

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра зоологии и ботаники

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Курс лекций

*Витебск
ВГУ имени П.М. Машерова
2021*

УДК 612:591.1(075.8)
ББК 28.707.3я73+28.673я73
Ф50

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 4 от 18.02.2021.

Составитель: доцент кафедры зоологии и ботаники ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук, доцент
Г.А. Захарова

Рецензент:
заведующий кафедрой теории и методики физической культуры и спортивной медицины ВГУ имени П.М. Машерова,
кандидат биологических наук, доцент *О.Н. Малах*

Физиология человека и животных : курс лекций / сост.
Ф50 Г.А. Захарова. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2021. – 161 с.

Данное издание содержит теоретические материалы по дисциплине «Физиология человека и животных» и предназначено для студентов, обучающихся по специальностям «Биология и химия», «Биоэкология», «Биология». Курс лекций позволит оптимизировать процесс усвоения теоретических знаний при подготовке к лабораторным и практическим занятиям, а также всем формам контроля знаний.

УДК 612:591.1(075.8)
ББК 28.707.3я73+28.673я73

© ВГУ имени П.М. Машерова, 2021

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	6
ЛЕКЦИЯ 1. ВВЕДЕНИЕ. ФИЗИОЛОГИЯ КАК ПРЕДМЕТ И ХАРАКТЕРИЗУЮЩИЕ ЕГО ПОНЯТИЯ	7
1.1. Физиология как предмет и характеризующие его понятия.....	7
1.2. Методы физиологических исследований.....	8
1.3. Области и разделы физиологии.....	9
1.4. Понятие раздражителя, раздражимости и раздражения.....	10
1.5. Понятие возбудимости и возбуждения.....	10
1.6. Структура, свойства и функции биологической мембраны.....	11
1.7. Виды и формы трансмембранного переноса веществ.....	12
ЛЕКЦИЯ 2. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПРОЦЕССЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ. ЗАКОНЫ РАЗДРАЖЕНИЯ	20
2.1. Мембранный потенциал или потенциал покоя.....	20
2.2. Потенциал действия.....	21
2.3. Электротонический потенциал.....	22
2.4. Локальный ответ.....	22
2.5. Изменения возбудимости мембраны клеток в процессе возбуждения.....	23
2.6. Законы раздражения.....	24
2.7. Лабильность и усвоение ритма.....	26
2.8. Парабиоз.....	26
ЛЕКЦИЯ 3. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОЙ ТКАНИ	27
3.1. Структура и морфофункциональная классификация нейронов.....	27
3.2. Строение нервных волокон и нервов.....	28
3.3. Морфофункциональная классификация нервных волокон.....	29
3.4. Проведение возбуждения по нервным волокнам.....	29
3.5. Законы проведения возбуждения по нерву.....	30
3.6. Аксонный транспорт.....	30
3.7. Обмен веществ и теплообразование в нейронах при возбуждении.....	31
3.8. Синапс. Классификация синапсов.....	31
3.9. Медиаторы химических синапсов.....	34
3.10. Блокада нервно-мышечной передачи.....	35
ЛЕКЦИЯ 4. ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ	36
4.1. Виды мышечной ткани.....	36
4.2. Функциональная классификация мышечных волокон.....	37
4.3. Строение мышечных волокон скелетных мышц.....	38
4.4. Механизм мышечного сокращения.....	41
4.5. Расслабление мышцы.....	42
4.6. Энергетика мышечного сокращения.....	43
4.7. Двигательная единица.....	44
4.8. Типы и режимы мышечных сокращений.....	46
4.9. Свойства и функциональные характеристики скелетных мышц.....	48
4.10. Физиологическая характеристика гладких мышц.....	52
ЛЕКЦИЯ 5. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ	56
5.1. Объединения нейронов.....	56

