервной системы и обеспечивают чувствительность только внутренних органов. Чувствительные клетки имеют один отросток, который вскоре после отхождения от тела клетки делится на две ветви.

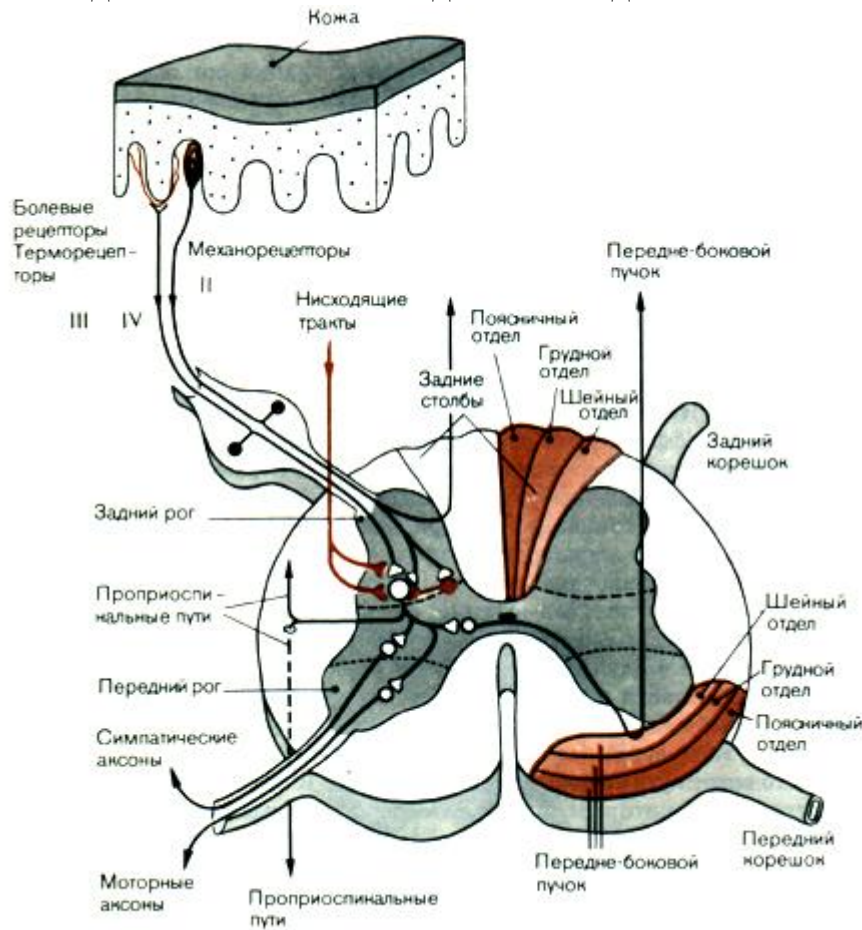


Рис.1. Поперечное сечение спинного мозга и связи кожных афферентов в спинном мозге

Одна из них проводит возбуждение от рецепторов к телу клетки, другая - от тела нервной клетки к нейронам спинного или головного мозга. Распространение возбуждения из одной ветви в другую может происходить без участия тела клетки. Нервные волокна чувствительных клеток по скорости проведения возбуждения и диаметру классифицируют на А-, В- и С-группы. Толстые миелинизированные А-волокна с диаметром от 3 до 22 мкм и скоростью проведения возбуждения от 12 до 120 м/с разбиваются еще на подгруппы: альфа- волокна от мышечных рецепторов, бета - от тактильных рецепторов и барорецепторов, дельта - от терморецепторов, механорецепторов, болевых рецепторов. К волокнам группы В относят миелиновые отростки средней толщины со скоростью проведения возбуждения 3-14 м/с. По ним в основном передается ощущение боли. К

афферентным волокнам типа С относится большинство безмиелиновых волокон толщиной не более 2 мкм и скоростью проведения до 2 м/с. Это волокна от болевых, хемо- и некоторых механорецепторов.

Спинальный мозг в целом содержит, например, у человека примерно 13 млн. нейронов. Из их общего числа только около 3% составляют эфферентные, двигательные или моторные нейроны, а остальные 97 % приходятся на долю вставочных, или интернейронов. Двигательные нейроны являются выходными клетками спинного мозга. Среди них различают альфа- и гамма-мотонейроны, а также преганглионарные нейроны автономной нервной системы.

Альфа-мотонейроны осуществляют передачу скелетным мышечным волокнам сигналов, выработанных в спинном мозгу. Аксоны каждого мотонейрона многократно делятся, и, таким образом, каждый из них охватывает своими терминалями до сотни мышечных волокон, образуя в совокупности с ними двигательную единицу. В свою очередь, несколько мотонейронов, иннервирующих одну и ту же мышцу, образуют мотонейронный пул, в его состав могут входить мотонейроны нескольких соседних сегментов. В связи с тем что возбудимость мотонейронов пула неодинакова, при слабых раздражениях возбуждается только часть из них. Это влечет за собой сокращение лишь части мышечных волокон. Другие моторные единицы, для которых это раздражение является подпороговым, тоже реагируют, хотя их реакция выражается лишь в деполяризации мембраны и повышении возбудимости. С усилением раздражения они еще больше вовлекаются в реакцию, и, таким образом, все двигательные единицы пула участвуют в рефлекторном ответе.

Максимальная частота воспроизведения ПД в альфа-мотонейроне не превышает 200-300 имп/с. Вслед за ПД, амплитуда которого составляет 80-100 мВ, возникает следовая гиперполяризация длительностью от 50 до 150 мс. По частоте импульсации и выраженности следовой гиперполяризации мотонейроны разделяют на две группы: фазические и тонические. Особенности их возбуждения коррелируют с функциональными свойствами иннервируемых мышц. Фазически-ми мотонейронами иннервируются более быстрые, "белые" мышцы, тоническими - более медленные, "красные".

В организации функции альфа-мотонейронов важным звеном является наличие системы отрицательной обратной связи, образованной аксонными коллатеральными и специальными тормозными вставочными нейронами - клетками Реншоу. Своими возвратными тормозными влияниями они могут охватывать большие группы мотонейронов, обеспечивая, таким образом, интеграцию процессов возбуждения и торможения.

Гамма-мотонейроны иннервируют интрафузальные (внутриверетенные) мышечные волокна. Они разряжаются с более низкой частотой, и следовая гиперполяризация у них выражена слабее, чем у альфа-мотонейронов. Их функциональное значение сводится к сокращению интрафузальных мышечных волокон, не приводящему, однако, к появлению двигательного ответа. Возбуждение этих волокон сопровождается изменением

чувствительности их рецепторов к сокращению или расслаблению экстрафузальных мышечных волокон.

Нейроны автономной нервной системы составляют особую группу клеток. Тела симпатических нейронов, аксоны которых являются преганглионарными волокнами, располагаются в интермедиолатеральном ядре спинного мозга. По своим свойствам они относятся к группе В-волокон. Характерной особенностью их функционирования является низкая частота свойственной им постоянной тонической импульсной активности. Одни из этих волокон участвуют в поддержании сосудистого тонуса, другие - обеспечивают регуляцию висцеральных эффекторных структур (гладкой мускулатуры пищеварительной системы, железистых клеток).

Тела парасимпатических нейронов образуют крестцовые парасимпатические ядра. Они располагаются в сером веществе крестцовых сегментов спинного мозга. Для многих из них характерна фоновая импульсная активность, частота которой возрастает по мере повышения давления в мочевом пузыре. При раздражении висцеральных тазовых афферентных волокон в этих эфферентных клетках регистрируется вызванный разряд, характеризующийся чрезвычайно большим латентным периодом. К вставочным, или интернейронам, спинного мозга относятся нервные клетки, аксоны которых не выходят за его пределы. В зависимости от хода отростков различают собственно спинальные и проекционные.

Спинальные интернейроны ветвятся в пределах нескольких смежных сегментов, образуя внутрисегментарные и межсегментарные связи. Наряду с ними существуют интернейроны, аксоны которых проходят через несколько сегментов или даже из одного отдела спинного мозга в другой. Их аксоны образуют собственные пучки спинного мозга.

К проекционным интернейронам относятся клетки, длинные аксоны которых формируют восходящие пути спинного мозга. На каждом интернейроне расположено в среднем около 500 синапсов. Синаптические влияния в них опосредуются через ВПСП и ТПСП, суммация которых и достижение критического уровня приводят к возникновению распространяющегося ПД.

1.2. Рефлекторная функция спинного мозга

Важную роль в развитии представлений о рефлекторной деятельности спинного мозга сыграли открытия и обобщения английского физиолога, лауреата Нобелевской премии Чарлза Шеррингтона (1859-1952).

Объем функций, осуществляемых спинным мозгом, чрезвычайно велик. В нем находятся центры всех двигательных рефлексов (за исключением мускулатуры головы), всех рефлексов мочеполовой системы и прямой кишки, рефлексов, обеспечивающих терморегуляцию, регулирующих метаболизм тканей, центры большинства сосудистых рефлексов, центр сокращения диафрагмы и др. В естественных условиях эти рефлексы всегда испытывают влияние высших отделов головного мозга.

Степень проявления рефлексов зависит от того, сохраняются ли связи структур спинного мозга со структурами головного мозга. После децеребрации (удаления головного мозга) или спинализации (отделения спинного мозга от головного посредством перерезки) исчезают многие сложные формы активности, создаваемые спинным мозгом. При этом определенное значение принадлежит уровню организации подопытного животного. Например, спинальная лягушка, представитель низших позвоночных, может сидеть и вырываться, когда ее схватывают. Спинальная же собака сама не может ни стоять, ни ходить. Это объясняется тем, что разобщение спинного мозга и вышележащих структур нарушает рефлекторные дуги, ответственные за осуществление определенных реакций. При этом, в частности, исчезают периодические разряды дыхательных мышц, обеспечивающие дыхательные движения, пропадают тонические разряды симпатических нейронов, поддерживающих сосудистый тонус и соответственно артериальное давление.

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

В связи с отсутствием тонических влияний структур головного мозга изменяется функциональное состояние и самих спинно-мозговых нейронных систем. К числу таких нарушений относится прекращение сложных локомоторных актов типа шагания. Характерно, что исчезновение этих актов после спинализации удается восстановить введением животному веществ, способствующих выделению медиаторов синаптическими окончаниями перерезанных путей.

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

В полисинаптической дуге на пути возбуждения от рецептора к эффектору помимо чувствительного и эффекторного нейрона находятся еще вставочные нейроны. Таким образом, возбуждение в этой дуге проходит не через один, а через несколько синапсов, определяющих время латентного периода ответа и суммарной синаптической задержки. При осуществлении рефлекторных реакций в моно- и полисинаптических дугах вовлекаются также координирующие рефлекс многочисленные интернейроны.

Подобный анализ периферических воздействий, а также надсуставной контроль за рефлекторной деятельностью спинного мозга происходит с помощью длинных многоэтажных рефлекторных дуг. Их центры локализованы в подкорковых областях и коре головного мозга.

К числу рефлексов спинного мозга относятся защитные рефлексы, рефлексы на растяжение, мышц-антагонистов, висцеромоторные, вегетативные рефлексы. Эта классификация весьма условна, и весь ее смысл в том, что она указывает на многообразие рефлекторных ответов. Даже у спинального животного трудно встретить рефлексы, которые относились бы только к одной из названных групп.

Раздражение в виде укола кожи стопы вызывает у лягушки защитный рефлекс - либо отдергивание лапки при легком уколе, либо вовлечение в реакцию другой лапки и отодвигание от источника при более сильном воздействии, наконец, убежание животного при значительном болевом раздражении, когда в возбуждение вовлекаются многие структуры нервной системы.

Рефлексы растяжения проявляются укорочением мышцы в ответ на ее растяжение. Основными рецепторами в этом случае служат нервно-мышечные веретена, афферентным звеном - чувствительные волокна соматических нервов и дорсальных корешков спинного мозга. Эти рефлекторные дуги чаще всего замыкаются в спинном мозге. Начало и конец рефлекторной дуги связаны с мышцей. Рефлексы наиболее выражены в мышцах-разгибателях. Для того чтобы организм мог противостоять силе земного притяжения, эти мышцы должны находиться в состоянии тонического напряжения. Биологическое значение этих рефлексов состоит в том, что они участвуют в сохранении статики и положения тела, регулируя степень сокращения мышцы в соответствии с падающими на нее раздражениями. Особое значение этот вид рефлексов имеет у копытных животных, хотя и у человека они хорошо развиты.

Рефлексы мышц-антагонистов лежат в основе локомоторных актов и характеризуются тем, что при возбуждении мотонейронов сгибателей одновременно происходит торможение мотонейронов мышц-разгибателей. При этом в конечности другой стороны наблюдаются обратные явления. В целом это создает правильное чередование противоположных по функциональному значению мышечных сокращений. Механизм, обуславливающий такое чередование активности различных двигательных ядер, например при ходьбе, локализуется в интернейронном аппарате спинного мозга. Вместе с тем для его активации необходимо поступление тонического нисходящего сигнала из двигательных центров головного мозга.

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

Вегетативные рефлексы заключаются, во-первых, в появлении полисинаптических разрядов в преганглионарных симпатических волокнах в ответ на возбуждение симпатических и соматических чувствительных клеток, во-вторых, в возникновении рефлекторных реакций парасимпатических нейронов в ответ на раздражение чувствительных путей. Наряду с выполнением собственных рефлекторных реакций нейронные структуры спинного мозга служат аппаратом для реализации большого числа сложных процессов, осуществляемых различными отделами головного мозга. Это управление может быть прямым, когда нисходящие пути непосредственно связаны с мотонейронами спинного мозга, и непрямым через интернейроны, образующие короткие межсегментарные связи. Свойства последних и особенности связей с нисходящими волокнами и моторными нейронами создают возможность к интеграции поступающих сигналов, их переработке и пространственному перераспределению.

1.3. Проводниковые функции спинного мозга

Помимо рефлекторной деятельности еще одной важной функцией спинного мозга является проведение импульсов. Оно осуществляется белым веществом, состоящим из нервных волокон.

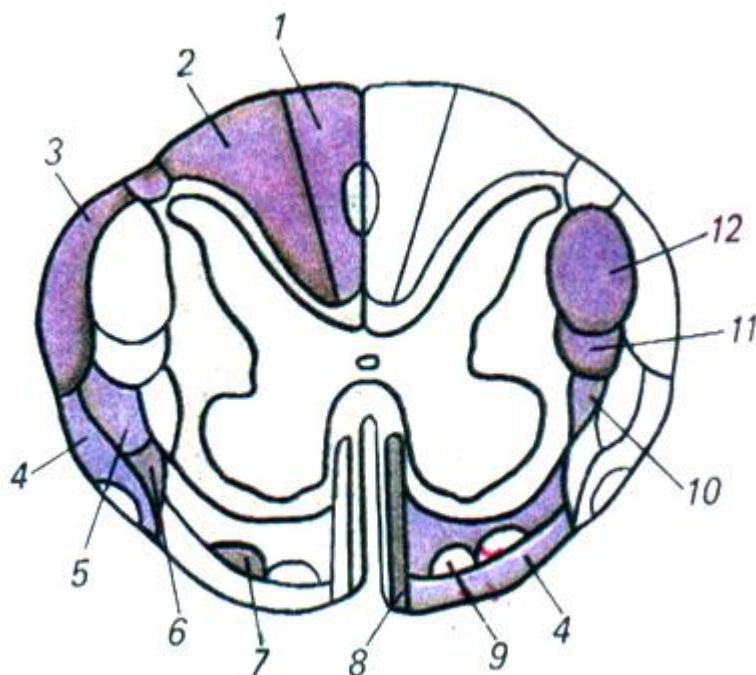


Рис. 2. Расположение пучков проводящих путей (на поперечном разрезе спинного мозга)

1 - нежный, 2 - клиновидный, 3, 4 - задний и передний мозжечковые, 5, 6 - латеральный и вентральный спиноталамические, 7 - спинотектальный, 8 - прямой пирамидный, 9 - оливоспинальный, 10 - вестибулоспинальный, 11 - рубро-спинальный, 12 - перекрещенный пирамидный.

В результате эволюционного развития простая рефлекторная дуга, лежащая в основе функции нервной системы, усложняется и в каждой ее части вместо одного нейрона возникают цепи нервных клеток, аксоны которых образуют проводящие пути. Под проводящими путями принято понимать группы нервных волокон, характеризующиеся общностью строения и функций. Они связывают различные отделы спинного мозга или спинной и головной мозг. Все нервные волокна одного пути начинаются от однородных нейронов и заканчиваются на нейронах, выполняющих одинаковую функцию.

В соответствии с функциональными особенностями различают ассоциативные, комиссуральные и проекционные (афферентные и эфферентные) нервные волокна.

Ассоциативные волокна или их пучки осуществляют односторонние связи между отдельными частями спинного мозга. Связывая разные сегменты, они образуют собственные пучки, являющиеся частью сегментарного аппарата спинного мозга.

Комиссуральные волокна соединяют функционально однородные противоположные участки разных отделов спинного мозга.

Проекционные волокна связывают спинной мозг с вышележащими отделами. Эти волокна образуют основные проводящие пути, которые представлены восходящими (центростремительными, афферентными, чувствительными) и нисходящими (центробежными, эфферентными, двигательными) путями.

Восходящие проводящие пути. Эти пути несут импульсы от рецепторов, воспринимающих информацию из внешнего мира и внутренней среды организма. В зависимости от вида чувствительности, которую они проводят, их делят на пути экстеро-, проприо- и интероцептивной чувствительности.

Нисходящие пути передают импульсы от структур головного мозга к двигательным ядрам, осуществляющим ответные реакции на внешние и внутренние раздражения.

1.3.1. Восходящие проводящие пути

Основными восходящими путями спинного мозга являются тонкий пучок, клиновидный пучок, латеральный и вентральный спиноталамические тракты, дорсальный и вентральный спинно-мозжечковые тракты (рис.2.). Тонкий пучок (Голля) и клиновидный пучок (Бурдаха) составляют задние столбы спинного мозга. Эти пучки волокон являются отростками чувствительных клеток спинальных ганглиев, проводящих возбуждение от проприоцепторов мышц сухожилий, частично тактильных рецепторов кожи, висцерорецепторов. Волокна тонкого и клиновидного пучков миелинизированные, они проводят возбуждение со скоростью 60-100 м/с. Короткие аксоны обоих пучков устанавливают синаптические связи с мотонейронами и интернейронами своего сегмента, длинные же направляются в продолговатый мозг. По пути они отдают большое число

ветвей к нейронам вышележащих сегментов спинного мозга, образуя, таким образом, межсегментарные связи.

По волокнам тонкого пучка проводится возбуждение от каудальной части тела и тазовых конечностей, по волокнам клиновидного пучка - от краниальной части тела и грудных конечностей. В спинном мозгу оба этих пути идут, не прерываясь и не перекрещиваясь, и оканчиваются в продолговатом мозгу у одноименных ядер (Голля и Бурдаха), где образуют синаптическое переключение на второй нейрон. Отростки второго нейрона направляются к специфическим ядрам таламуса противоположной стороны, образуя тем самым своеобразный перекрест. Здесь они переключаются уже на третий нейрон, аксоны которого достигают нейронов IV слоя коры больших полушарий.

Считают, что по этой системе проводится информация тонко дифференцированной чувствительности, позволяющая определить локализацию, контур периферического раздражения, а также его изменения во времени.

По латеральному спиноталамическому тракту проводится болевая и температурная чувствительность, по вентральному спиноталамическому - тактильная. Существуют сведения, что по этим путям возможна также передача возбуждения от проприо- и висцерорецепторов. Скорость проведения возбуждения в волокнах составляет 1-30 м/с. Спиноталамические тракты прерываются и перекрещиваются либо на уровне сегмента, в который они только что вступили, либо вначале проходят несколько сегментов по своей стороне, а затем переходят на противоположную. Отсюда идут волокна, оканчивающиеся в зрительных буграх. Там они образуют синапсы на нервных клетках, аксоны которых направляются в кору больших полушарий.

Полагают, что по системе волокон этих путей в основном передается информация о качественной природе раздражителей.

Дорсальный спинно-мозжечковый тракт, или пучок Флексига - филогенетически это наиболее древний чувствительный путь спинного мозга. Местом расположения нервных клеток, аксоны которых образуют волокна этого пути, является основание дорсального рога спинного мозга. Не перекрещиваясь, путь достигает мозжечка, где каждое волокно занимает определенную область. Скорость проведения по волокнам спинно-мозжечкового пути около 110 м/с. По ним проводится информация от рецепторов мышц и связок конечностей. Наибольшего развития этот путь достигает у копытных животных.

Вентральный спинно-мозжечковый тракт, или пучок Говерса, также образуется аксонами интернейронов противоположной стороны спинного мозга. Через продолговатый мозг и ножки мозжечка волокна направляются к коре мозжечка, где занимают обширные площади. Импульсы со скоростью проведения до 120 м/с идут от сухожильных, кожных и висцерорецепторов. Они участвуют в поддержании тонуса мышц для выполнения движений и сохранения позы.

1.3.2. Нисходящие проводящие пути.

Эти пути связывают высшие отделы ЦНС с эффекторными нейронами спинного мозга. Основными из них являются пирамидный, руброспинальный, вестибулоспинальный и ретикулоспинальный тракты.

Пирамидный тракт образован аксонами клеток двигательной зоны коры больших полушарий. Направляясь к продолговатому мозгу, эти аксоны отдают большое число коллатералей структурам промежуточного, среднего, продолговатого мозга и ретикулярной формации. В нижней части продолговатого мозга большая часть волокон пирамидного пути переходит на противоположную сторону (перекрест пирамид), образуя латеральный пирамидный тракт. В спинном мозгу он располагается в боковом столбе. Другая часть волокон идет, не перекрещиваясь, до спинного мозга и только на уровне сегмента, в котором оканчивается, переходит на противоположную сторону. Это прямой пирамидный тракт. Оба они заканчиваются на мотонейронах передних рогов серого вещества спинного мозга. Состав волокон этого пути неоднороден, в нем представлены миелинизированные и немиелинизированные волокна разного диаметра со скоростями проведения возбуждения от 1 до 100 м/с.

Основной функцией пирамидных путей является передача импульсов для выполнения произвольных движений. Надежность в осуществлении этой функции повышается благодаря дублированию связи головного мозга со спинным посредством двух путей - перекрещенного и прямого. В эволюционном ряду пирамидный тракт развивался параллельно с развитием коры больших полушарий и достиг наибольшего совершенства у человека.

Руброспинальный тракт (Монакова) образован аксонами клеток красного ядра среднего мозга. Выйдя из ядра, волокна полностью переходят на противоположную сторону. Часть из них направляется в мозжечок и ретикулярную формацию, другие - в спинной мозг. В спинном мозгу волокна располагаются в боковых столбах перед перекрещенным пирамидным путем и оканчиваются на интернейронах соответствующих сегментов. Руброспинальный тракт несет импульсы от мозжечка, ядра вестибулярного нерва, полосатого тела. Основное назначение руброспинального тракта - управление тонусом мышц и произвольной координацией движений. В процессе эволюции этот путь возник рано. Большое значение он имеет у животных, слабее развит у человека.

Вестибулоспинальный тракт образован волокнами, которые являются отростками клеток ядра Дейтерса, лежащего в продолговатом мозгу. Этот тракт имеет наиболее древнее эволюционное происхождение. По нему передаются импульсы от вестибулярного аппарата и мозжечка к мотонейронам вентральных рогов спинного мозга, регулирующие тонус мускулатуры, согласованность движений, равновесие. При нарушении целостности этого пути наблюдаются расстройства координации движений и ориентации в пространстве.

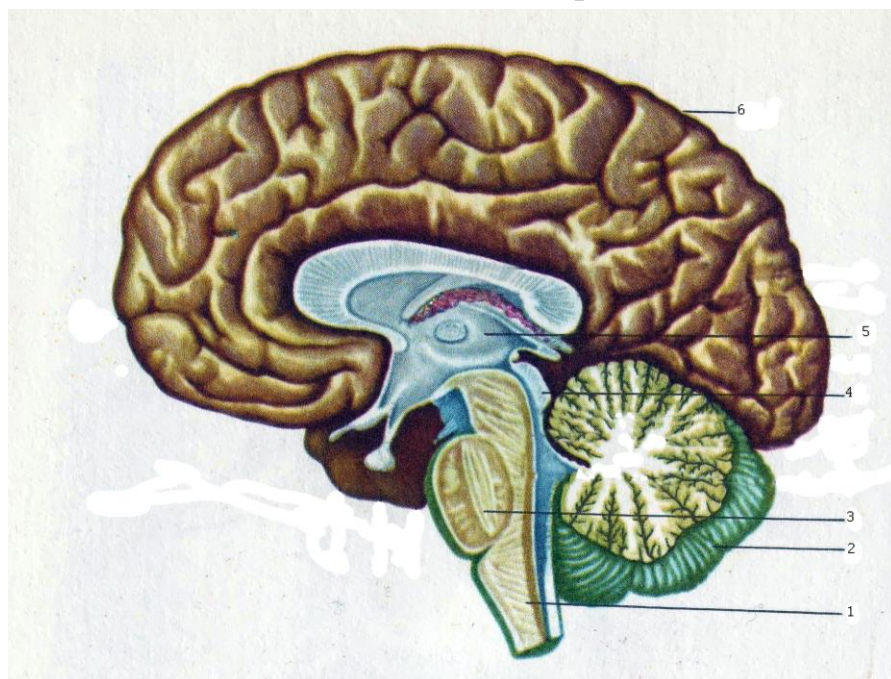
В спинном мозге помимо основных длинных имеются и короткие нисходящие пути, соединяющие между собой его отдельные сегменты.

II. ФИЗИОЛОГИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Головной мозг является главным структурным (98% по массе) и функциональным отделом центральной нервной системы (ЦНС). О высокой функциональной активности головного мозга свидетельствует тот факт, что составляя 2,4% массы тела, он потребляет около 15% сердечного выброса крови и около 18% поступившего в организм кислорода. Головной мозг является главным отделом ЦНС, выполняющим высшую регуляцию двигательных, висцеральных, эндокринных функций и психофизиологических процессов. Он состоит из конечного мозга (кора больших полушарий, белое вещество, базальные ганглии), промежуточного мозга, среднего мозга, заднего мозга (мост и мозжечок) и продолговатого мозга.

Рис. 1 Головной мозг (сагиттальный разрез)

- 1 – продолговатый мозг
- 2- мозжечок
- 3- мост
- 4- средний мозг
- 5-промежуточный мозг
- 6-большие полушария



1. СТВОЛ МОЗГА

Физиологи выделяют в стволе мозга три отдела: продолговатый мозг, мост и средний мозг, совместная деятельность

которых формирует основные ствольные функции (регуляция мышечного тонуса и позы, сложные цепные рефлексy, влияние ретикулярной формации). Ствол мозга является филогенетически наиболее древней структурой головного мозга. Он сохраняет некоторые черты сегментарного строения, представленные ядрами черепных нервов. Вместе с тем в стволе мозга имеются надсегментарные структуры: ретикулярная формация и ядра проводящих путей (ядра Голля, Бурдаха, оливы и др.). Значительную часть ствола занимают восходящие и нисходящие пути ЦНС. Функции ствола будут рассмотрены в связи с его основными структурами.

1.1. Функции черепных нервов, имеющих ядра в стволе мозга

Из ствола мозга выходят III- XII пары черепных нервов: IV, VI, XI, XII пары по функции являются двигательными, VIII пара – чувствительные, V, VII, IX, X пары – смешанные, в которых кроме чувствительной части имеются двигательные части, III, VII, IX и X пары – парасимпатические части.

Двигательные нервы являются эфферентной частью безусловных рефлексов и «конечным путем» произвольных сложных двигательных программ, осуществляемых высшими двигательными центрами.

Чувствительные части составлены двумя нейронами: первый лежит в ганглии, второй – в чувствительном ядре данного черепного нерва. Они являются афферентным звеном безусловных и условных рефлексов и рецепторно-проводниковой частью соответствующих анализаторов: слухового и вестибулярного (VIII пара), интероцептивного (IX, X пары), вкусового, тактильного, температурного, болевого и мышечного (V, IX, X пары).

1.2. Сложнокоординированные (цепные) рефлексы ствола мозга

С участием ствола мозга осуществляются сложные рефлекторные акты, в каждом из которых участвуют центры нескольких черепных нервов. Координация и интеграция их деятельности осуществляется с помощью ретикулярной формации ствола мозга. Одни из этих рефлексов обеспечивают удовлетворение пищевой потребности (рефлексы сосания, жевания, глотания), другие носят защитный характер (рефлексы рвоты, кашля, чихания).

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

Рефлекторный акт жевания обеспечивает измельчение, растирание, перемешивание пищи со слюной и формирование пищевого комка. Афферентное звено рефлекса осуществляется с тактильных, вкусовых и температурных рецепторов слизистой оболочки рта. Раздражение рецепторов жевательных мышц при этом сопровождается рефлекторным закрытием рта, и формируется ритмический акт пережевывания пищи. Центр жевания продолговатого мозга функционально объединяет чувствительные ядра тройничного (V), лицевого (VII), языкоглоточного (IX), блуждающего (X) нервов и двигательные ядра тройничного (V), лицевого (VII) и подъязычного (XII) нервов. В основе жевания лежит безусловный рефлекс, который в процессе развития организма становится произвольно регулируемым актом.

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

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

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

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

1.3.Ретикулярная формация ствола

Ретикулярная формация образована продольной совокупностью структур, расположенных в центральных отделах ствола мозга. Она имеет структурно-функциональные особенности организующих ее нейронов и многочисленные связи с другими отделами ЦНС.

Нейроны ретикулярной формации имеют длинные маловетвящиеся дендриты и хорошо ветвящиеся аксоны. Типичной особенностью ретикулярных нейронов является Т-образное ветвление их аксонов, одна из ветвей имеет нисходящее, а вторая – восходящее направление (С.Рамон-и-Кахал, 1909). Ретикулярные нейроны обладают рядом физиологических особенностей. Для них характерна полисенсорная конвергенция, так как они принимают коллатерали от нескольких сенсорных путей, идущих от разных рецепторов (например, от кожных рецепторов и фоторецепторов). Следовательно, это полимодальные нейроны, в связи с этим они имеют большие рецепторные поля. У ретикулярных нейронов длительный латентный (скрытый) период ответа на периферическую стимуляцию, связанный с проведением возбуждения до них через многочисленные синапсы. Они имеют тоническую активность, в покое равную 5-10 им/с.

Нейроны ретикулярной формации обладают высокой чувствительностью к химическим веществам крови (например, адреналину, углекислому газу) и лекарственным препаратам (барбитуратам, аминазину и др.).

Ретикулярная формация имеет связи с многочисленными структурами ЦНС (см. рис 2).

Афферентные входы поступают в основном в латеральные области ретикулярной формации преимущественно от трех источников: 1) от температурных и болевых рецепторов по волокнам спиноретикулярного тракта и тройничного нерва импульсация поступает в латеральное, медиальное, парамедианное, гигантоклеточные ретикулярные ядра продолговатого мозга, а также в каудальное и оральное ядро и ядро покрышки моста; 2) от сенсорной и, частично, других зон коры головного мозга по кортикоретикулярным путям в составе пирамидного тракта импульсация поступает в ядра, дающие начало ретикулоспинальным трактам, а также ядра, проецируясь на мозжечок (латеральное и парамедианное ретикулярные ядра); 3) от ядер мозжечка по мозжечковоретикулярному пути импульсация поступает в гигантоклеточное и парамедианное ядра и ядра моста.

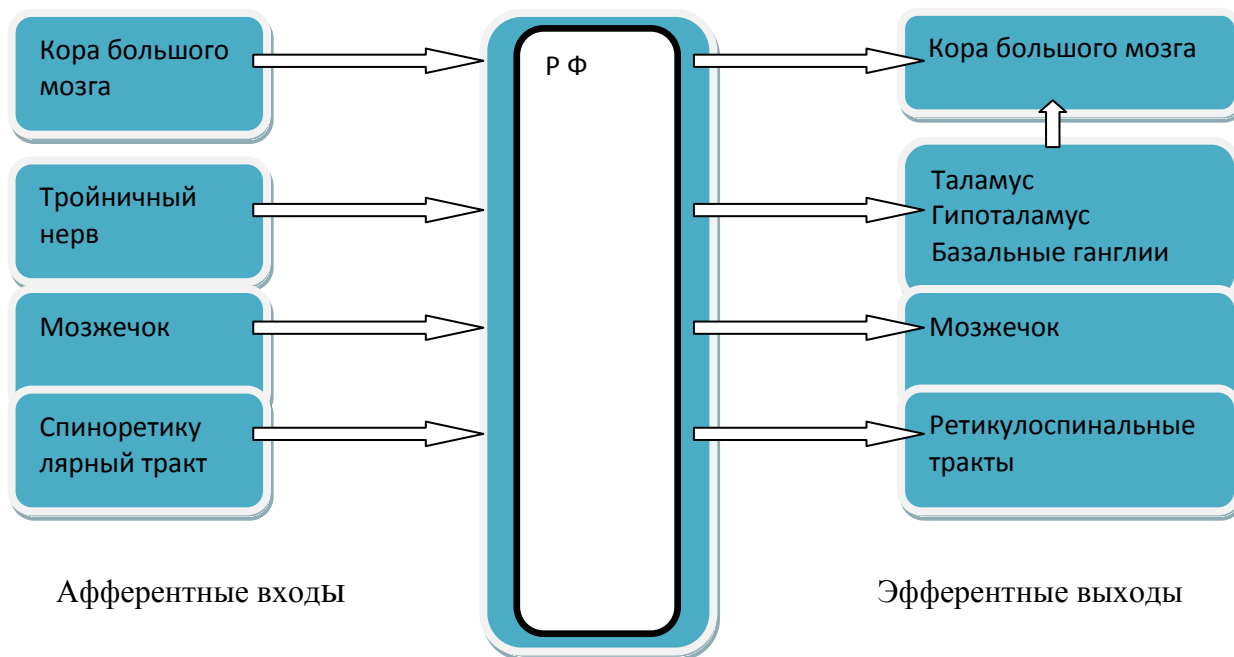


Рис.2. Схема основных афферентных и эфферентных связей ретикулярной формации ствола мозга

Эфферентные выходы формируются преимущественно в медиальных областях ретикулярной формации и проецируются на те же структуры: 1) к спинному мозгу; 2) к верхним отделам головного мозга; 3) к мозжечку. Многообразие связей и структур ретикулярной формации обуславливает ее многочисленные функции. Эти функции можно объединить в три главные

группы: соматические (двигательные), вегетативные и сенсорные (восходящее влияние на большой мозг).