5.2. Рефлекторный принцип регуляции функции.....	56
5.3. Торможение в центральной нервной системе.....	58
5.4. Свойства нервных центров.....	59
5.5. Принципы координационной деятельности центральной нервной системы.....	61
ЛЕКЦИЯ 6. ФИЗИОЛОГИЯ СПИННОГО МОЗГА, ОТДЕЛОВ СТВОЛА И ПРОМЕЖУТОЧНОГО МОЗГА.....	64
6.1. Спинной мозг человека: общая характеристика.....	65
6.2. Проводящие пути и аппараты спинного мозга.....	67
6.3. Структуры и функции ствола мозга.....	69
6.4. Морфофункциональная организация продолговатого мозга.....	71
6.5. Морфофункциональная организация варолиева моста.....	72
6.6. Морфофункциональная организация среднего мозга.....	73
6.7. Морфофункциональная организация мозжечка.....	75
6.8. Морфофункциональная организация промежуточного мозга.....	77
6.9. Лимбическая система.....	80
6.10. Моноаминергические системы мозга.....	82
6.11. Базальные ганглии (подкорковые ядра).....	82
6.12. Морфофункциональная организация ретикулярной формации.....	84
ЛЕКЦИЯ 7. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ.....	86
7.1. Структура коры больших полушарий переднего мозга.....	86
7.2. Цитоархитектоника и миелоархитектоника коры больших полушарий головного мозга.....	88
7.3. Строение неокортекса.....	88
7.4. Модуль – структурно-функциональная единица коры больших полушарий головного мозга.....	90
7.5. Локализация функций в коре больших полушарий.....	91
7.6. Электрическая активность коры головного мозга.....	93
7.7. Гематоэнцефалический барьер.....	96
7.8. Цереброспинальная жидкость (ЦСЖ, ликвор).....	98
ЛЕКЦИЯ 8. ФИЗИОЛОГИЯ АВТОНОМНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.....	99
8.1. Особенности строения и значение автономной нервной системы.....	99
8.2. Расположение ганглиев и строение проводящих путей автономной нервной системы.....	100
8.3. Рефлекторная дуга автономной нервной системы.....	101
8.4. Отделы автономной нервной системы.....	102
8.4.1. Симпатическая нервная система.....	103
8.4.2. Парасимпатическая нервная система.....	104
8.4.3. Метасимпатическая нервная система.....	106
ЛЕКЦИЯ 9. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ. СОМАТО-ВИСЦЕРАЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА.....	107
9.1. Структура и основные функции сенсорных систем.....	107
9.2. Рецепторы.....	108
9.3. Соматовисцеральная сенсорная система.....	110
9.3.1. Кожная механорецепция.....	110
9.3.2. Терморецепция.....	112
9.3.3. Проприоцепция.....	113

9.3.4. Интероцепция.....	113
9.3.5. Ноцицепция.....	114
9.3.6. Центральные проекции соматовисцерального анализатора.....	115
ЛЕКЦИЯ 10. ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ.....	117
10.1. Зрительная сенсорная система.....	117
10.2. Слуховая сенсорная система.....	123
10.3. Вестибулярная сенсорная система.....	129
10.4. Обонятельная сенсорная система.....	131
10.5. Вкусовая сенсорная система.....	134
ЛЕКЦИЯ 11. ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ.....	136
11.1. Высшая нервная деятельность и её основа.....	136
11.2. Условные рефлексы.....	137
11.3. Учение о доминанте.....	140
11.4. Сигнальные системы.....	141
11.5. Нейрофизиологические основы психической деятельности.....	142
11.5.1. Восприятие.....	142
11.5.2. Внимание.....	142
11.5.3. Воля.....	143
11.5.4. Память.....	143
11.5.5. Мышление.....	145
11.5.6. Сознание и неосознаваемые психические процессы.....	146
11.6. Речь и межполушарная асимметрия.....	146
11.7. Поведение. Факторы организации поведения.....	148
11.7.1. Потребности.....	148
11.7.2. Мотивации.....	149
11.7.3. Эмоции.....	150
11.8. Типы высшей нервной деятельности человека.....	151
11.8.1. Донервные теории индивидуальности.....	152
11.8.2. Теория И.П. Павлова о типах высшей нервной деятельности.....	153
11.9. Обучение.....	153
11.10. Особенности сна человека.....	156
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА.....	159

ВВЕДЕНИЕ

Физиология человека и животных как учебная дисциплина изучается студентами 2-3 курсов биологического факультета. Являясь одной из классических биологических дисциплин, физиология человека и животных призвана сформировать у студентов общебиологический стиль научного мышления. Изучая её, студенты получают фундаментальные знания о процессах и механизмах жизнедеятельности организма человека и животных.

Базой для изучения курса являются знания по общеобразовательным предметам (математика, химия, физика) и биологическим дисциплинам (цитологии, гистологии, зоологии, биохимии, анатомии человека др.). Информация из курса физиологии человека и животных, в свою очередь, является основой для усвоения материала по общебиологическим дисциплинам, изучаемым на старших курсах.

Преподавание разделов курса физиологии человека и животных построено с учетом возрастания роли контролируемой самостоятельной работы студентов на фоне повышения требовательности к развивающим методическим моделям.

Данное учебное издание включает хорошо структурированный материал по следующим разделам курса: Общая физиология возбудимых тканей, Общая и частная физиология нервной системы, Физиология автономной нервной системы, Физиология сенсорных систем, Физиология высшей нервной деятельности, Физиология мышц. Его использование студентами при подготовке к занятиям, зачёту и экзамену позволит систематизировать информацию по данным разделам физиологии человека и животных, полученную на лекциях и из учебников.

В дальнейшем, материалы учебного издания могут быть использованы студентами для актуализации знаний по физиологии человека и животных при прохождении ими педагогической практики в школе и при подготовке к госэкзаменам.

ЛЕКЦИЯ 1

ВВЕДЕНИЕ. ФИЗИОЛОГИЯ КАК ПРЕДМЕТ И ХАРАКТЕРИЗУЮЩИЕ ЕГО ПОНЯТИЯ

План:

1. Физиология как предмет и характеризующие его понятия.
2. Методы физиологических исследований.
3. Области и разделы физиологии.
4. Понятие раздражителя, раздражимости и раздражения.
5. Понятие возбудимости и возбуждения.
6. Структура, свойства и функции биологической мембраны.
7. Виды и формы трансмембранного переноса веществ.