Соматические функции ретикулярной формации проявляются в ее влиянии на моторные спинальные центры. Двигательные ядра черепных нервов и чувствительность мышечных рецепторов (мышечных веретен).

Ретикулярная формация среднего мозга осуществляет координацию функций ядер глазодвигательных нервов, обеспечивающих содружественные движения глаз в горизонтальном и вертикальном направлениях.

Вегетативные функции ретикулярной формации осуществляются через ее влияние на вегетативные центры ствола и спинного мозга. Ретикулярная формация является важнейшей структурой жизненно важных центров продолговатого мозга – сердечно-сосудистого и дыхательного.

Восходящее влияние ретикулярной формации на большой мозг представлено как активирующим, так и тормозным действием. Важнейшей функцией активирующей восходящей ретикулярной формации является регуляция цикла сон/бодрствование и уровня сознания.

Тормозное влияние восходящей ретикулярной формации изучено значительно хуже. Работами В.Гесса (1929), Дж. Морuzzi и сотр. (1941) было показано, что раздражением некоторых точек ретикулярной формации ствола мозга животное можно перевести из бодрствующего состояния в сонное.

1.4. Стволовые рефлексy, направленные на поддержание позы

Эти рефлексy возникают при возбуждении рецепторов вестибулярного аппарата, проприорецепторов шеи и др. Эфферентные влияния распространяются на мускулатуру конечностей и туловища по четырем нисходящим трактам: вестибулоспинальным, руброспинальным, латеральным и медиальным ретикулоспинальным.

Вестибулярный тракт начинается преимущественно от латерального вестибулярного ядра (Дейтерса), а также от верхнего (Бехтерева) и медиального (Швальбе) вестибулярных ядер, получающих афферентную импульсацию по преддверно-улитковому нерву от рецепторов отолитового аппарата и ампул полукружных каналов аксоны нейронов этих ядер оказывают возбуждающее действие на альфа- и гамма-мотонейроны мышщ-разгибателей конечностей, туловища, шеи, а также тормозящее влияние на мотонейроны сгибателей. Аналогично вестибулоспинальному тракту на мышечный тонус влияет медиальный ретикулоспинальный тракт. Вместе эти пути составляют медиальную нисходящую разгибательную систему.

Противоположное действие на мышечный тонус оказывает руброспинальный тракт (Монакова), который начинается от красного ядра покрышки среднего мозга и, после перекреста, идет в спинной мозг, возбуждая альфа- и гамма-нейроны сгибателей (основное действие) и тормозя мотонейроны разгибателей. Аналогично руброспинальному тракту на мышечный тонус действуют латеральный ретикулоспинальный и

пирамидный кортикоспинальный тракты. Вместе они составляют латеральную нисходящую сгибательную систему.

Таким образом, в стволе мозга имеется четыре главных парных моторных центров и трактов, оказывающих влияние на тонус мышц туловища и конечностей. Эти центры по влиянию на мышцы-сгибатели и разгибатели могут быть как в содружественном состоянии (вестибулоспинальный и медиальный ретикулоспинальный тракты, латеральный ретикулоспинальный и руброспинальный тракты), так и в антогонистических отношениях (вестибулоспинальный и латеральный ретикулоспинальный тракты, руброспинальный и медиальный ретикулоспинальный тракты).

Через ствольные моторные центры и их тракты осуществляется регуляция позы с помощью установочных рефлексов, направленных на сохранение нормального положения тела и равновесия. Эти рефлексы изучены голландским физиологом Р. Магнусом (1924), который разделил их на две группы: статические и статокINETические.

Статические (познотонические) рефлексы в свою очередь можно разделить на рефлексы позы и выпрямительные рефлексы.

Рефлексы позы возникают при изменениях положения головы (сдвиг центра равновесия) и направлены на сохранение при этом нормальной позы.

Более сложным вариантом статических рефлексов являются *выпрямительные рефлексы*. Они возникают при нарушении нормальной позы (например, при положении животного на спине) и направлены на восстановление нормальной позы тела.

СтатокINETические рефлексы возникают при ускорениях прямолинейного и вращательного движения, т.е. при изменении скорости движения организма, и направлены на сохранение при этом нормальной позы. В качестве примеров *рефлексов прямолинейного ускорения* можно привести лифтный рефлекс и рефлекс приземления. В начале подъема лифта ноги рефлекторно сгибаются, так как тонус разгибателей снижается. После прекращения подъема лифта тонус разгибателей ног увеличивается. Рефлекс приземления выражается в преобладании тонуса сгибателей при контакте ног с опорой, что позволяет ослабить удар.

СтатокINETические *рефлексы вращения* включают практически всю мускулатуру тела и глазные мышцы. Движение глазных яблок (глазной нистагм) при этом способствует сохранению зрительной ориентации.

Кроме регуляции мышечного тонуса, позы и равновесия, ствол головного мозга участвует в контроле спинального автоматизма шагания и, следовательно, в осуществлении локомоции (например, ходьбы).

1.5. Голубоватое пятно

Голубоватое пятно имеется только у млекопитающих, оно расположено в каудальном отделе среднего мозга и является основным норадренергическим образованием среднего мозга, передающим импульсивные влияния через медиатор норадреналин. Аксоны нейронов голубоватого пятна связаны с корой больших полушарий, большинством

ядер ствола мозга, промежуточного мозга, моторными центрами спинного мозга. Афферентные входы голубоватое пятно получает от ядер V нерва, ядра одиночного пути, гипоталамуса, ретикулярной формации ствола, черного вещества.

Моторные функции голубоватого пятна. Аксоны его нейронов идут в переднем и боковом канатиках к альфа-мотонейронам передних рогов спинного мозга. При одностороннем раздражении голубоватого пятна возникают вращательные движения в сторону, противоположную вращению, что, как предполагают, связано с нарушением функциональных связей голубоватого пятна и базальных ганглиев (особенно черного вещества).

Гомеостатическая функция голубоватого пятна связано с тем, что с одной стороны голубоватое пятно способно реагировать на изменение газового состава как крови, так и ликвора, а с другой стороны, имеет многочисленные эфферентные выходы на гипоталамус, ретикулярную формацию и вегетативные центры, обеспечивающие нейрогуморальную регуляцию состава внутренней среды организма.

1.6. Противоболевая система ствола

Боль - физиологический феномен, информирующий нас о вредных воздействиях, повреждающих организм или представляющих для него потенциальную опасность. Таким образом, боль представляет собой как предупредительную, так и защитную систему.

В стволе мозга имеется мощная антиноцицептивная система, способная оказать тормозное влияние на проведение болевой чувствительности в спинном мозге. В эту систему входят три главных взаимосвязанных структуры: центральное серое вещество среднего мозга, большое ядро шва и гигантоклеточное ретикулярное ядро продолговатого мозга. Большинство нейронов центрального серого вещества и большого ядра шва относятся к серотонинергическим нейронам и образуют рафеспинальный путь, который вместе с несеротонинергическим ретикулоспинальным путем оканчивается на нейронах I, II и V пластин задних рогов, формирующих основные болевые пути (латеральный спиноталамический и спиноретикулярный).

1.7. Проводниковая функция ствола мозга

Через ствол мозга проходят восходящие и нисходящие проводниковые пути, часть из которых идет транзиторно (без переключения), другая часть переключается в стволовых центрах.

Восходящие (афферентные) пути являются частью проводникового отдела анализаторов, передающих информацию от рецепторов в сенсорную кору. В стволе мозга выделяют две восходящие системы: специфическую и неспецифическую. Специфическую афферентную систему составляет лемнискоталамический путь, в котором выделяют медиальную и латеральную петли. Медиальная петля образует из аксонов нейронов тонкого (Голля) и клиновидного (Бурдаха) ядер, в которые поступает импульсация от рецепторов мышц, сухожилий, суставов и тактильных рецепторов кожи. В латеральную петлю входят аксоны нейронов ядер трапециевидного тела и верхней оливы моста, представляющих собой аксоны третьих нейронов

слухового анализатора, проводящих импульсацию от рецепторов слуха улитки.

К специфической проводящей системе в функциональном отношении относят проводящие пути зрительного анализатора, а также вестибулярный анализатор, вестибулярные корковые пути.

В функциональном плане волокна специфической проводящей системы отличаются высокой скоростью проведения возбуждения, небольшими рецепторными полями афферентных нейронов. В результате обеспечивается быстрая передача информации с тонким различением свойств раздражителя. При этом в корковом отделе соответствующего анализатора с коротким латентным периодом возникают вызванные потенциалы, называемые первичным ответом.

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

Нисходящие проводниковые пути в стволе мозга образуют пирамидную и экстрапирамидную системы. Кортикостридарный путь иннервирует центры среднего мозга (включая центры ретикулярной формации), обеспечивая произвольную регуляцию мышечного тонуса, позы, равновесия тела. К нисходящим путям относятся также волокна, идущие от двигательной и других зон коры больших полушарий, которые после переключения в ядрах моста по мостомозжечковому тракту поступают в мозжечок.

2. ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ МОЗГ

Промежуточный мозг расположен между средним и конечным мозгом, образован структурами, расположенными вокруг III желудочка мозга. Важнейшими из них являются таламус и гипоталамус, выделяют также суб- и эпиталамус.

2.1. Таламус

Таламус (зрительный бугор) представляет собой парный ядерный комплекс, занимающий преимущественно дорсальную часть промежуточного мозга. Таламус составляет основную массу (около 20г) промежуточного мозга и получает наибольшее развитие у человека.

В таламусе выделяют 150 парных ядер, которые в функциональном плане можно разделить на следующие три группы: релейные, ассоциативные, неспецифические. Все ядра таламуса в разной степени обладают тремя общими функциями: переключательной, интегративной и модулирующей.

Релейные ядра таламуса (переключательные, специфические) разделяются на сенсорные и несенсорные. Главной функцией сенсорных

релейных ядер является переключение потоков афферентной импульсации в сенсорные зоны коры. Наряду с этим происходит перекодирование и обработка информации.

К несенсорным релейным ядрам таламуса относятся передние вентральное, медиальное и дорсальное ядра. Они осуществляют переключение в кору несенсорной импульсации, поступающей в таламус из гипоталамуса, базальных ганглиев и некоторых моторных центров головного мозга. Таким образом, через эти ядра таламуса происходит передача в моторную кору сложных двигательных программ, образованных в мозжечке и базальных ганглиях.

К **ассоциативным ядрам таламуса** относятся ядра подушки, медиодорсальное ядро и латеральные ядра. Главной функцией этих ядер является интегративная функция, которая выражается в объединении деятельности как таламических ядер, так и различных корковых зон полушарий мозга.

Подушка, с которой тесно связаны латеральные ядра, получает главные афферентные входы от коленчатых тел и неспецифических ядер таламуса, эфферентные пути от нее идут в височно-теменно-затылочные зоны коры, участвующие в гностических (узнавание предметов, явлений), речевых и зрительных функциях (например, в интеграции слова со зрительным образом), а также в восприятии «схемы тела».

Медиодорсальное ядро участвует в формировании эмоциональной и поведенческой двигательной активности, а также, возможно, в образовании памяти. Разрушение этих ядер устраняет у больных страх, тревогу, напряженность, страдание от боли, но возникает лобный синдром: снижение инициативы, безразличие, гипокинезия.

Неспецифические ядра составляют эволюционно более древнюю часть таламуса. Неспецифические ядра имеют эфферентные выходы на другие таламические ядра, кору больших полушарий как непосредственно, так и через ретикулярные ядра, а также нисходящие пути к другим структурам ствола мозга.

Благодаря этим связям неспецифические ядра таламуса выступают в роли интегрирующего посредника между стволом мозга и мозжечком с одной стороны, и новой корой, лимбической системой и базальными ганглиями с другой стороны, объединяя их в единый функциональный комплекс. На кору мозга неспецифический таламус оказывает преимущественно модулирующее (изменяющее состояние) влияние. Было показано, что разрушение неспецифических ядер не вызывало грубых расстройств эмоций, восприятия, сна и бодрствования, образования условных рефлексов, а нарушало только тонкую регулировку поведенческих реакций, например, выявляло гиперактивность. В связи с этим модулирующее влияние, обеспечивающее «плавную настройку» высшей нервной деятельности, считается главной функцией неспецифических ядер таламуса.

2.2. Гипоталамус

Гипоталамус является вентральной частью промежуточного мозга, макроскопически он включает в себя преоптическую область и область перекреста зрительных нервов, серый бугор и воронку, сосцевидные тела.

Важной физиологической особенностью гипоталамуса является высокая проницаемость его сосудов для различных веществ, в том числе и для крупных полипептидов. Это обуславливает большую чувствительность гипоталамуса к сдвигам во внутренней среде организма и способность реагировать на колебания концентрации гуморальных факторов.

Ядра гипоталамуса образуют многочисленные связи друг с другом (ассоциативные, с парными одноименными ядрами противоположной стороны (комиссуральные), а также с выше- и нижележащими структурами ЦНС (проекционные). Главные афферентные связи гипоталамуса идут от лимбической системы, коры больших полушарий, базальных ганглиев и ретикулярной формации ствола. Основные эфферентные пути гипоталамуса идут в ствол мозга. Гипоталамус является многофункциональной системой, обладающей широкими регулирующими и интегрирующими влияниями. В связи с этим физиология гипоталамуса рассматривается в аспекте функциональной специфики его различных областей и зон.

2.2.1. Гипоталамус как центр интеграции вегетативных функций.

Изучение физиологической роли гипоталамуса с начала XX века и по настоящее время показало, что при раздражении или разрушении его структур, как правило, происходит изменение вегетативных функций организма. Многолетние исследования швейцарского физиолога В. Гесса (1928-1968) показали наличие в гипоталамусе двух функционально различных зон регуляции вегетативной сферы.

Стимуляция задней области гипоталамуса вызывало обширный комплекс вегетативных реакций, характерный для симпатической нервной системы: увеличение частоты и силы сердечных сокращений, подъем артериального давления, повышение температуры тела, расширение зрачков, гипергликемию, торможение перистальтики кишечника и др. Полученные данные свидетельствуют о роли заднего гипоталамуса в интеграции различных симпатических центров. Эта область была обозначена В. Гессом как *эрготропная система мозга*, обеспечивающая мобилизацию и расходование энергетических ресурсов организма при активной его деятельности.

Раздражение преоптической и передней областей гипоталамуса сопровождалось признаками активации парасимпатической нервной системы: урежением ритма сердца, снижением артериального давления, сужением зрачков, увеличением перистальтики и секреции в желудке, кишечнике и др. Эта область гипоталамуса была обозначена В. Гессом как *трофотропная система*, обеспечивающая процессы отдыха, восстановления и накопления энергетических ресурсов организма. Однако в дальнейшем было показано, что эрготропная и трофотропная области перекрывают друг друга, и можно только говорить о преобладании их в заднем и переднем

гипоталамусе соответственно. Таким образом, приведенные данные свидетельствуют об интеграции вегетативных (симпатических и парасимпатических) центров в пределах гипоталамуса.

Вместе с тем на уровне гипоталамуса происходит не только интеграция деятельности различных вегетативных центров, но и включение их как компонент в более сложные физиологические системы различных форм биологического поведения, направленных на выживание организма, поддержание гомеостаза и сохранение вида.

2.2.2. Гипоталамо-гипофизарная система.

Кроме вегетативного канала регуляции внутренней среды организма, гипоталамус имеет мощный гуморальный путь реализации своих эффектов. В этом плане главную роль играет взаимосвязь гипоталамуса с гипофизом. Клетки многих ядер гипоталамуса обладают нейросекреторной функцией и могут превратить нервный импульс в эндокринный секреторный процесс. Можно выделить две главные эндокринные связи гипоталамуса с гипофизом: гипоталамо-аденогипофизарную и гипоталамо-нейрогипофизарную.

Гипоталамо-аденогипофизарная система регулируется в основном по механизму отрицательных обратных связей. Главными среди них являются короткие и длинные обратные связи. По коротким связям количество синтезируемых в аденогипофизе тропных гормонов регулирует образование либеринов и статинов в гипоталамусе: повышение концентрации аденогипофизарных гормонов тормозит образование либеринов и стимулирует образование статинов в гипоталамусе, а снижение концентрации аденогипофизарных гормонов оказывает противоположный эффект.

Гипоталамо-нейрогипофизарная связь. В начале 30-х годов XX века было обнаружено, что крупноклеточные нейроны супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса являются эндокринными нейронами, образующими два нонапептидных гормона: антидиуретический гормон (АДГ) и окситоцин. Основными мишенями для действия АДГ являются дистальные каналы и собирательные трубочки почек, в которых он увеличивает реабсорбцию воды (уменьшает диурез) и сокращение гладких миоцитов сосудов (происходит сужение сосудов). Поэтому АДГ называют также вазопрессином. Наряду с этим АДГ оказывает влияние на нейроны гипоталамуса, активируя центр жажды и питьевое поведение. Основным физиологическим эффектом окситоцина является усиление сократительной функции матки и гладкой мускулатуры протоков молочных желез (выделение молока).