1.1. Физиология как предмет и характеризующие его понятия

Физиология (от греч. *physis* – природа, *logos* – учение) – наука о функциях и процессах, протекающих в организме или его составляющих системах, органах, тканях, клетках и механизмах их регуляции, обеспечивающих жизнедеятельность организма во взаимодействии с окружающей средой.

Функция – специфическая деятельность системы или органа.

Процесс представляет собой последовательную смену явлений или состояний в развитии какого-либо действия или совокупность последовательных действий, направленных на достижение определённого результата.

Уровни изучения физиологических процессов: организменный, системный, органнй, тканевой, клеточный, субклеточный.

Система – совокупность органов или тканей, связанных общей функцией.

Механизм – способ регулирования процесса или функции. В физиологии рассматриваются четыре механизма регуляции: – *местный* (растяжение сосудов при повышении артериального давления); – *гуморальный* (влияние на функции и процессы гормонов или гуморальных агентов); – *нервный* – усиление или ослабление процессов при возбуждении или торможении импульсации; – *центральный* – команды из ЦНС.

Регуляция – минимизация отклонения функций, либо их изменение с целью обеспечения деятельности органов и систем.

Физиологическая норма – это биологический оптимум жизнедеятельности. Нормальный организм – это оптимально функционирующая система. *Оптимальное функционирование живой системы* – это наиболее согласованное и эффективное сочетание всех её процессов, лучшее из реально возможных состояний, соответствующее определённым условиям деятельности этой системы.

Свойство клеток, органов, систем организма выполнять специфические функции, сохраняя характерные для них величины в течение определённого времени – *надёжность биологических систем*.

Способы повышения биологической надёжности: усиление регенеративных процессов, восстанавливающих погибшие клетки; парность органов; использование клеток и капилляров в работающем и неработающем режиме; использование охранительного торможения; достижение одного и того же результата разными поведенческими действиями.

Задача физиологии как науки заключается в установлении факта, свидетельствующего о том, что происходит с той или иной функцией во время жизнедеятельности организма, и выяснение с помощью каких механизмов реализуется функция, с какой целью она обеспечивается в системе, органе, ткани или клетке.

1.2. Методы физиологических исследований

Методы физиологических исследований объединяются в пять основных групп:

1. Методы, основанные на подавлении функции вплоть до её выключения: – удаление (экстирпации) органа или его частей; – воздействие химическими (фармакологическими) средствами избирательного действия; – денервация; – холодовое блокирование.

2. Методы, основанные на стимуляции функции, сводятся к раздражению разными физическими и химическими стимулами, а в последующем проводится регистрация и оценка результатов их действия (*фистульный метод, метод катетеризации*).

3. Методы, основанные на регистрации электрической активности: – электрокардиография; – электромиография; – электроэнцефалография; – электрогастрография и др.

4. Методы, основанные на моделировании, сводятся к созданию модели (математической или макета), в которой воспроизводятся только некоторые искусственно выделенные среди остальных свойства прототипа, а не весь он в своём многообразии свойств.

5. Психофизиологические методы:

– **методы качественного анализа психических явлений:** наблюдение, самонаблюдение, психологический эксперимент;

– **методы количественной оценки динамики психических функций:**

а) *психометрические* (оценка продолжительности, силы, скорости и др. показателей психических реакций);

б) *ментиметрические или тестовые* (с помощью набора стандартных тестов или шкал количественно оцениваются результаты психической деятельности);

в) проективные (проекция личностных качеств на другой объект): – *конструктивные* (содержат тестовый материал неопределённого характера или задание создать образ, сюжет из предлагаемого тестового материала); – *интерпретивные* (используют в качестве тестового материала картины и рассказы, допускающие произвольную интерпретацию их сюжета); – *ка-тарктические* (основаны на анализе придуманного самим исследуемым сюжета драматического содержания);

г) метод функциональных проб – дозированные функциональные нагрузки на висцеральные системы или психические функции; даёт заключение о *физической работоспособности человека*, то есть таком количестве механической работы, которое может выполнять человека с максимальной интенсивностью.

1.3. Области и разделы физиологии

1. Общая физиология – изучает процессы и свойства, общие для организмов различных видов: возбудимость, сократимость, раздражимость, торможение, метаболические процессы, общие свойства биологических мембран, клеток, тканей.

2. Частная физиология – изучает отдельные функции органов или систем организма.

3. Эволюционная физиология – изучает историю возникновения и преобразования функций у человека и животных в онто- и филогенезе.

4. Экологическая физиология – изучает физиологические основы приспособлений к природным факторам среды и к сочетанию этих факторов в различных физико-географических условиях.

5. Сравнительная физиология – проводит сопоставление функций органов и систем организмов животных разных видов; выясняет механизмы качественных и количественных изменений физиологических процессов, появившихся в течение видового и индивидуального развития живых существ.

6. Физиология сельскохозяйственных животных – изучает функции организма, определяющие хозяйственную продуктивность животного.

5. Физиология человека:

– **Психофизиология** – объективно регистрируемые сдвиги физиологических функций, сопровождающих психические процессы восприятия, запоминания, мышления, эмоций и др.