2.2.3. Роль гипоталамуса в терморегуляции

Проведенные сто лет назад опыты с перерезкой ствола мозга показали, что главной структурой, ответственной за температурный гомеостаз, является гипоталамус. Дальнейшие исследования позволили выделить в гипоталамусе два центра: теплоотдачи и теплопродукции.

Центр теплоотдачи локализован в передней и преоптической зонах гипоталамуса и включает в себя паравентрикулярные, супраоптические и

медиальные преоптические ядра. Раздражение этих структур вызывает увеличение теплопотери в результате расширения сосудов кожи и повышения температуры ее поверхности, увеличивая отделения и испарения пота, появления тепловой одышки. Разрушение центра теплоотдачи приводит к неспособности организма выдерживать тепловую нагрузку.

Центр теплопродукции локализован в заднем гипоталамусе и включает в себя медиальные, латеральные и промежуточные мамиллярные ядра. Их раздражение вызывает повышение температуры тела в результате усиления окислительных процессов, тонуса мышц и появления мышечной дрожи, сужения сосудов кожи. Разрушение этих ядер приводит к потере способности поддерживать температуру тела при охлаждении организма.

2.2.4. Роль гипоталамуса в регуляции поведения

Наиболее сложные варианты интегративной деятельности гипоталамуса является объединение отдельных жизненно важных функций в сложные комплексы, обеспечивающие различные формы биологически целесообразного поведения: пищевого, полового, питьевого, агрессивно-оборонительного и др., направленные на выживание индивидуума и вида. В основе этого поведения лежит возникновение в организме биологических потребностей, которые приводят к формированию в гипоталамических (а также лимбических и корковых) структурах мотивационного возбуждения, что выражается эмоционально окрашенным стремлением человека к удовлетворению соответствующей потребности. Удовлетворение потребности происходит через поведение. Вместе с тем надо отметить, что в осуществлении даже биологических форм поведения гипоталамус обеспечивает только базовые механизмы. Эмоциональный компонент поведения осуществляется с обязательным участием лимбической системы, корковых структур, а высокая степень социализации биологического поведения – с участием новой коры, особенно лобной доли.

Пищевое поведение. Пищевое поведение регулируется нервно-рефлекторными и гуморальными механизмами, которые интегрируются нейронами гипоталамуса. Рефлекторные влияния осуществляются с внешних сенсорных воздействий (вид, запах пищи и др.), с механо- и хеморецепторов желудочно-кишечного тракта (особенно ротовой полости и желудка). Часть нейронов пищевого центра обладают хеморецепторной чувствительностью к некоторым веществам (глюкозы, аминокислотам, жирным и органическим кислотам) и гормонам (инсулин, гастрин, адреналин и др.) крови, уровень которых влияет на их импульсную активность.

Питьевое поведение. Электрическое раздражение точек гипоталамуса, расположенных дорсально от супраоптических ядер (Б. Андерсон, 1958) вызывает выраженную активацию питьевого поведения и повышенное потребление воды (полидипсию). Разрушение этой зоны, напротив, приводит к отказу от приема воды (адипсии), при чем эти явления прямо не связаны с изменением секреции АДГ. Эта зона гипоталамуса была названа «центром жажды». В дальнейшем было показано, что часть нейронов «центра жажды» обладает осморцептивными свойствами и стимулируются повышением

осмотического давления крови. На активность «центра жажды» влияют также импульсы от периферических (сосудистых и тканевых) осморецепторов и концентрация некоторых веществ крови (например, АДГ).

Половое поведение. К регуляции полового поведения имеют отношение зоны заднего гипоталамуса и медиальный пучок переднего мозга. Раздражение их в эксперименте с животными (Дж. Олдс и сотр., 1954) и при операциях у людей показало формирование чувства радости, удовольствия, сопровождавшихся эротическими переживаниями. Эти структуры были названы «центром удовольствия». Возбудимость сексуальных центров гипоталамуса существенно зависит от корковых и лимбических влияний, рефлекторной стимуляции с эрогенных генитальных и экстрагенитальных зон, уровня половых гормонов.

Агрессивно-оборонительное поведение. Агрессивные и оборонительные реакции были получены при раздражении различных зон гипоталамуса: передней и задней, вентромедиальной и латеральной (В. Гесс, 1928). Вероятно, это связано с тем, что имеются различные виды агрессивности, направленные на борьбу за самосохранение, лидерство в группе, территорию и т.д. Типичный симптомокомплекс этих реакций состоит в ярких проявлениях отрицательных эмоций (гнев, ярость, страх), резкими вегетативными эрготропными сдвигами, попытками к нападению или бегству. В осуществлении агрессивно-оборонительных реакций гипоталамус взаимодействует с центральным серым веществом среднего мозга. В этой структуре были обнаружены «нейроны агрессии» (Д.Адамс, 1968), которые через гипоталамус запускают реакции агрессии (борьба, драка) и не возбуждаются при других реакциях. При повреждении этих нейронов резко увеличивается порог электрического раздражения гипоталамуса для вызова реакции ярости.

Поведение бодрствование-сон. Клиническое изучение больных с поражением зон гипоталамуса позволило сформулировать предположение (К. Экономо, 1918), что «центр сна» расположен в переднем гипоталамусе, а «центр бодрствования» - в заднем. Экспериментальные исследования с повреждением различных участков гипоталамуса (В.Гесс, 1929-1954, С. Ренсон, 1979, Т.Н. Ониани, 1983) подтвердили мнение клиницистов. Роль гипоталамуса не ограничивается только формированием механизмов сна и бодрствования. Выполняя роль внутренних часов, гипоталамус является водителем (пейсмейкером) этого околосуточного ритма. Важнейшими структурами гипоталамуса в этом плане являются супрахиазматическое и, возможно, вентромедиальное ядра, разрушение которых нарушает периодичность многих циркадианных ритмов. Регулируя околосуточные биоритмы, гипоталамус взаимодействует с эпифизом, с которым он имеет выраженные аксонные связи.

2.3. Эпифиз

Эпифиз (шишковидная железа) – эндокринная железа, расположенная в области промежуточного мозга. Секреция основного гормона которой – мелатонина – зависит от времени суток, причем максимальна ночью (до 80%

суточного количества гормона). Гормоны эпифиза в раннем онтогенезе тормозят половое созревание, они обеспечивают вместе с супрахиазматическим ядром гипоталамуса формирование суточных ритмов (биологические часы). Гормоны эпифиза оказывают выраженное нейрофизиологическое влияние: мелатонин, активируя ГАМК- рецепторы тормозных нейронов лимбической системы, усиливает процесс торможения и оказывает транквилизирующее влияние. В связи с этим эпифиз участвует в антистрессорной защите организма.

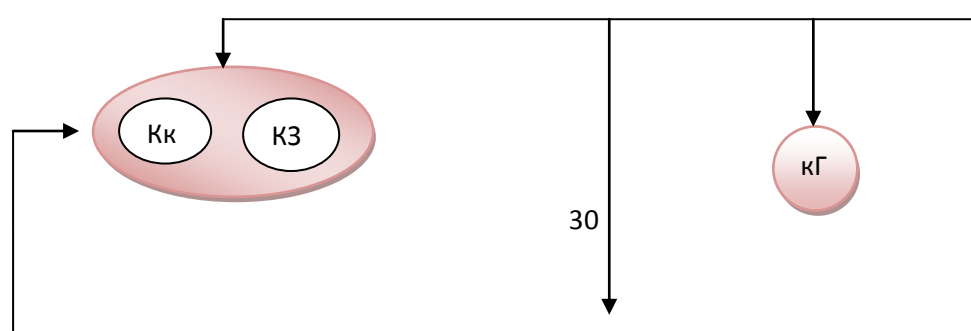
3.МОЗЖЕЧОК

Мозжечок – это отдел головного мозга, образующий вместе с мостом задний мозг. Составляя 10% массы головного мозга, мозжечок включает в себя более половины всех нейронов ЦНС. Это свидетельствует о больших возможностях обработки информации и соответствует главной функции мозжечка как органа координации и контроля сложных автоматизированных движений. В осуществлении этой функции важную роль играют обширные связи мозжечка с другими отделами ЦНС и рецепторным аппаратом.

3.1. Функциональная организация и связи мозжечка

Выделяют три структуры мозжечка, отражающие эволюцию его функций (по Дж.Джансенду, А. Бродалу, 1954): 1) древний мозжечок (архицеребеллум) состоит из клочка и узелка, а также нижней части червя; 2) старый мозжечок (палеоцеребеллум) включает в себя верхнюю часть червя и парафлоккулярный отдел; 3) новый мозжечок (неоцеребеллум) состоит из полушарий. Поверхностный слой мозжечка составляет кора. Глубже расположено белое вещество, в котором имеются три парных ядра: шатра, промежуточные и зубчатые.

Межнейронные связи в коре мозжечка, его афферентные входы и эфферентные выходы графически изображены на рис.3. Грушевидные нейроны (клетки Пуркинье), образующие средний слой коры, являются главной функциональной единицей, обладающей резко выраженной интегративной функцией. Структурной основой этой функции являются многочисленные ветвящиеся дендриты, на которых в одной клетке может быть до 100 тыс. синапсов. Количество клеток Пуркинье у человека, по разным источникам, от 7 до 30 млн., они являются единственными эфферентными нейронами коры мозжечка и непосредственно связывают ее с внутримозжечковыми и вестибулярными ядрами. В связи с этим функциональное влияние мозжечка существенным образом зависит от регуляции активности клеток Пуркинье, что, в свою очередь, связано с афферентными входами на эти клетки. Главными мозжечковыми афферентами являются *лиановидные и моховидные волокна*.



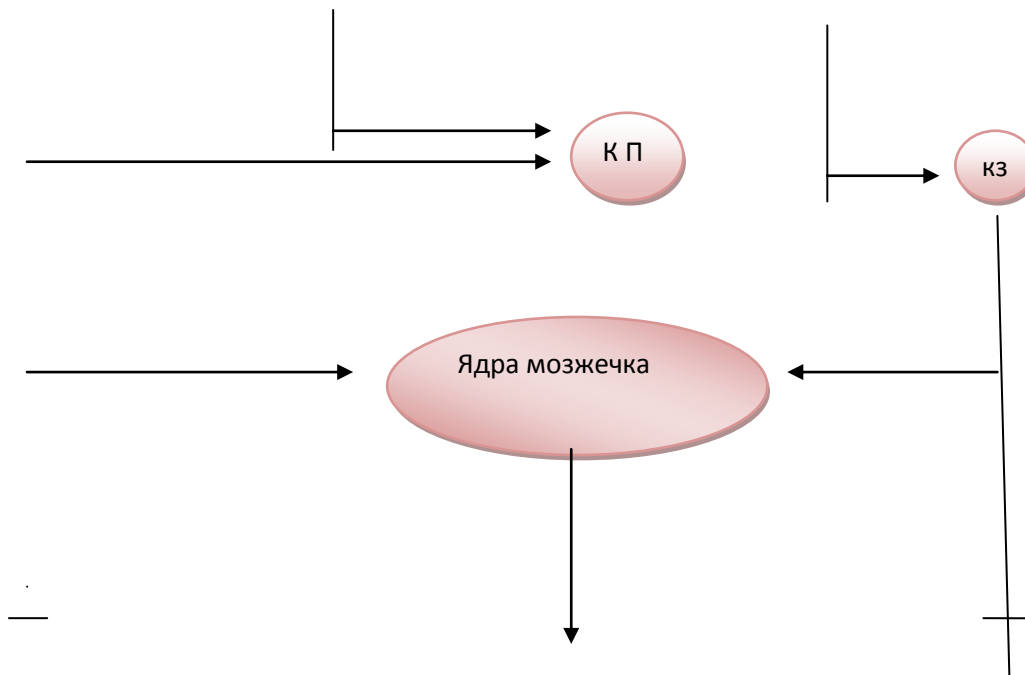


Рис.3. Основные межнейронные связи мозжечка

1-леановидные волокна, 2-моховидные волокна, кП- клетка Пуркинье, кЗ- клетки-зерна, кК- корзинчатые клетки, зк- звездчатые клетки

Основным источником лиановидных волокон являются нейроны нижней оливы продолговатого мозга. Информация к ним поступает от мышечных, кожных рецепторов, а также от двигательной коры головного мозга.

По моховидным волокнам в кору мозжечка поступает информация от коры больших полушарий (преимущественно ассоциативной), проприорецепторов опорно-двигательного аппарата, вестибулярных рецепторов и ретикулярной формации.

Как видно на рис. 3., на клетки Пуркинье поступает преимущественно возбуждающее афферентное влияние. Но поскольку клетки Пуркинье являются тормозными нейронами (медиатор ГАМК), то с их помощью кора мозжечка превращает возбуждающие сигналы на входе в тормозные сигналы на выходе. Таким образом, эфферентное влияние коры мозжечка на последующее нейронное звено (в основном это мозжечковые ядра) осуществляется не по механизму запуска нейронной активности, а по механизму более или менее сильного сдерживания этой активности, т.е. в мозжечке доминирует тормозной характер управления (В.В. Фанарджян, 1992).

Каждый из отделов мозжечка имеет свои особые афферентные входы (см. рис. 4). Главными входами древнего мозжечка являются волокна от вестибулярных ядер, получающих импульсы из органа равновесия – вестибулярного анализатора. Старый мозжечок получает входы от спинного мозга, идущие в составе переднего (Говерса) и заднего (Флексига)

спиноцереbellярных трактов. Через эти тракты поступает информация от мышечных рецепторов. К новому мозжечку поступают афферентные входы от двигательной и других областей коры, которые переключаются в ядрах моста, образуя мостоцереbellярный тракт. Они связывают кору большого мозга с корой полушарий мозжечка.

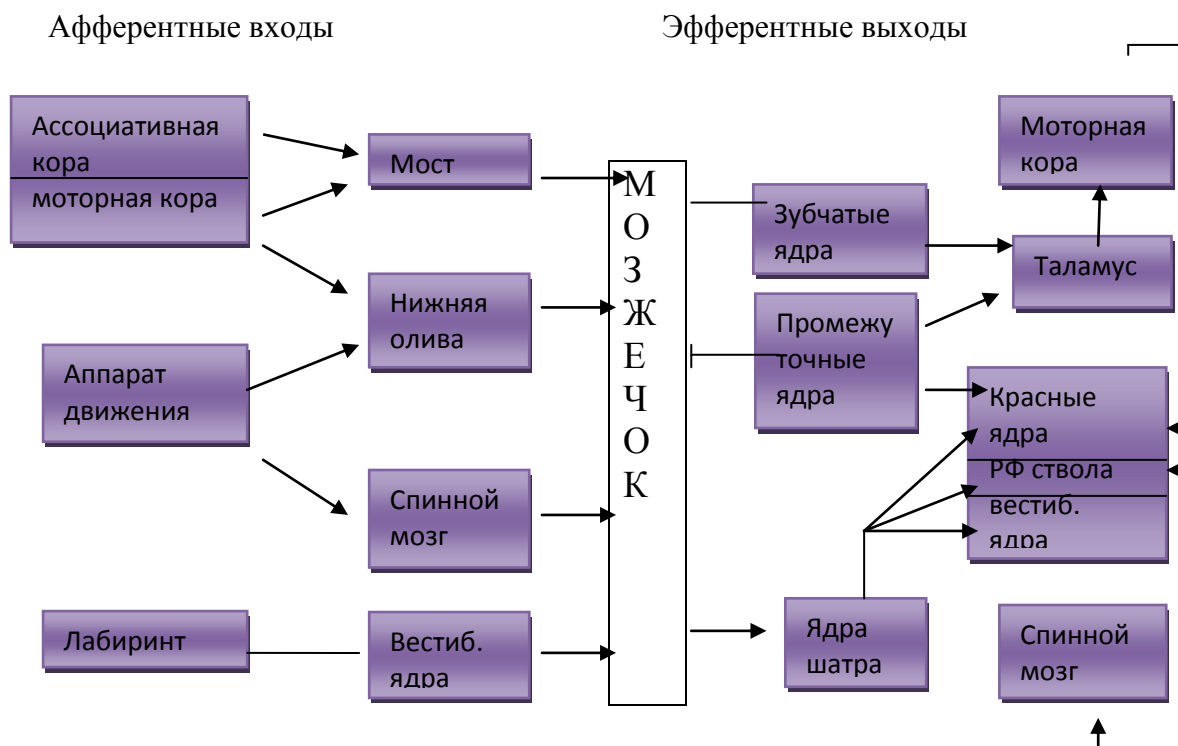


Рис. 4. Схема основных связей мозжечка

При изучении эфферентных связей коры мозжечка с ядрами мозжечка были выделены три симметричные продольные (вертикальные) зоны. Три парных ядра мозжечка являются главным эфферентным выходом мозжечка на стволовые и корковые моторные центры. Нейроны этих ядер имеют высокую фоновую активность (50-100имп/с). Они находятся под тормозящим влиянием клеток Пуркинье и возбуждающим влиянием афферентных входов в мозжечок, которые по коллатеральным ответвлениям поступают в эти ядра.

3.2. Функции мозжечка

Мозжечок как высший стволовой центр сенсомоторной интеграции выполняет три главные функции: 1) регуляция мышечного тонуса, позы и равновесия; 2) координация позы и целенаправленного движения; 3) координация быстрых целенаправленных движений, выполняемых по программе из коры больших полушарий (см. рис.5).

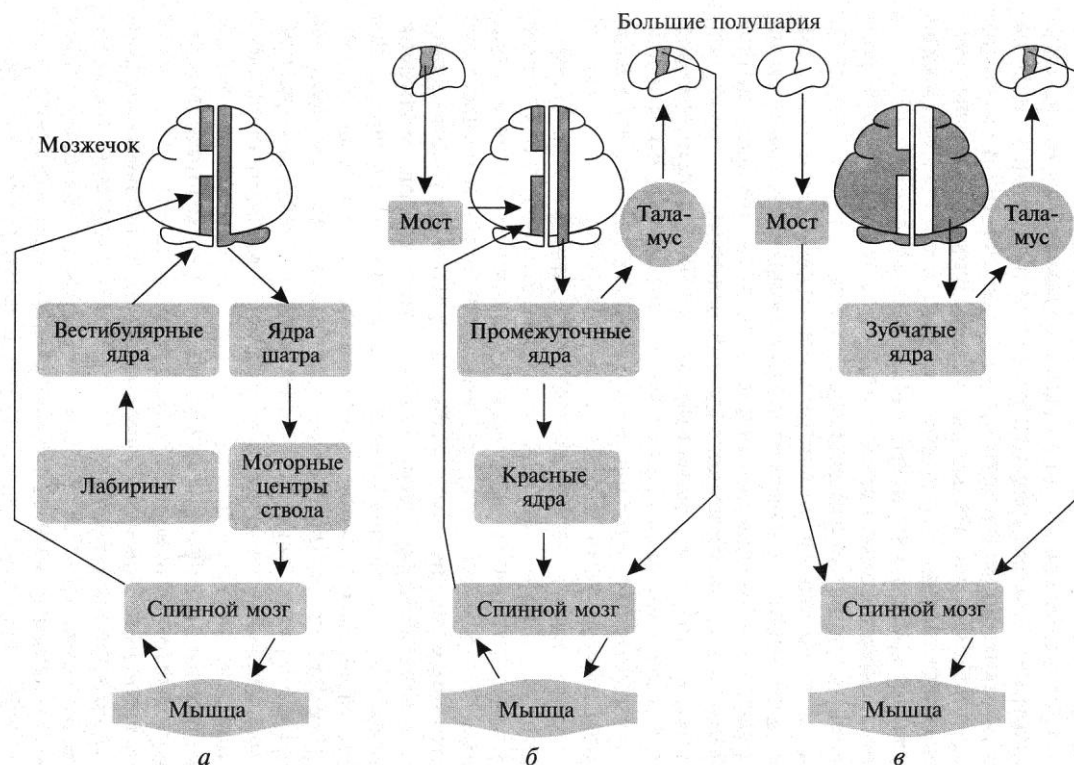


Рис. 5. Схема функций мозжечка (по Р.Шмидту, 1990)
 а – регуляция тонуса, позы и равновесия
 б – координация позы и целенаправленных движений
 в – программирование быстрых произвольных движений

Регуляция мышечного тонуса, позы и равновесия осуществляется преимущественно древним мозжечком (флоккуло-нодулярная доля) и частично старым и новым мозжечком, входящими в медиальную червячную зону. Эти структуры получают афферентную импульсацию от вестибулярных рецепторов через вестибулярные ядра, от проприорецепторов аппарата движения и экстерорецепторов кожи по спиноocerebellарным и кожноcerebellарным трактам, от зрительных и слуховых рецепторов через четверохолмие по тектоcerebellарному тракту. Обработка этой информации о состоянии мышц и положении тела в пространстве позволяет мозжечку через эфферентную импульсацию из ядер шатра и далее по вестибуло-, ретикуло- и руброспинальному трактам произвести перераспределение мышечного тонуса и изменение позы тела, сохранить равновесие.

Функция координации позы и целенаправленных движений осуществляется старым и новым мозжечком, входящими в промежуточную зону. В кору этой части мозжечка поступает афферентная импульсация от проприорецепторов и экстерорецепторов тела по спиноcerebellарному и кожноcerebellарным трактам, а также импульсация от сенсомоторной коры по мостомозжечковому тракту. При этом импульсация от моторной коры (программа произвольного движения) поступает не только в мозжечок, но и на спинальные моторные центры, иннервирующие мышцы (осуществление

движения). Поэтому мозжечок, получая информацию как о программе движения (из моторной коры), так и о его выполнении (из спинного мозга), способен ее сравнить и через эфферентную импульсацию (промежуточное ядро и руброспинальный тракт) осуществить координацию позы и целенаправленного движения.

Функции программирования быстрых целенаправленных движений осуществляется новым мозжечком: той частью полушарий мозжечка, которая входит в латеральную зону. Кора этой части мозжечка получает импульсацию преимущественно из ассоциативных зон коры большого мозга через ядра моста. Эта информация характеризует замысел движения. В коре нового мозжечка она перерабатывается в программу движения, которая по эфферентным путям через зубчатое ядро мозжечка и вентральное латеральное ядро таламуса попадает в моторную кору и через пирамидную и экстрапирамидную системы осуществляется как быстрое целенаправленное движение. Быстрота выполнения этих движений исключает возможность их коррекции по ходу выполнения. К таким движениям относятся многие спортивные движения, например, бросок мяча, игра на музыкальных инструментах, «слепой» метод печати на клавиатуре компьютера и др.

Полушария мозжечка имеют также **функцию инициации движения**. Было показано, что изменение активности нейронов мозжечка (зубчатое и промежуточное ядра, клетки Пуркинью) на 0,1 – 0,3 с предшествует началу движения, а охлаждение зубчатого ядра задерживает на 0,1 с активацию нейронов моторной коры и начало движения. Эти данные объясняют затруднения вызова движений, которые испытывают больные с поражением мозжечка.

Роль мозжечка в регуляции вегетативных функций. Экспериментальные и клинические исследования показали, что поражения мозжечка кроме двигательных расстройств сопровождаются различными нарушениями вегетативных функций: сердечно-сосудистой, пищеварительной систем, дыхания, гемопоза и др. Конкретные механизмы переработки interoцептивной импульсации мозжечком неизвестны, и его место в составе структур, регулирующих вегетативные функции, неясно. Можно предположить, что регуляция вегетативных функций мозжечком направлена преимущественно на обеспечение его двигательной активности.

4. ЛИМБИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Лимбическая система расположена в переднем мозге и состоит из его филогенетически старых отделов – обонятельного и промежуточного мозга. Термин «лимбическая система» был предложен П.Мак-Лином(1952), он отражает особенность расположения системы в виде, кольца на границе новой коры отделяющей ее от ствола мозга. В последние десятилетия наблюдается тенденция к расширению числа структур, которые включаются в лимбическую систему. В функциональном плане в нее стали включать участки новой коры (лобную кору), подкорковые образования (миндалину) и участки ретикулярной формации среднего мозга (лимбическая область

среднего мозга). В эволюционном аспекте лимбическая система сформирована для усложнения форм поведения организма, перехода от жестких, генетически запрограммированных форм поведения к пластическим, основанным на обучении и памяти.

4.1. Структурно-функциональная организация и связи лимбической системы

В лимбической системе можно выделить корковые и подкорковые ядерные образования. К корковым отделам относятся старая (палеокортекс) и древняя (архиокортекс) кора. К структурам старой коры относятся гиппокамп, основание гиппокампа, зубчатая извилина, парагиппокампова извилина, предоснование гиппокампа, крючок, поясная и предмозолистая извилины, прозрачная перегородка. К древней коре, образующей обонятельный мозг, относятся обонятельная луковица, обонятельный бугорок и параобонятельная область. Старая и древняя кора имеет трехслойное строение. На границе ее с новой, шестислойной, корой имеется промежуточная пятислойная кора. К подкорковым структурам лимбической системы относят миндалину, гипоталамус, передние таламические ядра, септальные ядра, мамиллярные тела.

Связи между структурами лимбической системы, ее афферентные входы и эфферентные выходы разнообразны и еще недостаточно изучены. Важнейшие афферентные входы в лимбическую систему осуществляются от гипоталамуса, который считается основным источником ее возбуждения, а также от лобной и височной коры. Через височную кору в лимбическую систему поступает информация из зрительной, слуховой и сенсомоторной коры. Главные эфферентные выходы из лимбической системы осуществляются через гипоталамус на нижележащие вегетативные и соматические центры ствола и спинного мозга. Другой эфферентный выход проводит возбуждение из лимбической системы в новую кору (преимущественно ассоциативную). Через нее лимбическая система включается в регуляцию высших психических функций. Характерным свойством лимбической системы является наличие хорошо выраженных кольцевых нейронных связей, объединяющих различные ее структуры (рис. 6).

Эти связи дают возможность длительной циркуляции (реверберации) возбуждения, которая является механизмом его пролонгирования, повышения проводимости синапсов и формирования памяти. Реверберация возбуждения создает условия для сохранения единого функционального состояния структур замкнутого круга и навязывания этого состояния другим структурам мозга. Важнейшим циклическим образованием лимбической системы является лимбический круг Пейпеца (1937), идущий от гиппокампа через свод к мамиллярным телам, затем к передним ядрам таламуса, далее в поясную извилину и через парагиппокампову извилину обратно к гиппокампу.

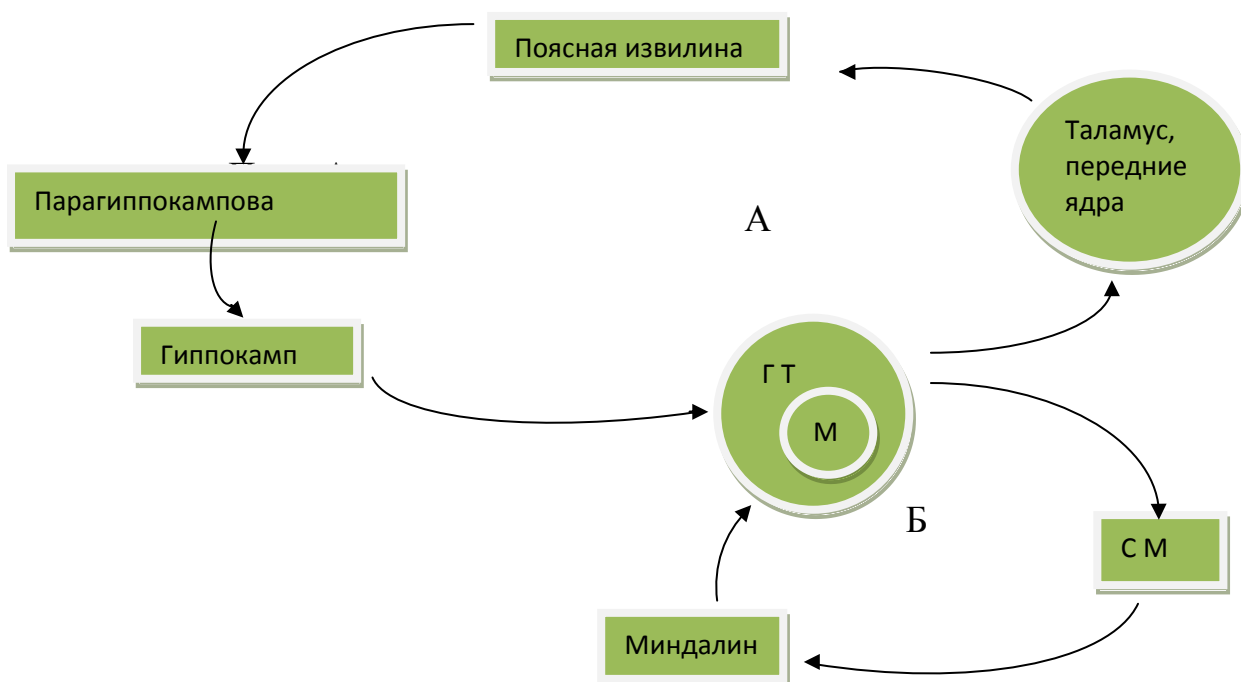


Рис.6. Схема основных внутренних связей лимбической системы:
 А – круг Пейпеца; Б – круг через миндалину; Г Т/МТ- мамиллярные тела гипоталамуса;
 СМ – средний мозг (лимбическая область)

Этот круг играет большую роль в формировании эмоций, обучении и памяти. Другой лимбический круг (от миндалины через терминальную полосу к мамиллярным телам гипоталамуса, затем к лимбической области среднего мозга и обратно к миндалине) имеет важное значение в формировании агрессивно-оборонительных, пищевых и сексуальных реакций.

4.2. Функции лимбической системы

Лимбическая система получает информацию о внешней среде от зрительного, слухового, соматосенсорного анализаторов, о сдвигах во внутренней среде – от гипоталамуса. После сравнения и обработки этой информации лимбическая система через эфферентные выходы запускает вегетативные, соматические и поведенческие реакции, обеспечивающие приспособление организма к внешней среде и сохранение внутренней среды на определенном уровне. В этом состоит наиболее общая функция лимбической системы.

Важнейшая функция лимбической системы состоит в способности формировать эмоции – переживания, в которых отражается субъективное отношение человека к предметам внешнего мира и результатам собственной деятельности. В свою очередь, эмоции являются субъективным компонентом мотиваций – состояний, запускающих и реализующих поведение, направленное на удовлетворение возникших потребностей. Через механизм эмоций (и мотивации поведения) лимбическая система улучшает приспособление организма к изменяющимся условиям среды.

Следующей важной функцией лимбической системы является ее участие в формировании памяти и осуществлении обучения. Эта функция преимущественно связана с основным лимбическим кругом Пейпеца: поясная извилина – гиппокамп- мамиллярные тела – передний таламус – поясная извилина. Среди структур лимбической системы, ответственных за память и обучение, выдающуюся роль играют гиппокамп и связанные с ним дорсальные зоны лобной коры. Их деятельность необходима для консолидации памяти – перехода кратковременной памяти в долговременную. Повреждение гиппокампа у человека вызывает резкое нарушение усвоения новой информации, образования промежуточной и долговременной памяти.

5. БАЗАЛЬНЫЕ ГАНГЛИИ

Базальные ганглии – это скопления нейронов ядерного типа, расположенных в конечном мозге в основании больших полушарий, преимущественно в лобных долях. Они состоят из трех парных образований: филогенетически более древней части – бледного шара, более позднего образования – полосатого тела и наиболее молодой части – ограда. Бледный шар состоит из наружного и внутреннего сегментов; полосатое тело состоит из хвостатого ядра и скорлупы. Ограда расположена между скорлупой и островковой корой. В функциональном отношении базальные ганглии включают некоторые структуры промежуточного и среднего мозга: субталамические ядра и черное вещество.

5.1. Функциональные связи базальных ганглиев

В базальные ганглии возбуждающая афферентная импульсация поступает (см. рис. 7) преимущественно в полосатое тело в основном из трех источников: 1) от всех областей коры прямо и через таламус; 2) от неспецифических интраламнарных ядер таламуса; 3) от черного вещества. Среди эфферентных связей базальных ганглиев можно отметить три главных выхода: 1) от полосатого тела тормозящие пути идут к бледному шару непосредственно и через субталамическое ядро; от бледного шара начинается самый важный эфферентный тракт базальных ганглиев, идущий преимущественно в таламус, в его несенсорные релейные ядра. далее в двигательную кору.; 2) часть эфферентных волокон из бледного шара и полосатого тела идет к центрам ствола мозга (ретикулярная формация, красное ядро и далее в спинной мозг), а также в нижнюю оливу и от нее в мозжечок; 3) от полосатого тела тормозящие пути идут к черному веществу и после переключения – к ядрам таламуса. Оценивая связи базальных ганглиев в целом, можно отметить, что эта структура является промежуточным звеном (релейной станцией), связывающей ассоциативную и, частично, сенсорную кору с двигательной корой, и в этом отношении они сходны с полушариями мозжечка.