– **Медицинская физиология** – роль и характер изменения физиологических процессов в организме при развитии и установлении патологических состояний в его органах и системах.

– **Возрастная физиология** – возрастные особенности формирования и угасания функций органов, систем и организма.

- **Физиология труда** – физиологические процессы и особенности их регуляции во время трудовой деятельности с целью физиологического обособления путей и средств организации труда, способствующих длительному поддержанию высокой работоспособности.
- **Физиология спорта и физической культуры** – функции организма при специализированных физических нагрузках.
- **Физиология питания** – влияние характера питания и пищевых веществ на интенсивность физиологических процессов.
- **Физиология в экстремальных условиях:** авиационная, космическая, в подводной среде, в особых климатогеографических условиях – приспособительные перестройки функций организма человека в чрезвычайных обстоятельствах искусственной или естественной среды.

1.4. Понятие раздражителя, раздражимости и раздражения

Раздражители – определённые факторы внешней или внутренней среды, влияющие на клетки животного организма.

Раздражимость – способность клетки под влиянием раздражителей переходить из состояния физиологического покоя в состояние активности.

Раздражение – процесс воздействия раздражителей на живую ткань.

Классификация раздражителей:

- По энергетической природе: *биологические, физические, химические.*
- По силе: *пороговые, подпороговые, надпороговые.*
- По биологическому значению для тканей: *адекватные, неадекватные.*
- По удалённости от рецептора: *дистантные, контактные.*
- По локализации субстрата, на который воздействуют: *интерораздражители, проприораздражители, экстерораздражители.*
- По эффекту влияния: *болевые, тепловые, холодовые.*

1.5 Понятие возбудимости и возбуждения

Возбудимость – свойство живых тканей отвечать на раздражение генерированием специализированных форм колебаний электрического потенциала, т.е. внешнее раздражение преобразовывать в электрический импульс.

Термин «возбудимые ткани» применяется по отношению к *нервной, мышечной и секреторной* тканям.

Возбуждение – процесс высвобождения живой тканью различных видов энергии.

Методы регистрации электрических потенциалов возбудимых тканей: электрокардиография, электромиография, электроэнцефалография, электрогастрография и т.д.

Проявления возбуждения:

- для *мышечной ткани* – сокращение мышечного волокна (мышцы);
- для *секреторной ткани* – выделение секрета;
- для *нервной ткани* – передача нервного импульса на иннервируемые ткани через синапсы.

Показатели возбудимости: порог силы, порог времени, минимальный градиент раздражения, локальный ответ, потенциал действия, возбуждающий и тормозной постсинаптические потенциалы, генераторный потенциал и др.

1.6. Структура, свойства и функции биологической мембраны

Толщина биологической мембраны составляет 7-8 нм. В структуру мембраны входят:

1. Двойной слой молекул класса липидов (25-60%):

- фосфолипиды (являются основой мембраны),
- гликолипиды,
- холестерол: придаёт мембране жёсткость, занимая свободное пространство между гидрофобными хвостами липидов и не позволяя им изгибаться (поэтому мембраны с малым содержанием холестерола более гибкие, а с большим – жёсткие и хрупкие); препятствует перемещению полярных молекул из клетки и в клетку.

2. **Белки (40-75%):** – интегральные или транспортные (пронизывают мембрану насквозь, обеспечивают транспорт веществ через мембрану); – полуинтегральные или структурные (погружены одним концом во внешний или внутренний липидный слой); – поверхностные или опорные (расположены на внешней или внутренней стороне мембраны).

3. **Углеводы (2-10%)** – участвуют в образовании гликокаликса и обеспечивают рецепторную функцию.

Свойства БМ:

1. **Текучесть.** Молекулы липидов и белков не связаны между собой ковалентными связями и способны достаточно быстро перемещаться в плоскости мембраны, благодаря чему мембраны могут изменять свою конфигурацию.

2. **Пластичность** – способность быстро восстанавливаться после повреждения, а также растягиваться и сжиматься при клеточных движениях.

3. **Избирательная проницаемость** – способность пропускать молекулы и ионы с различной скоростью: чем больше размер молекул, тем меньше скорость прохождения их через мембрану.

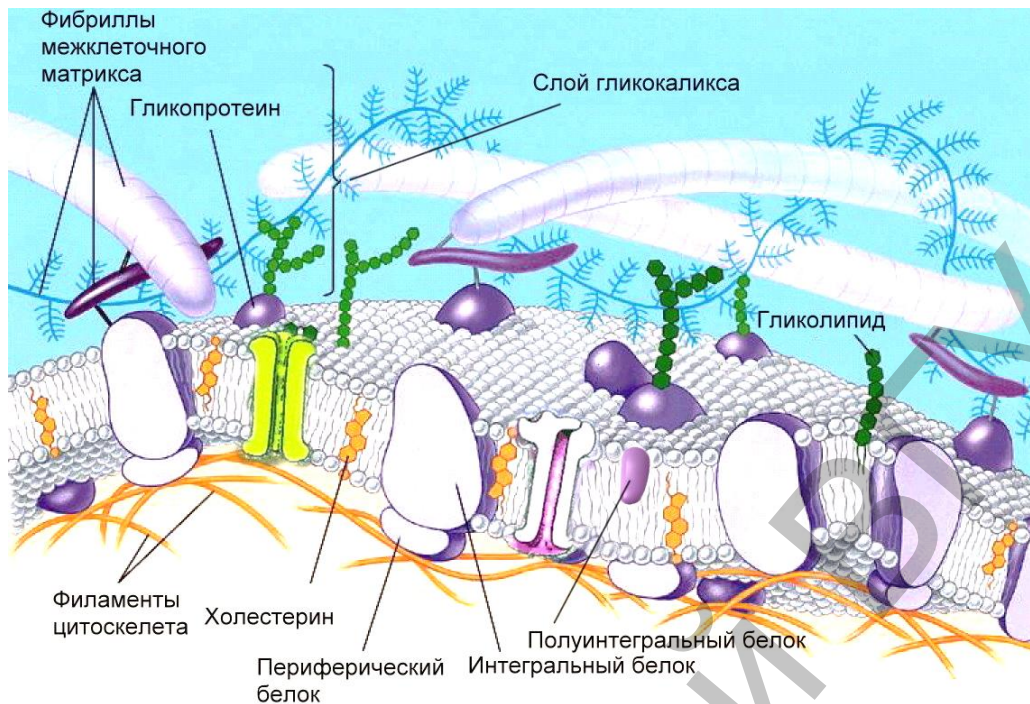


Рис. 1.1 – Схема строения биологической мембраны

Функции биологической мембраны:

- образует избирательный барьер, который отделяет содержимое клетки от окружающей среды, что позволяет поддерживать постоянными химический состав цитоплазмы и её физические свойства;
- регулирует транспорт веществ между содержимым клетки и окружающим клетку раствором;
- участвует в информационных процессах клетки;
- выполняет роль рецепторов (получение и преобразование сигналов из окружающей среды, узнавание веществ клеток и т. д.);
- обеспечивает примембранные химические процессы;
- участвует в преобразовании энергии.

1.7. Виды и формы трансмембранного переноса веществ

А. Пассивный транспорт происходит без затрат энергии по электрохимическим градиентам. Виды: – *диффузия*: простая диффузия, облегченная диффузия неэлектролитов, облегчённая диффузия электролитов; – *осмос*; – *фильтрация*.

Б. Активный транспорт – перенос веществ или ионов против их концентрационных или электрических градиентов с использованием энергии метаболизма и участием специальных белков-переносчиков. Так транспортируются ионы натрия, калия, кальция, магния, а через мембрану митохондрий – протоны. Характерна кинетика насыщения.

Виды: *первично-активный* и *вторично-активный транспорт*.

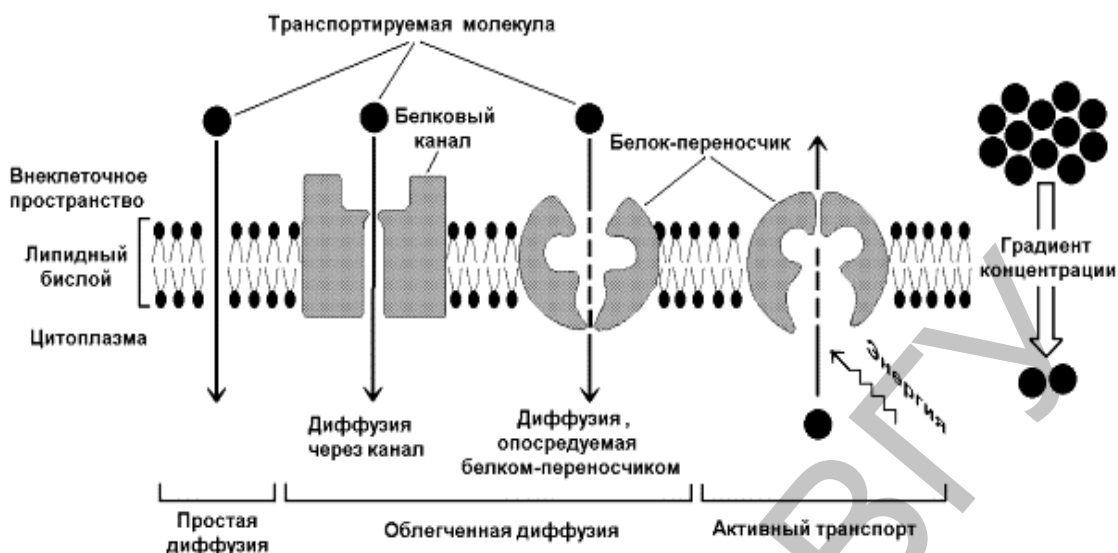


Рис. 1.2 – Виды и формы трансмембранного переноса веществ

Механизмы транспорта молекул через биологическую мембрану:

1. Простая диффузия – перенос веществ через биологическую мембрану без участия специальных механизмов и образования химических связей с другими веществами; осуществляется по градиенту концентрации без затраты энергии.

Скорость диффузии пропорциональна градиенту концентрации и зависит от вида ионов или молекул, их диаметра, формы, электрического заряда, температуры и состояния «ворот» каналов – определенных групп атомов в составе белков, формирующих канал.