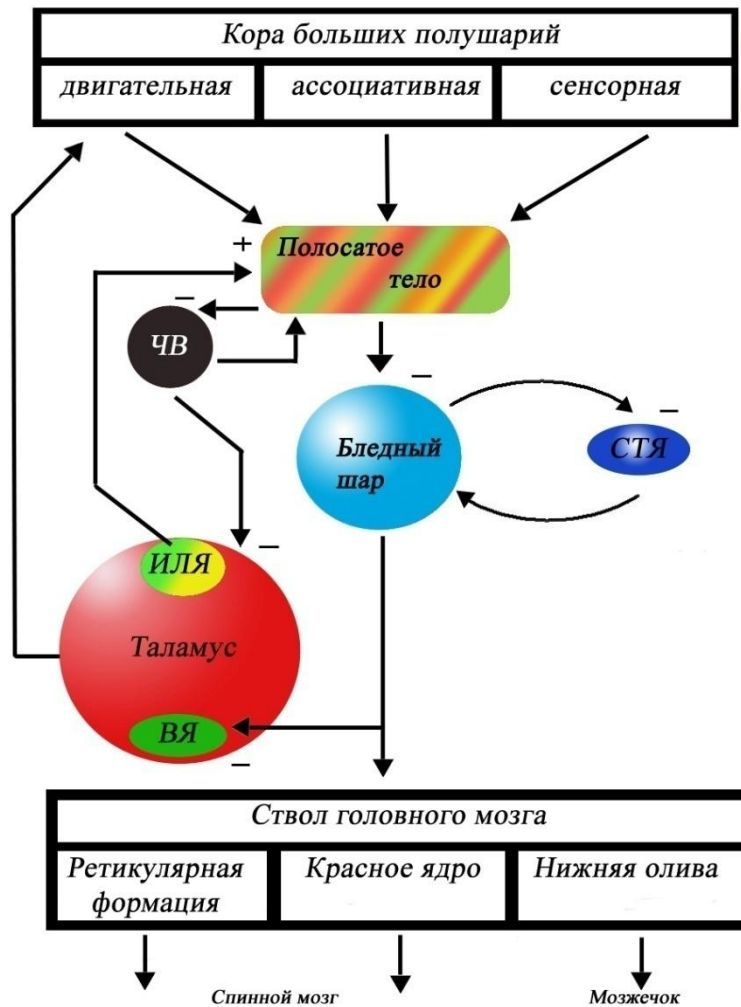


Рис. 7. Схема основных афферентных и эфферентных связей базальных ганглиев: ЧВ- черное вещество; СТЯ – субталамическое ядро; ВЯ – вентральные ядра; ИЛЯ – интралинквальное ядро; «+» - возбуждающие и «-» тормозные влияния.

В структуре связей базальных ганглиев в последнее время выделяют несколько параллельно действующих функциональных петель, соединяющих базальные ганглии и кору больших полушарий (Г. Александер и др.. 1986), которые показаны на рис. 8.

Скелетно-моторная петля служит для регуляции таких параметров движения, как амплитуда, сила, направление.

Глазодвигательная петля соединяет области коры, контролирующие направление взгляда. Предполагается существование также *сложных петель*, которые участвуют в осуществлении высших психофизиологических функций мозга: контроле мотиваций, прогнозировании, познавательной (когнитивной) деятельности.

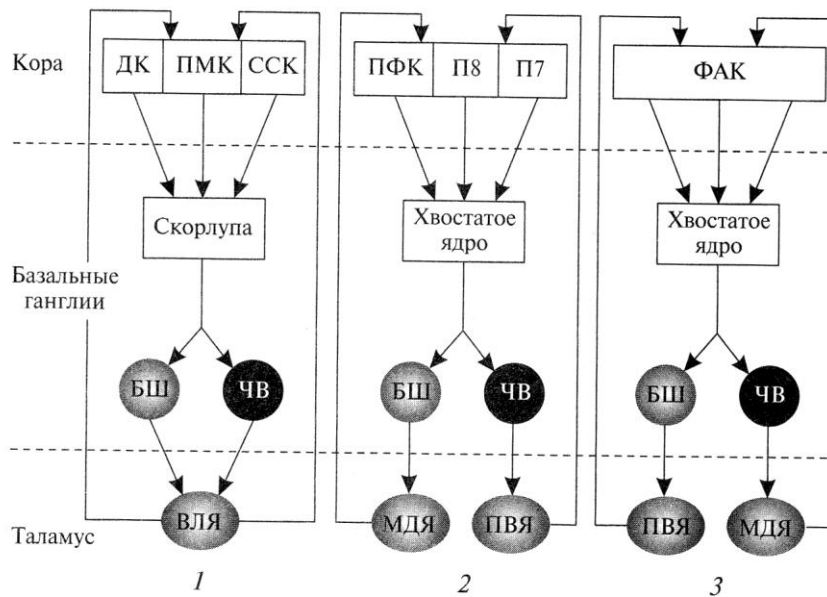


Рис. 8. Схема функциональных петель, проходящих через базальные ганглии (по Р. Шмидту, 1996, с изменениями):

1-скелетно-моторная петля; 2- глазодвигательная петля; 3 – сложная петля; ДК-двигательная кора; ПМК-премоторная кора; ССК- соматосенсорная кора; ПФК – префронтальная ассоциативная кора; П8 – поле 8 фронтальной коры; П7- поле 7 теменной коры; ФАК – фронтальная ассоциативная кора; ВЛЯ – ветролатеральное ядро; МДЯ – медиодорсальное ядро; GDZ – переднее вентральное ядро; БШ – бледный шар; ЧВ – черное вещество.

5.2. Функции полосатого тела

Основными объектами функционального влияния полосатого тела является бледный шар. Черное вещество, таламус и моторная кора.

Влияние полосатого тела на бледный шар осуществляется преимущественно через тонкие тормозные волокна (медиатор ГАМК). Однако в дальнейшем было показано, что многие нейроны бледного шара давали смешанные ответы. Эти данные свидетельствуют о том, что полосатое тело оказывает на бледный шар двоякое действие: тормозящее и возбуждающее с преобладанием тормозящего.

Между черным веществом и полосатым телом имеются двусторонние связи. Нейроны полосатого тела оказывают тормозящее влияние на нейроны черного вещества. В свою очередь, нейроны черного вещества оказывают модулирующее влияние на фоновую активность нейронов полосатого тела.

Влияние полосатого тела на таламус. Раздражение полосатого тела вызывает появление в коре высокоамплитудных медленных ритмов, характерных для фазы медленного сна. Разрушение полосатого тела нарушает эту реакцию и уменьшает время сна в цикле сон-бодрствование.

Влияние полосатого тела на моторную кору. Стимуляция некоторых зон полосатого тела вызывает задержку поведенческих реакций, например ориентировочной, пищедобывательной (животное словно « застывает») в данной позе).

Поражение полосатого тела (его хвостатого ядра) дает характерную клиническую картину, в которой главными являются насильственные

избыточные движения (гиперкинезы). Больной как бы не может справиться со своей мускулатурой. Эти гиперкинезы обозначаются как хорей и атетоз.

5.3. Функции бледного шара

Получая из полосатого тела преимущественно тормозное и частично возбуждающее влияние, бледный шар оказывает модулирующее влияние на двигательную кору, мозжечок, ретикулярную формацию, красное ядро. При стимуляции бледного шара у животных преобладают элементарные двигательные реакции в виде сокращения мышц конечностей, шеи и лица. При этом выявлено влияние бледного шара на некоторые зоны гипоталамуса (центр голода и задний гипоталамус), отмечена активация пищевого поведения. Разрушение бледного шара сопровождается снижением двигательной активности: возникает адинамия, как бы отвращение ко всякому движению, сонливость, эмоциональная тупость, затрудняются осуществление имеющихся и выработка новых условных рефлексов.

Подводя итог результатам деятельности базальных ганглиев, можно отметить, что участие в регуляции движения является главной, но не единственной их функцией. Наиболее важной двигательной функцией является выработка (наряду с мозжечком) сложных двигательных программ, которые реализуются через моторную кору и обеспечивают двигательный компонент поведения организма. Наряду с этим базальные ганглии контролируют такие параметры движения, как сила, амплитуда, скорость и направление. Кроме участия в регуляции движения и организации различных форм поведения базальные ганглии включаются в регуляцию цикла сон-бодрствование, в механизмы формирования условных рефлексов, в сложные формы восприятия, например осмысление текста.

6. НОВАЯ КОРА БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

Новая кора (неокортекс) представляет собой слой серого вещества общей площадью 1500-2200 кв.см, покрывающий большие полушария; она составляет около 72% всей площади коры больших полушарий. Толщина коры мозга составляет 1,3-4,5 мм, масса – около 600 г, что составляет 40% массы головного мозга. В коре имеется около 14 млрд. нейронов, количество глиальных клеток примерно в 10 раз больше. Кора головного мозга является в филогенетическом плане наиболее молодой нервной структурой, у человека она осуществляет высшую регуляцию функций организма и психофизиологические процессы, обеспечивающие разные формы поведения.

6.1. Структурно-функциональная характеристика коры

В направлении с поверхности вглубь коры различают шесть горизонтальных слоев.

Молекулярный слой имеет очень мало клеток, но большое количество ветвящихся дендритов пирамидных клеток, формирующих сплетение, расположенное параллельно поверхности. На этих дендритах образуют

синапсы афферентные волокна, приходящие от ассоциативных и неспецифических ядер таламуса.

Наружный зернистый слой составлен в основном звездчатыми клетками и частично малыми пирамидными клетками. Волокна клеток этого слоя расположены преимущественно вдоль поверхности коры, образуя кортикокортикальные связи.

Наружный пирамидный слой состоит преимущественно из пирамидных клеток средней величины. Аксоны этих клеток, как и зернистые клетки второго слоя, образуют кортикокортикальные ассоциативные связи.

Внутренний зернистый слой по характеру клеток (звездчатые клетки) и расположению их волокон аналогичен наружному зернистому слою. В этом слое афферентные волокна имеют синаптические окончания, идущие от нейронов специфических ядер таламуса и, следовательно, от рецепторов сенсорных систем.

Внутренний пирамидный слой образован средними и крупными пирамидными клетками, причем гигантские пирамидные клетки Беца расположены в двигательной коре. Аксоны этих клеток образуют эфферентные кортикоспинальные и кортикобульбарный двигательные пути.

Слой полиморфных клеток образован преимущественно веретенообразными клетками, аксоны которых образуют кортикоталамические пути.

Оценивая в целом афферентные и эфферентные связи коры, можно отметить, что в слоях первом и четвертом происходят восприятие и обработка поступающих в кору сигналов. Нейроны второго и третьего слоев осуществляют кортикокортикальные ассоциативные связи. Покидающие кору эфферентные пути формируются преимущественно в пятом-шестых слоях. Более детально деление коры на различные поля проведено на основе цитоархитектонических признаков (формы и расположения нейронов) К. Бродманом (1909), который выделил 52 поля, многие из которых характеризуются функциональными и нейрхимическими особенностями.

6.2. Сенсорные области коры

Сенсорные области коры – зоны, в которых проецируются сенсорные раздражители. Они расположены преимущественно в теменной, височной и затылочной долях. Афферентные пути в сенсорную кору поступают преимущественно от специфических сенсорных ядер таламуса (вентральных, задних латерального и медиального). Сенсорная кора имеет хорошо выраженные второй и четвертый слои и называется гранулярной.

Зоны сенсорной коры, раздражение или разрушение которых вызывает четкие и постоянные изменения чувствительности организма, называются первичными сенсорными областями. Они состоят преимущественно из мономодальных нейронов и формируют ощущения одного качества. Вокруг первичных сенсорных зон находятся менее локализованные вторичные сенсорные зоны, полимодальные нейроны которых отвечают на действие нескольких раздражителей.

Важнейшей сенсорной областью является теменная кора постцентральной извилины и соответствующая ей часть парацентральной дольки на медиальной поверхности полушария (поля 1-3), которую обозначают как *соматосенсорная область*. Здесь имеется проекция кожной чувствительности противоположной стороны тела от тактильных, болевых, температурных рецепторов, интероцептивной чувствительности и чувствительности опорно-двигательного аппарата от мышечных, суставных, сухожильных рецепторов. Проекция участков тела в этой области характеризуется тем, что проекция головы и верхних отделов туловища расположена в нижнелатеральных участках постцентральной извилины, проекция нижней половины туловища и ног – в верхнемедиальных зонах извилины, проекция нижней части голени и стоп – в коре парацентральной дольки на медиальной поверхности полушарий (см. рис.9).

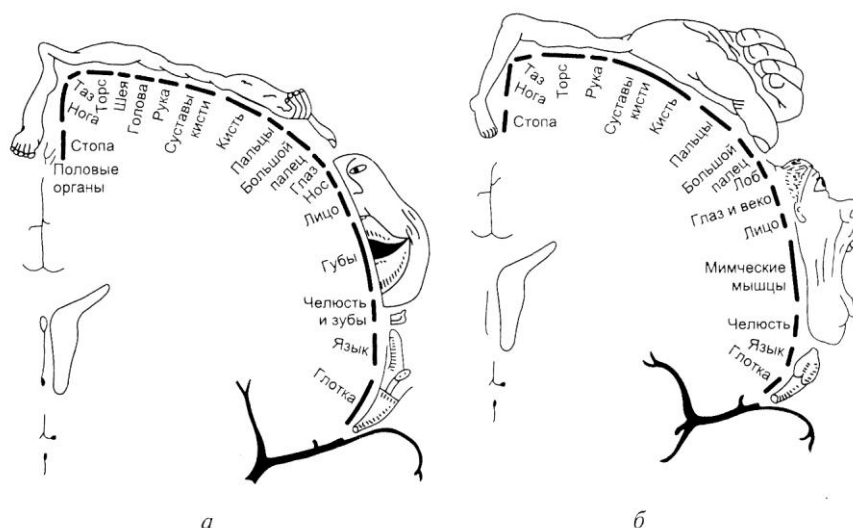


Рис. 9 Схема чувствительного и двигательного гомункулусов (по У Пенфильду, Т. Рассмуссену, 1950). Разрез полушарий во фронтальной плоскости: а- проекция общей чувствительности в коре постцентральной извилины; б- проекция двигательной системы в коре прецентральной извилины.

Другой первичной сенсорной зоной является слуховая кора (поля 41, 42), которая расположена в глубине латеральной борозды (кора поперечных височных извилин Гешля). В этой зоне в ответ на раздражение слуховых рецепторов кортиева органа формируются звуковые ощущения, изменяющиеся по громкости, тону и другим качествам. К проекционной коре височной доли относится предположительно также центр вестибулярного анализатора в верхней и средней височной извилинах.

Еще одна первичная проекционная область новой коры расположена в затылочной коре – первичная зрительная область, (кора части клиновидной извилины и язычковой дольки, поле 17). Здесь имеется топическое представление рецепторов сетчатки, и каждой точке сетчатки соответствует свой участок зрительной коры. Наличие в каждом полушарии проекции сетчатки обоих глаз является основой бинокулярного зрения. Раздражение коры 17-го поля приводит к возникновению световых ощущений. Основная часть информации об окружающей среде и внутренней

среде организма, поступившая в сенсорную кору, передается для дальнейшей обработки в ассоциативную кору.

6.3. Ассоциативные области коры

К ассоциативной коре относятся участки новой коры больших полушарий, которые расположены рядом с сенсорными и двигательными зонами, но не выполняют непосредственно чувствительных или двигательных функций.

Основной физиологической особенностью нейронов ассоциативной коры, отличающей их от нейронов первичных зон, является полисенсорность (полиmodalность): они отвечают с почти одинаковым порогом не на один, а на несколько раздражителей – зрительные, слуховые, кожные и др. Полисенсорность нейронов ассоциативной коры создается как ее кортико-кортикальными связями с разными проекционными зонами, так и главным ее афферентным входом от ассоциативных ядер таламуса, в которых уже произошла сложная обработка информации от различных чувствительных путей. В результате этого ассоциативная кора представляет собой мощный аппарат конвергенции различных сенсорных возбуждений, позволяющий произвести сложную обработку информации о внешней среде и внутренней среде организма и использовать ее для осуществления высших психофизиологических функций.

По таламокортикальным проекциям выделяют две ассоциативные системы мозга: таламотеменную и таламолобную. Делаются попытки выделить таламовисочную систему. **Таламотеменная система** представлена ассоциативными зонами теменной коры, получающими основные афферентные входы от задней группы ассоциативных ядер таламуса (латеральное заднее ядро и подушка). Теменная ассоциативная кора имеет эфферентные выходы на ядра таламуса и гипоталамуса, моторную кору и ядра экстрапирамидной системы. Основными функциями таламотеменной системы являются *гнозис*, формирование «схемы тела» и *праксис*. Под *гнозисом* понимается функция различных видов узнавания – формы, величины, значения предметов, понимание речи, познание процессов, закономерностей и др. К гностическим функциям относится оценка пространственных отношений (например, взаимного расположения предметов). В теменной коре выделяют центр стерегнозиса, расположенный сзади от средних отделов постцентральной извилины, обеспечивающий способность узнавания предметов на ощупь. Вариантом гностической функции является формирование в сознании трехмерной модели тела («схемы тела»). Центр «схемы тела» расположен в поле 7 теменной коры. Под *праксисом* понимают целенаправленное действие. Центр праксиса находится в надкраевой извилине (поля 39 и 40 доминантного полушария), он обеспечивает хранение и реализацию двигательных автоматизированных актов (например, рукопожатие, причесывание, зажигание спички и др.).

Таламолобная система представлена ассоциативными зонами лобной коры (поля 9-14), имеющими основной афферентный вход от ассоциативного

медиодорсального ядра таламуса. Одной из функций ассоциативной лобной коры является формирование доминирующей мотивации, которая обеспечивает направление поведения человека. Эта функция основана на тесных двусторонних связях лобной коры с лимбической системой и ее ролью в регуляции высших эмоций человека, связанных с его социальной деятельностью и творчеством. Другой функцией лобной коры является обеспечение вероятностного прогнозирования, что выражается изменением поведения в ответ на изменения обстановки окружающей среды и доминирующей мотивации. Еще одной важнейшей функцией лобной коры является самоконтроль действий путем постоянного сравнения результата действия с исходными намерениями, что связано с созданием аппарата предвидения (акцептор результата действия в функциональной системе по П.К. Анохину) .