Ионные каналы мембраны – интегральные белки мембраны, заполненные водой, и обладающие высокой специфичностью (перемещают только один вид ионов, так как имеют селективный фильтр). Существуют *натриевые, калиевые, кальциевые и хлорные каналы*. Проницаемость ионных каналов может изменяться благодаря наличию «ворот», конформационные изменения которых переводят канал из открытого состояния в закрытое и наоборот. «Ворота» расположены: в натриевых каналах – на внешней поверхности канала, в калиевых каналах – на внутренней поверхности канала. Механизмы регуляции положения «ворот» могут отличаться в различных каналах.

Типы ионных каналов и состояние их «ворот»:

Потенциалзависимые каналы – состояние «ворот» зависит от разности электрических потенциалов по обе стороны мембраны, реагируют очень быстро (миллионные доли секунды).

Хемочувствительные или лиганд-зависимые каналы – состояние «ворот» зависит от соединения белков с некоторыми веществами – лигандами.

Количественные характеристики простой диффузии:

Поток вещества (J) :

$$J = dn/dt \times 1/S,$$

где n - количество вещества в молях, перемещающихся посредством диффузии через поверхность S , перпендикулярную потоку вещества, за единицу времени.

Первый закон Фика – поток вещества, перемещаемого путём диффузии, пропорционален движущей силе диффузии – градиенту концентрации вещества:

$$J = -D \times dC/dx.$$

Отрицательный знак означает, что поток направлен из области высокой концентрации вещества в область с более его низкой концентрацией.

Коэффициент диффузии (D) – зависит от природы вещества и температуры:

$$D = U \times R \times T,$$

где U – подвижность частиц вещества, R – универсальная газовая постоянная, T – абсолютная температура.

Если диффузия осуществляется через мембрану, то:

$$J = -P \times (C_1 - C_2),$$

где C_1 и C_2 – концентрация раствора внутри и вне клетки, P – коэффициент проницаемости мембраны для данного вещества.

Коэффициент проницаемости – определяется коэффициентом диффузии D вещества, толщиной мембраны d и коэффициентом распределения вещества K , зависящим от растворимости вещества в органических растворителях, но не воде:

$$P = Dk/d.$$

Проницаемость мембраны для неэлектролитов зависит от их способности растворяться в билипидном слое мембраны, а определяют её по растворимости в оливковом масле, которую можно рассматривать как модель мембранных липидов.

Малые молекулы проникают через плазматическую мембрану через временные структурные дефекты (*кинки*), формирующиеся при тепловых колебаниях хвостиков из жирных кислот. Эти дефекты позволяют перемещаться через мембрану молекулам воды, кислорода, углекислого газа, азота.

2. Облегчённая диффузия – перенос веществ через мембрану при помощи белковых каналов или специальных белков-переносчиков, осуществляемый по градиенту концентрации без затраты энергии.

Мембранные переносчики – это интегральные белки, которые имеют центры связывания транспортируемых молекул. Образующаяся связь белка и переносчика является обратимой и обладает высокой степенью спе-

цифичности. Переносчики мембраны могут узнавать даже оптические изомеры одного и того же вещества.

Транспортируемая молекула проходит через мембрану вследствие изменения конформации белка-переносчика при химическом взаимодействии центров связывания обеих молекул. Так транспортируются крупные гидрофильные молекулы (моносахариды, аминокислоты), нуклеотиды, глицерол и некоторые ионы.

Для облегчённой диффузии характерна *кинетика насыщения*, то есть при определённой концентрации переносимого вещества в переносе принимают участие все молекулы переносчика и скорость транспорта достигает максимальной величины.

Системы переносчиков, транспортирующие более одного вещества: *симпорт* (или *котранспорт*) – вещества перемещаются в одном и том же направлении; *антипорт* (*встречный транспорт*) – направления перемещения веществ - противоположны.

3. Электродиффузия – транспорт электрически заряженных частиц (ионов) под влиянием концентрационных и электрических градиентов.

Ионы – атомы или группы атомов, которые приобретают электрический заряд, теряя или приобретая электроны. Ионы могут проникнуть через плазматическую мембрану только посредством специальных структур – *ионных каналов*, которые образованы интегральными белками.

Движущие силы электродиффузии: – разность концентрации ионов внутри и вне клетки; – разность электрических потенциалов, создаваемых этими ионами по обе стороны мембраны.

Диффузионный поток ионов определяется градиентом электрохимического потенциала (электрохимический градиент). Электрохимический потенциал является энергией ионов:

$$\mu = \mu_0 + R \cdot T \cdot \ln C + z \cdot F \cdot \varphi,$$

где μ_0 – стандартный химический потенциал, который зависит от химической природы вещества и температуры, R – универсальная газовая постоянная, T – температура, C – концентрация иона, z – электрический заряд, F – константа Фарадея, φ – электрический потенциал.

Зависимость потока ионов J от электрохимического градиента определяется уравнением Теорелла:

$$J = -U \cdot C \cdot (d\mu/dx),$$

где U – подвижность ионов, C – концентрация ионов, $d\mu/dx$ – электрохимический градиент.

Подставляя формулу электрохимического потенциала в уравнение Теорелла, можно получить *уравнение Нернста-Планка* с учётом двух градиентов, которые обуславливают диффузию ионов:

$$J = -U \cdot R \cdot T \cdot (dC/dx) - U \cdot C \cdot F \cdot z \cdot (d\phi/dx).$$

4. Осмос – перенос молекул воды через полупроницаемую мембрану из области разбавленного раствора к концентрированному.

Сила, вызывающая это движение, – *осмотическое давление*. Оно зависит от концентрации растворенного вещества и от температуры:

$$P = i \cdot R \cdot C \cdot T,$$

где R – универсальная газовая постоянная; i – коэффициент Вант-Гоффа (показывает, во сколько раз увеличивается количество растворенных частиц при диссоциации молекул).

Осмотическое давление определяется в атмосферах, в миллиметрах ртутного столба или в миллиосмолях (в клеточной и внеклеточной жидкости осмотическое давление равно 7,6 атм или 300 мосм/кг).

Аномальный осмос – процесс переноса воды при одновременном наличии противоположно направленных осмотического и электрического градиентов.

Отрицательный аномальный осмос – если электрический градиент по абсолютной величине превышает осмотический, то результирующий перенос воды будет происходить по направлению электрического градиента (в осмотической работе почек при переносе воды против осмотического градиента).

Положительный аномальный осмос – результирующий перенос жидкости происходит по осмотическому градиенту.

5. Фильтрация – это движение жидкости через поры в мембране под действием градиента давления (гидростатического давления). Например, образование первичной мочи в почечных нефронах происходит в результате фильтрации плазмы крови под действием кровяного давления. Скорость фильтрации определяется уравнением Пуазейля.

6. Первично-активный транспорт. Системами активного транспорта ионов в плазматической мембране являются ионные насосы:

Натрий-калиевый насос:

– Является интегральным белком плазматических мембран всех эукариотических клеток. Молекула натрий-калиевого насоса существует в двух основных конформациях, взаимное преобразование которых стимулируется гидролизом АТФ.

– Обладает энзимными свойствами и способен гидролизовать аденозинтрифосфорную кислоту (АТФ), являющуюся основным источником и хранилищем энергии метаболизма в клетке (*натрий-калиевая АТФ-аза*).

– Выполняет трансмембранный антипорт ионов натрия и калия. При расщеплении натрий-калиевой АТФ-азой одной молекулы АТФ, неорганический фосфат присоединяется к белку и натрий-калиевая АТФ-аза связывает 3 иона натрия, которые выкачиваются из клетки. Затем молекула неорганического фосфата отсоединяется от насоса-белка, и насос связывает 2 иона калия, которые закачиваются в клетку.

– Один натрий-калиевый насос может перенести через мембрану 150- 600 ионов натрия в секунду.

– Следствием работы натрий-калиевого насоса является поддержание трансмембранных градиентов натрия и калия.

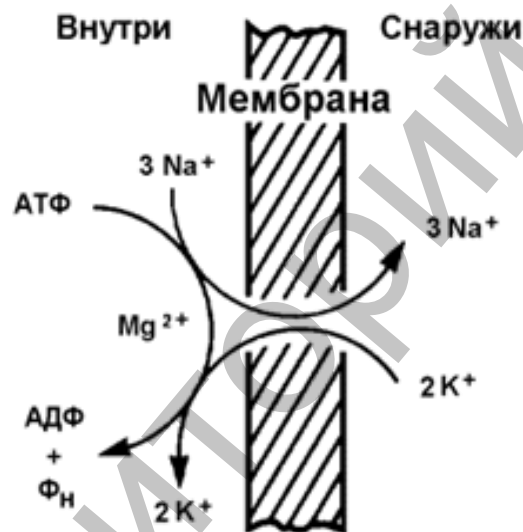


Рис. 1.3 – Схема натрий-калиевого насоса

Кальциевый насос – осуществляет транспорт ионов кальция из клетки (главным образом мышечной), что приводит к наличию трансмембранного градиента ионов кальция.

Водородный насос – действует в мембране бактериальных клеток и в митохондриях, а также в клетках желудка, перемещающего водородные ионы из крови в его полость.

7. Вторично-активный транспорт – перенос вещества из области их низкой концентрации в область высокой концентрации без непосредственного расхода энергии метаболизма клетки.

Вторично-активный транспорт некоторого вещества возможен только тогда, когда он связан с транспортом другого вещества по его концентрационному или электрохимическому градиенту. Это симпортный или антипортный перенос веществ.

При *симпорте* двух веществ ион и другая молекула (или ион) связываются одновременно с одним переносчиком прежде, чем произойдёт конформационное изменение этого переносчика. Так как ведущее вещество перемещается по градиенту концентрации или электрохимическому градиенту, управляемое вещество вынуждено перемещаться против своего градиента. Ионы натрия являются обычно ведущими веществами в системах симпорта моносахаров, аминокислот и некоторых других ионов.