Роль лобной коры в осуществлении высших психических функций выявляется после операции префронтальной лоботомии, при которой пересекаются связи между лобной долей и таламусом. В результате операции наблюдалось развитие «эмоциональной тупости», отсутствие мотивации, твердых намерений и планов, основанных на прогнозировании. Такие люди становились грубыми, нетактичными, ненадежными, у них появлялась тенденция к повторению каких-либо двигательных актов, хотя обстановка изменилась и надо выполнять другие действия.

Концепция о таламовисочной ассоциативной системе не получила еще достаточной научной проработки. Говоря о роли височной коры, надо отметить, что некоторые ассоциативные центры (например, стереогнозиса и праксиса) включают в себя и участки височной коры (поле 39). В височной коре расположен акустико-гностический сенсорный центр речи Вернике, находящийся в задних отделах верхней височной извилины (поля 22, 37 и 42 левого доминантного полушария). Этот центр обеспечивает распознавание и хранение устной речи как собственной, так и чужой. В средней части верхней височной извилины (поле 22) находится центр распознавания музыкальных звуков и их сочетаний. На границе височной, теменной и затылочной долей (поле 39) находится центр чтения письменной речи, обеспечивающий распознавание и хранение образов письменной речи.

6.4. Двигательные области коры

Понятие о двигательной коре больших полушарий начало формироваться с 80-х годов XIX века, когда было показано, что электрическое раздражение у животных некоторых корковых зон вызывает движение конечностей противоположной стороны (Г. Фрич, Е. Гитциг, 1870). В современной физиологии в двигательной коре выделяют первичную и вторичную моторные области.

В **первичной моторной коре** (прецентральная извилина, поле 4) расположены нейроны, иннервирующие мотонейроны мышц лица, туловища и конечностей. При поражении этой корковой зоны утрачивается

способность к тонким координированным движениям конечностей, особенно пальцев рук.

Вторичная двигательная кора (поле 6) расположена на латеральной поверхности полушарий, впереди прецентральной извилины (премоторная кора). Она осуществляет высшие двигательные функции, связанные с планированием и координацией произвольных движений. Кора поля 6 получает основную часть эфферентной импульсации базальных ганглиев и мозжечка, и участвует в перекодировании информации о плане сложных движений. Раздражение коры поля 6 вызывает сложные координированные движения, например, поворот головы, глаз, туловища в противоположную сторону, содружественные сокращения сгибателей или разгибателей на противоположной стороне.

В премоторной коре расположены двигательные центры, связанные с социальными функциями человека: центр письменной речи в заднем отделе лобной извилины (поле 6), центр моторной речи Брока в заднем отделе нижней лобной извилины (поле 44), музыкальный моторный центр (поле 45), обеспечивающий тональность речи, способность петь.

Оценивая в общем роль различных структур головного и спинного мозга в регуляции сложных целесообразных движений, можно отметить, что побуждение (мотивация) к движению создается в лимбической системе, замысел движения - в ассоциативной коре больших полушарий, программы движений - в базальных ганглиях, мозжечке и премоторной коре, а выполнение сложных движений происходит через двигательную кору, моторные центры ствола и спинного мозга (Р. Шмидт, 1985).

6.5. Функциональная асимметрия больших полушарий мозга

Межполушарные взаимоотношения у человека проявляются в двух главных формах - функциональной асимметрии больших полушарий и совместной их деятельности.

Функциональная асимметрия полушарий является важнейшим психофизиологическим свойством головного мозга человека. Исследование функциональной асимметрии полушарий началось в середине XIX в., когда французские медики М. Дакс (1836) и П. Брока (1861) показали, что нарушение речи человека возникает при поражении коры нижней лобной извилины, как правило, левого полушария. Несколько позже немецкий психиатр К. Вернике (1874) обнаружил в коре заднего отдела верхней височной извилины левого полушария слуховой центр речи, поражение которого приводит к нарушению понимания устной речи. Эти данные и наличие моторной асимметрии (праворукости) способствовали формированию концепции, согласно которой для человека характерно левополушарное доминирование, образовавшееся эволюционно в результате трудовой деятельности и являющееся специфическим свойством его мозга. Однако в XX в. в результате применения различных методических подходов, особенно при исследовании больных с расщепленным мозгом (перерезка мозолистого тела), было показано, что по ряду психофизиологических

функций доминирует не левое, а правое полушарие. Таким образом, возникла концепция частичного доминирования полушарий.

Выделяют психическую, сенсорную и моторную межполушарную функциональную асимметрию мозга. При исследовании речи было показано, что словесный информационный канал контролируется левым полушарием, а несловесный канал (голос, интонация) – правым. Абстрактное мышление и сознание связаны преимущественно с левым полушарием. При выработке условного рефлекса в начальной фазе доминирует правое полушарие, а во время упрочения рефлекса – левое. Правое полушарие осуществляет обработку информации одновременно, синтетически, по принципу дедукции, лучше воспринимаются пространственные и относительные признаки предметов. Левое полушарие производит обработку информации последовательно, аналитически, по принципу индукции, лучше воспринимает абсолютные признаки предметов и временные отношения. В эмоциональной сфере правое полушарие обуславливает преимущественно более древние, отрицательные эмоции, контролирует проявление сильных эмоций, в целом оно более «эмоционально». Левое полушарие обуславливает в основном положительные эмоции, контролирует проявление более слабых эмоций.

В сенсорной сфере роль правого и левого полушарий лучше всего проявляется при зрительном восприятии. Правое полушарие воспринимает зрительный образ целостно, сразу во всех подробностях, легче решает задачу различения предметов и опознания визуальных образов предметов, которые трудно описать словами, создает предпосылки конкретно-чувственного мышления. Левое полушарие оценивает зрительный образ расчленено, аналитически, при этом каждый признак (форма, величина и др.) анализируются отдельно. Легче опознаются знакомые предметы и решаются задачи сходства предметов, зрительные образы лишены конкретных подробностей и имеют высокую степень абстракции; создаются предпосылки логического мышления.

Моторная асимметрия связана с тем, что мышцы конечностей и туловища одной стороны тела контролируются моторной корой противоположного полушария (некоторые мышцы лица контролируются обоими полушариями).

Функциональная асимметрия больших полушарий, обеспечивая новый, более высокий уровень регуляции сложных функций мозга, одновременно повышает требования к совмещению деятельности двух полушарий.

Парность в деятельности больших полушарий обеспечивается наличием комиссуральной системы (мозолистого тела, передней и задней гиппокампальной и хабенулярной комиссур, межталамического сращения), которые анатомически соединяют два полушария головного мозга.

Использование метода условных рефлексов показало, что если рефлекс вырабатывается, например, на тактильное раздражение кожи одной стороны тела, то он легко воспроизводится при таком же раздражении симметричных участков кожи другой стороны тела, т.е. в процессе выработки рефлекса

происходить «перенос» временной связи в другое полушарие. Предварительная перерезка мозолистого тела прекращала (или сильно затрудняла) «перенос» условного рефлекса. Вместе с тем перерезка всех комиссур больших полушарий полностью не исключает возможность межполушарного взаимодействия при выработке временной связи. Эти результаты говорят о том, что элементарные формы взаимодействия двух полушарий могут осуществляться через четверохолмие и ретикулярную формацию ствола.

7. КРОВООБРАЩЕНИЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА И ЦЕРЕБРОСПИНАЛЬНАЯ ЖИДКОСТЬ

7.1. Особенности кровоснабжения головного мозга

Кровоснабжение головного мозга осуществляется внутренними сонными и позвоночными артериями, которые в основании мозга связаны друг с другом путем образования артериального (виллизиева) круга. Важными функциями виллизиева круга являются: гашение пульсовых колебаний, обеспечивающее равномерность притока крови, и создание первой линии анастомозов между сосудами притока. Однако функция анастомоза реализуется только при нарушении притока крови по артериям при патологии. В физиологических условиях благодаря соотношению давлений крови полушария мозга снабжаются из артерий одноименной стороны. При этом кровоток через сонные артерии в 4 раза больше, чем через позвоночные артерии. Внутренние сонные артерии являются ветвями общих сонных артерий, левая из которых отходит непосредственно от аорты, а правая – от подключичной артерии. В связи с этим кровоснабжение левого полушария, имеющего к тому же большую площадь просвета сосудов, находится в лучших условиях по сравнению с правым.

Кровоснабжение больших полушарий и части ствола головного мозга непосредственно осуществляется тремя парными мозговыми артериями, отходящими от виллизиева круга: передними, средними и задними.

Отток крови из головного мозга осуществляется по поверхностным и глубоким венам, впадающим в венозные синусы твердой мозговой оболочки и далее во внутренние яремные вены. Особенностью венозных сосудов головного мозга является отсутствие в них клапанов и наличие большого количества анастомозов, способных препятствовать возникновению венозного застоя, который сразу же приводит к повышению внутричерепного давления.

7.2. Регуляция мозгового кровотока

Регуляция кровотока в головном мозге осуществляется с использованием нейрогенных, метаболических и миогенных механизмов.

Нейрогенные механизмы осуществляют регуляцию по рефлекторному типу. В рецепторном звене основное значение придается синокаротидным рефлексогенным зонам, которые расположены в месте разветвления сонной артерии, т.е. на входе мозгового кровотока. Центральное звено регуляции находится в сосудодвигательном центре продолговатого мозга и, вероятно, в

некоторых адренергических и холинергических структурах ствола мозга. Эфферентное звено реализуется через норадренергическую и холинергическую иннервацию сосудов мозга. Симпатическая норадренергическая иннервация осуществляется верхними шейными симпатическими ганглиями.

Метаболические механизмы регуляции мозгового кровотока обеспечивают связь между функциональной активностью ткани мозга и уровнем локального кровотока в этих участках мозга. При усилении функциональной активности нейронов, когда уровень кровотока и доставка кислорода ниже метаболической потребности нервной ткани, в головном мозге меняется концентрация вазоактивных веществ, которые выделяются в межклеточную жидкость и оказывают сосудорасширяющее действие, что увеличивает локальный кровоток.

Миогенный механизм мозгового кровотока связан с феноменом Остроумова-Бейлисса, согласно которому повышение давления внутри сосуда вызывает его сокращение, а снижение давления – расслабление. Миогенный механизм предположительно связывают с наличием среди сосудистых миоцитов пейсмекерных клеток, спонтанная импульсация которых имеет прямую зависимость от внутрисосудистого давления. Генерируемые потенциалы действия передаются через высокопроводимые контакты другим миоцитам, обеспечивая определенный уровень сосудистого тонуса. Миогенноактивные свойства были обнаружены только у части мозговых сосудов: внутренней сонной артерии, мельчайших артериол, прекапилляров, некоторых вен.

7.3. Гипоксия головного мозга

Головной мозг имеет большую чувствительность к недостатку кислорода в организме (гипоксии) и прекращению его поступления в мозг (аноксии). При этом эволюционно более молодые отделы мозга имеют и более высокую чувствительность.

Основными причинами гипоксии организма (и головного мозга) являются: 1) снижение парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе (гипоксическая гипоксия); 2) уменьшение содержания гемоглобина или блокада его кислородтранспортной функции (гемическая гипоксия); 3) общее или местное нарушение циркуляции крови (циркуляторная гипоксия); 4) блокада ферментов дыхательной цепи митохондрий (например, цианидами), что выключает функцию кислорода как акцептора электронов и, следовательно, образование АТФ (гистотоксическая гипоксия). Гипоксия головного мозга может быть частью общей гипоксии организма (высотная болезнь, кровопотеря, анемия и др.) и может быть локальной (тромбоз артерий, приносящих к ткани мозга кровь). Особенностью локальной гипоксии является нарушение доставки не только кислорода, но и питательных веществ, а также удаление конечных продуктов обмена.

Повреждающее действие гипоксии (аноксии) на головной мозг может быть в основном двух уровней: нарушение жизнедеятельности (функциональной активности) и нарушение жизнеспособности головного мозга. В обоих случаях лимитирующей структурой является новая кора больших полушарий. При нарушении ее жизнедеятельности происходит потеря сознания, при нарушении жизнеспособности невозможна реанимация человека без утраты его социальной сущности.

7.4. Церебро-спинальная жидкость

Внеклеточная жидкость головного мозга имеет двойственное происхождение (см. рис. 10). Часть жидкости образуется путем фильтрации в капиллярах ткани головного мозга, однако этот процесс ограничен низкой проницаемостью эндотелия для воды и выражен меньше, чем в других органах. Другая часть внеклеточной жидкости, образующаяся в сосудистых сплетениях желудочков мозга, называется спинномозговой жидкостью (СМЖ) или ликвором.

Общее количество ликвора у взрослого человека 110-160 мл. Состав СМЖ: отличается от плазмы более низкой концентрацией питательных веществ (глюкозы, аминокислот), электролитов и очень низким содержанием белков. Отмечают несколько функций СМЖ: механическая функция защиты мозга создается субарахноидальным ликворным пространством – своеобразной «гидравлической подушкой» мозга.

Функция центральной гуморальной регуляции связана с тем, что в ликвор поступают биоактивные вещества (медиаторы, гормоны и др.), как из крови сосудистых сплетений, так и из нейронов и глиальных клеток.

Защитная и иммунологическая функции ликвора связаны с его бактерицидными свойствами – иммуноглобулинами G и A, системой комплемента, лимфоцитами и моноцитами.

Транспортная функция – характеризуется участием в перемещении различных органических и неорганических веществ в пределах ЦНС и выведением в венозную систему высокомолекулярных продуктов метаболизма.

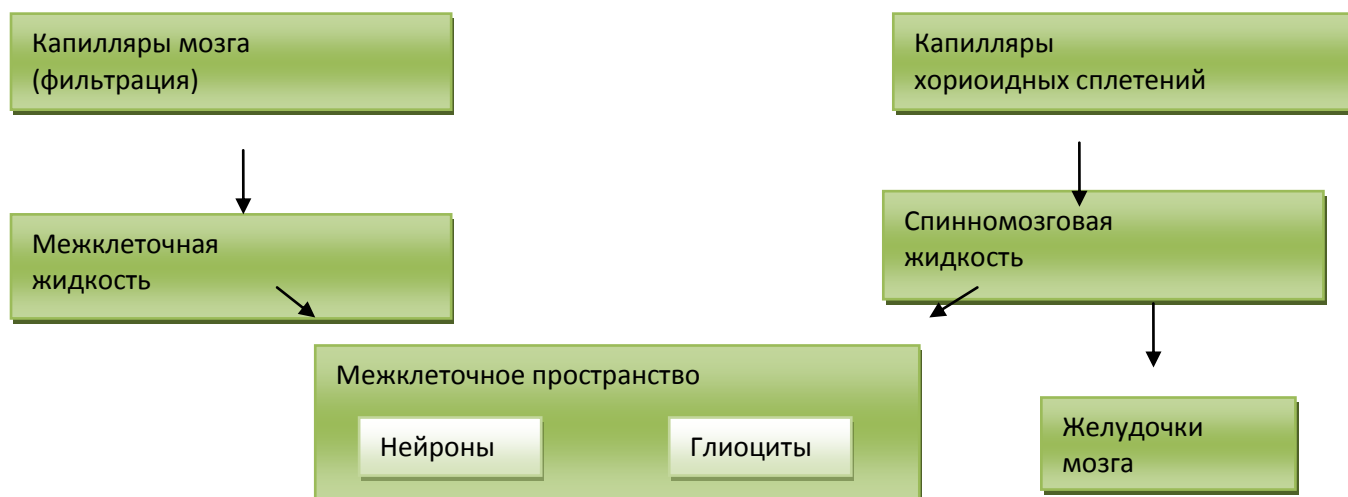




Рис. 10. Схема циркуляции межклеточной и спинномозговой жидкости

8. ГЕМАТОЭНЦЕФАЛИЧЕСКИЙ БАРЬЕР (ГЭБ)

На рубеже XIX и XX вв. Многие ученые – П. Эрлих (1885), С.П. Федоров (1885), Е. Гольдман (1913), Л.С. Штерн (1918) и другие – показали, что внутривенное введение кислых красителей окрашивает все органы, кроме ЦНС, и что действие некоторых веществ резко различается в зависимости отведения их в кровь или ликвор. Эти исследования поставили проблему существования своеобразного барьера между мозгом и кровью.

8.1. Структура ГЭБ

Гематоэнцефалический барьер, отделяющий нейроны головного мозга от крови, имеет отличительные признаки по сравнению с другими гистогематическими барьерами. Эндотелиальные клетки капилляров имеют очень малое количество пор, плотные контакты между клетками, малую способность к пиноцитозу, почти не содержат окошек. Базальная мембрана хорошо выражена, имеет большую толщину (до 500 нм).

Главная отличительная способность ГЭБ – наличие глиального компонента. Основным видом глиальных клеток, участвующих в образовании ГЭБ, являются астроциты, которые своими отростками образуют своеобразные футляры вокруг капилляров, покрывая около 85% их площади. Выделяют две главные функции ГЭБ: защитную и регуляторную.

8.2. Защитная функция ГЭБ

Защитная функция ГЭБ заключается в предупреждении или ограничении поступления в головной мозг различных веществ крови как эндогенного, так и экзогенного происхождения.

Эта функция проявляется постоянно в физиологических условиях, а также при развитии патологии. Примером защиты мозга от эндогенных веществ является билирубин, который практически отсутствует в ткани мозга не только у здорового человека, но и у больного желтухой (кроме новорожденных).

ГЭБ непроницаем для многих физиологически активных веществ крови: серотонина, адреналина, ацетилхолина, гамма-аминомасляной кислоты, дофамина, тироксина, инсулина и др.

8.3.Регулирующая функция ГЭБ

Регулирующая функция ГЭБ заключается в контроле поступления в головной мозг веществ, необходимых для его метаболизма и функционирования, и осуществляется через механизмы избирательной проницаемости барьера, в результате чего достигается гомеостазирование внутренней среды мозга, что создает оптимальные условия для его деятельности. ГЭБ непроницаем для большинства медиаторов, выделяющихся в синапсах головного мозга. Эти медиаторы поглощаются астроцитами и используются для повторного применения. С другой стороны ГЭБ непроницаем для медиаторов, циркулирующих в крови. Если же биологически активные вещества попадают в головной мозг, минуя ГЭБ, например, при введении в ликвор, они оказывают, как правило, противоположный эффект: адреналин вызывает парасимпатические, а ацетилхолин – симпатические эффекты, инсулин вызывает гипергликемию, гистамин – повышение артериального давления и тахикардию. Регулирующая функция ГЭБ создает возможность образования и поддержания уровня собственного пула медиаторов независимо от концентрации этих физиологически активных веществ. Головной мозг способен обеспечить высокий уровень гомеостаза в своей внутренней среде ионов калия, магния, несколько меньше кальция. При выраженном изменении их концентрации в крови амплитуда изменения концентрации в ЦСЖ значительно меньше. В связи с этим головной мозг более устойчив к повышению или снижению концентрации этих электролитов в крови, чем другие органы, например, скелетные мышцы и сердце. Напротив, ГЭБ достаточно проницаем для воды, и поэтому сдвиги осмолярности прежде всего в связи с изменением концентрации натрия в крови сильно влияют на функции головного мозга.

9. ПОЛОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА МОЗГА

Готовность к появлению полового поведения возникает в определенном возрасте на фоне гормональных перестроек. Однако эффективность спаривания у многих видов определяется индивидуальным опытом, приобретаемым до достижения половой зрелости в результате общения со сверстниками. Общение с сородичами влияет на половое поведение разными путями, изменяя готовность к спариванию, реактивность к соответствующим раздражителям, точность движений и различные реакции, прямо или косвенно связанные с размножением. При этом специфическое половое поведение может видоизменяться у взрослых особей на основе неспецифического по отношению к нему поведения, проявляющегося на более ранних стадиях онтогенеза.

На уровне старой и древней коры большого мозга также есть структуры, участвующие в половой дифференцировке мозга. Одной из них является миндалевидный комплекс, который представляет собой довольно крупное ядерное образование (у человека – около 10x8x5 мм), расположенное в глубине передней части височной доли над роstralным отделом нижнего рога бокового желудочка. Миндалины образуют связи с

гипоталамусом, преимущественно с той его частью, которая участвует в контроле функции гипофиза. На мембране нейронов этой части миндалины есть рецепторы к половым и стероидным гормонам надпочечников. Благодаря этому циркулирующие в крови гормоны контролируют активность этих нейронов, которые в свою очередь, могут влиять на гипоталамус и, таким образом, на секрецию из гипофиза (обратная связь), а также участвовать в формах поведения, контролируемых этими гормонами. Миндалины образует также обширные связи с обонятельной луковицей. Благодаря этим связям обоняние у животных участвует в контроле репродуктивного (размножение) поведения. Например, феромоны (видоспецифические химические посредники) влияют на половое поведение через обонятельную систему. Многие виды животных имеют даже дополнительную обонятельную систему (так называемый яacobсонов орган), передающую специализированную информацию к структурам лимбической системы, связанную с половым поведением. У человека эта система развита плохо, но полностью отрицать ее существование нельзя. В пользу этого может указывать хотя бы тот факт, что парфюмерия для женщин и мужчин различна.

Весьма сложен процесс половой дифференцировки, результатом которой является половая идентичность, и в онтогенезе. Первичное звено этого длинного эволюционного ряда – хромосомный, или генетический, пол (XX- самка, XY- самец) – создается уже в момент оплодотворения и определяет будущую генетическую программу организма, в частности дифференцировку его половых желез (гонадный пол). Первоначально зародышевые гонады не дифференцированы по полу. Затем H- Y антиген (открыт в 1976 г.), характерный только для мужских клеток и делающий их гистологически несовместимыми с иммунной системой женского организма, программирует превращение зачаточных гонад мужского плода в семенники (у женского плода зачаточные гонады превращаются в яичники). Эта дифференцировка в общих чертах заканчивается уже на седьмой неделе, после чего особые клетки мужской гонады (клетки Лейдига) начинают продуцировать мужские половые гормоны (андрогены). Активность клеток Лейдига продолжается приблизительно до 32 недели, после чего они претерпевают обратное развитие, пребывая в атрофированном состоянии до начала полового созревания. Значение этих фетальных андрогенов очень велико. Во-первых, от них зависит формирование у плода соответствующих, мужских или женских, внутренних репродуктивных органов (внутренний морфологический пол) и наружных гениталий (внешний морфологический пол, или генитальная внешность, по Д. Мани). Во-вторых, от них зависит дифференцировка нервных путей, определенных отделов головного мозга, регулирующих половые различия в поведении (иногда их называют половыми центрами). В постнатальном онтогенезе биологические факторы половой дифференцировки дополняются социальными. На основании генитальной внешности новорожденного определяется его гражданский пол (паспортный, акушерский или аскриптивный, т.е. приписанный пол), в

соответствии с которым ребенка воспитывают (пол воспитания). Важную роль при этом как в самосознании ребенка, так и в отношении к нему окружающих людей играют общая схема его тела и внешность, то, насколько она соответствует его гражданскому полу. В период полового созревания по сигналу, поступающему из гипоталамуса и гипофиза, гонады начинают интенсивно вырабатывать соответствующие мужские или женские половые гормоны (пубертатный гормональный пол), под влиянием которых у подростка появляются вторичные половые признаки (пубертатная морфология) и эротические переживания (пубертатный эротизм). Эти новые обстоятельства накладываются на прошлый жизненный опыт ребенка и его половое самосознание, и в результате формируется окончательная половая и сексуальная идентичность взрослого человека.

Таким образом, налицо многоступенчатый и многомерный процесс, причем нарушение в любом его звене может иметь серьезные, часто необратимые последствия. Именно через исследования этих многообразных генетических, гормональных, нейрофизиологических и других нарушений наука постепенно постигает закономерности нормального развития.

Для теории половой дифференцировки наибольшее значение имеет взаимодействие триады «гормоны-мозг-поведение». То, что именно триада, ученые выяснили сравнительно недавно. Еще в 1950-1960-х гг. чаще звучала формула «гормоны и поведение», причем активная роль в их взаимодействии отводилась гормонам. Однако выяснилось, что даже такой сугубо «внутренний» процесс, как половое созревание, зависит от целого ряда «внешних» экстрацептивных факторов. Например, присутствие взрослого самца мыши ускоряет половое созревание самки и тормозит созревание самца. Значит, гормоны не только регулируют процессы развития, но и сами зависят от внешней среды и информации о ней, поступающей в мозг. Не менее сложная обратная связь существует между половыми гормонами и мозгом. Как показали экспериментальные исследования, нарушение гормонального баланса во внутриутробном периоде развития крыс (дефицит андрогенов у самцов или избыток андрогенов и эстрагенов у самок) вызывает у взрослой особи устойчивое поведение, неадекватное генетическому полу, т.е. феминизацию самцов и маскулинизацию самок. За этим стоит нарушение половой дифференцировки некоторых отделов мозга, главным образом гипоталамуса. Аналогичный процесс половой дифференцировки мозга происходит у человеческого плода между четвертым и седьмым месяцем внутриутробного развития.

Если плод мужского пола, то уже на третьем месяце внутриутробного развития плод под влиянием одного или нескольких генов Y-хромосомы гонады начинают дифференцироваться в семенники, которые приступают к секреции мужского гормона тестостерона. Тестостерон влияет на скорость пренатального роста полушарий развивающегося мозга и ответственен за возможные различия в строении мозга мужчин и женщин. Высокое содержание тестостерона в период внутриутробного развития замедляет рост

левого полушария у мужского пола по сравнению с женским и способствует относительно большему развитию правого полушария у лиц мужского пола. Если в левом полушарии развивающегося мозга замедляется процесс миграции нейронов к местам их окончательной локализации, а значит, и установление необходимых связей, то подобная задержка может приводить к леворукости, которая будучи довольно редким явлением, все чаще встречается у мужчин. Отмечено, что левши (обычно мужчины) более подвержены определенным заболеваниям иммунной системы. Тестостерон, как было показано, оказывает тормозящее влияние на развитие иммунной системы. Поскольку леворукость, иммунологические расстройства и сбои в обучении имеют тенденцию к семейному распространению, ряд исследователей пришел к выводу, что некоторые генные комплексы, ответственные за иммунную реактивность, регулируют и уровень тестостерона. В связи с этим у отдельных индивидуумов наблюдается либо избыточная секреция этого гормона, либо повышенная чувствительность к нему. Если представление о тормозящем влиянии тестостерона на развитие левого полушария, верно, то оно позволяет объяснить возможные половые различия в асимметрии мозговых полушарий.

Открытие половой дифференцировки мозга имеет фундаментальное значение. Однако интерпретация этих фактов неоднозначна. Прежде всего гипоталамус не только дифференцируется под влиянием андрогенов, но и сам может непосредственно воздействовать на эндокринную систему, так и на половую дифференцировку поведения. Кроме того, половую дифференцировку мозга в зависимости от уровня половых гормонов и (или) от психосоциальных условий, например, испытываемого беременной стресса, нужно рассматривать не как взаимоисключающие, а скорее как взаимодополняющие следствия, поскольку они осуществляются при посредстве одних и тех же нейронных систем. Иначе говоря, половая дифференцировка мозга предположительно связана не только с гормональными, но и информационными процессами, связывающими организм со средой, а также обменом веществ внутри организма. Кроме того, половая дифференцировка мозга не исключает его биопотенциальности. Несмотря на то, что в мозге уже сформировался соответствующий мужской или женский половой центр, полодиморфическое поведение особи не является однозначным и необратимым, поскольку с помощью гормональных воздействий или хирургического вторжения в соответствующие участки мозга можно вызвать у самки маскулинные, а у самца- фемининные реакции.

До настоящего времени спорным понятием является термин «половые центры». Это связано с рядом причин. Во-первых, употребляющие этот термин ученые часто не уточняют, подразумевают ли они под половым поведением только репродуктивное поведение, спаривание или же весь объем полодиморфического поведения, отличающего самку от самца. Во-вторых, речь идет не о каких-то особых анатомических «точках» в мозге, а о взаимодействующих нейронных подсистемах, функционирующих только в пределах нервной системы как целого организма. Чтобы избежать

«механицизма», многие ученые отказываются от понятия «половые центры» и даже оспаривают его правомерность.

В отличие от репродуктивных органов, дифференцировка которых альтернативна, мозг содержит потенциальные возможности программирования поведения как по женскому, так и по мужскому типу, реализация которых зависит от условий индивидуального развития. Понятие полового диморфизма первоначально не различало генетической, гормональной, морфологической, поведенческой и психологической дифференцировки индивидов; предполагалось, что все эти измерения совпадают и детерминируются одними и теми же причинами. На самом деле половые различия в психике не обязательно совпадают с морфологическими, соматическими признаками, и сам этот феномен весьма сложен. Исследователи различают в нем по крайней мере четыре автономных измерения:

1. Половая идентичность, т.е. первичная идентификация индивида с тем или другим полом.

2. Полодиморфическое, связанное с полом, поведение. Так, мальчики выглядят более активными, чаще, чем девочки, участвуют в силовых играх. Проигрывание будущих родительских функций, напротив, больше характерно для девочек, которые во всех культурах чаще мальчиков играют в куклы, «дом», семейные отношения, охотнее ухаживают за младшими детьми. Существенные половые различия наблюдаются также в способах заботы о своей внешности, в выборе украшений.

3. Определенные, хотя не всегда строго фиксируемые, половые различия в познавательных, когнитивных процессах, скорости психических реакций, обучаемости, специфических интеллектуальных способностях и т.д.

4. Сексуальные ориентации - эротическое влечение к представителям того или иного пола.

Таким образом, при изучении половой дифференцировки мозга у человека нельзя не учитывать социально-исторических факторов. Из социологии и этнографии известно, что половые роли в разных обществах распределяются не одинаково, а в зависимости от общественного строя, прежде всего – способа производства. Психология показывает, что далеко не все индивидуальные свойства мужчин и женщин зависят от их половой принадлежности и даже там, где такая детерминация существует, она опосредуется и часть видоизменяется условиями среды, воспитания, родом деятельности и т.п. Это полностью относится и к сексуальному поведению.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

- 1.Функциональная характеристика ствола мозга.
- 2.Двигательные рефлексы продолговатого мозга.
- 3.Функциональная характеристика ретикулярной формации.
- 4.Стволовые рефлексы регуляции тонуса мышц, позы и равновесия тела.
- 5.Функции голубоватого пятна.
- 6.Противоболевая система ствола мозга.
- 7.Функции ствола мозга.
8. Двигательные функции мозжечка.
9. Подкорковые двигательные центры.
- 10.Особенности работы нейронов гипоталамо-гипофизарного комплекса.
- 11.Общая характеристика работы гипоталамуса.
12. Функции лимбической системы мозга.
- 13.Функции полосатого тела и бледного шара.
- 14.Нейронная организация новой коры больших полушарий.
15. Кортиковые двигательные центры.
- 16.Особенности кровоснабжения головного мозга.
- 17.Причины гипоксии мозга.
- 18.Защитная и регуляторные функции ГЭБ.
- 19.Теория половой дифференцировки мозга.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ

Установите соответствие в трактовке понятий:

Чувство позы	Формируется в результате восприятия мышечного усилия, которое прилагается для выполнения движения или поддержания позы
Чувство движения	Заключается в осознании углов между костями и суставных соединениях и, следовательно, таким образом, определяется положение частей тела
Чувство силы	Формируется в результате изменения положения суставов, направления суставных изменений и скорости этих движений

Какие элементы не входят в состав определения «лимбическая система»:

К лимбической системе относятся: лобные области коры, гипофиз, передние области таламуса, гипоталамус, мозжечок, миндалины, гиппокамп, поясная извилина, свод и перегородка, ретикулярная формация.

Установите, в какой из названных мозговых структур расположена первичная двигательная кора:

- а) в лобных зонах коры головного мозга;
- б) в затылочной области;
- в) в области прецентральной извилины;
- г) в височной области;
- д) в 6-м поле по Бродману.

4. Изменение положения конечностей возможно потому, что существует специфическая нервная связь между мышцами-антагонистами (выберите подходящее определение):

- а) мышцы связаны изотоническим сокращением - натяжение мышц-сгибателей сопровождается укорачиванием мышц-разгибателей по длине, что обеспечивает изменение положения конечностей;
- б) когда рецептор растяжения разгибателя натягивается, он посылает тормозные импульсы на мотонейроны сгибателей одновременно с импульсами, возбуждающими мотонейрон собственной мышцы. Этот тормозной сигнал, или реципрокное торможение, и обеспечивает свободное изменение положения конечностей.
- в) афферентный аксон, идущий от мышечного веретена сгибателя, возвращается в сегмент спинного мозга и дает веточку к экстрафузальному нейрону. Таким образом образуется обратная нервная связь, которая обеспечивает взаимодействие мышц-антагонистов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ашмарин И.П. , Стукалова П.В., Ещенко Н.Д. Биохимия мозга: Учеб. пособие.- Спб., 1999
- 2.Бабский Е.Б., Зубков А.А., Косицкий Г.И., Ходоров Б.И. Физиология человека /Под ред. Е.Б. Бабского. М., 1969
- 3.Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстердтер Л. Что такое мозг? М., 1988
- 4.Коган А.Б., Косицкий Г.И., Кураев Г.А., Чораян О.Г. Физиология человека и животных (общая и эволюционно-систематическая). В 2т./ Под ред. А.Б. Когана. М., 1984
- 5.Концепция гематоэнцефалического барьера./ Бредбери М. Пер. с англ. – М., Медицина, 1983
- 6.Костюк П.Г. Физиология центральной нервной системы. Киев, 1971
- 7.Смирнов В.М., Яковлев В.Н. Физиология центральной нервной системы: Учеб.пособие.-М.: Издательский центр «Академия», 2002
- 8.Физиология человека: Учебник/В 2-х томах. Т.1/ Под ред. В.М. Покровского, Г.Ф. Коротько. – М.: Медицина, 1997
- 9.Физиология человека /Под ред. В.М. Смирнова. – М., 2001
- 10.Физиология человека/Под ред. Р.Шмидт, Г.Тевс.- М., 1996. – Т.1,2
- 11.Филдз Д. Другая часть мозга// В мире науки. Раздел «Нейробиология».2004. № 7 С. 11-23
- 12.Шульговский В.В. Основы нейрофизиологии: Учеб. Пособие. М., 2002
- 13.Review of Medical Physiology/Ganong W.- International Edition/1987
14. Taschenatlas der Physiologie/ Silbernagel S.,Despopoulos A. – Thieme Verlag,Stuttgart-New York,1991
15. Textbook of Medical Physiology/Guyton A/- Sanders Company/ Philadelphia,1986