Например, при всасывании питательных веществ в желудочно-кишечном тракте глюкоза и аминокислоты поступают из клеток тонкой кишки в кровь путём симпорта с ионами натрия. А после фильтрации первичной мочи в почечных гломерулах, эти вещества возвращаются в кровь путём симпорта с ионами натрия.

8. Везикулярный транспорт

Наряду с транспортом органических веществ и ионов, осуществляемым переносчиками, в клетке существует совершенно особый механизм, предназначенный для поглощения клеткой и выведения из неё высокомолекулярных соединений при помощи изменения формы биомембраны, – *везикулярный транспорт*. При переносе макромолекул происходит последовательное образование и слияние окружённых мембраной пузырьков (везикул).

По направлению транспорта и характеру переносимых веществ различают три формы везикулярного транспорта:

Эндоцитоз – перенос веществ в клетку. Этот процесс связан с системой микрофиламентов и является энергозависимым.

Виды эндоцитоза:

- *пиноцитоз* – поглощение жидкости и растворённых макромолекул (белков, полисахаридов, нуклеиновых кислот) с помощью небольших пузырьков (150 нм в диаметре), характерен для большинства эукариотических клеток;
- *фагоцитоз* – поглощение крупных частиц, таких, как микроорганизмы или обломки клеток, при котором образуются крупные пузырьки, называемые фагосомами диаметром более 250 нм, характерен для специализированных клеток (лейкоциты, макрофаги), некоторых гетеротрофных протист.

Стадии эндоцитоза:

- вещества или частицы адсорбируются на поверхности мембраны, этот процесс происходит без затраты энергии;
- мембрана с адсорбированным веществом углубляется в цитоплазму, а образовавшиеся локальные впячивания плазматической мембраны отшнуровываются от поверхности клетки, образуя пузырьки, которые затем мигрируют внутрь клетки;

- поступившие в клетку пузырьки и фагосомы могут сливаться с лизосомами;
- содержащиеся в лизосомах ферменты расщепляют вещества, содержащиеся в пузырьках и фагосомах до низкомолекулярных продуктов (аминокислот, моносахаридов, нуклеотидов), которые транспортируются в цитозоль, где они могут быть использованы клеткой.

Экзоцитоз – перенос частиц и крупных соединений из клетки, протекающий с поглощением энергии.

Виды экзоцитоза: *секреция* – выведение из клетки водорастворимых соединений, которые используются другими клетками организма или воздействуют на них (осуществляется неспециализированными клетками, клетками эндокринных желёз, слизистой желудочно-кишечного тракта); *эксекреция* – удаление из клетки веществ, которые не могут быть использованы (агрегированные остатки органелл, продукты обмена).

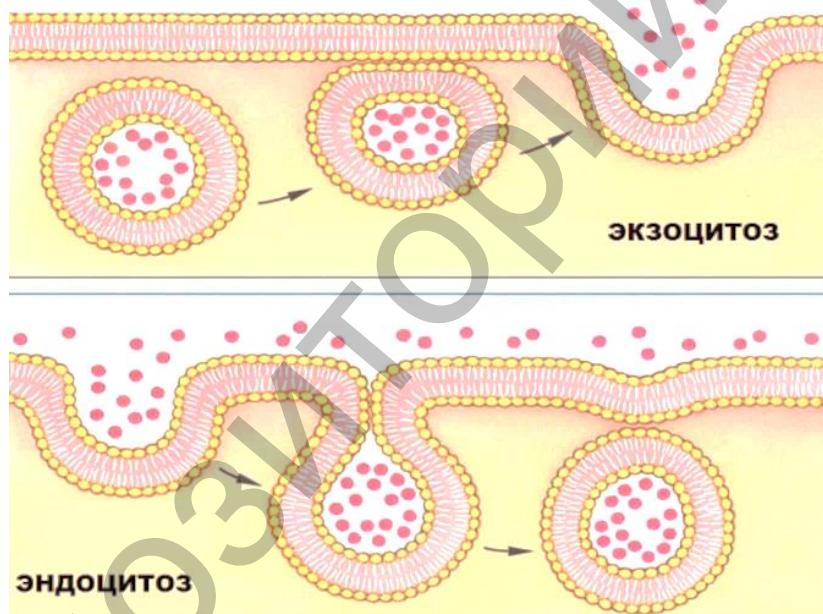


Рис. 1.4 – Формы везикулярного транспорта веществ

Трансцитоз – перенос отдельных молекул через клетку, характерен для некоторых эпителиальных клеток. Биологический смысл трансцитоза заключается в возможности транспорта специфических молекул через эпителиальный барьеры (например, синтезированные антитела переносятся через эндотелий капилляров и эпителий слизистых оболочек, где они образуют один из элементов барьерного иммунитета против вирусов, простейших, паразитических червей и бактерий).

ЛЕКЦИЯ 2

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПРОЦЕССЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ. ЗАКОНЫ РАЗДРАЖЕНИЯ

План:

1. Мембранный потенциал или потенциал покоя.
2. Потенциал действия.
3. Электротонический потенциал.
4. Локальный ответ.
5. Изменения возбудимости мембраны клеток в процессе возбуждения.
6. Законы раздражения.
7. Лабильность и усвоение ритма.
8. Парабиоз.

2.1. Мембранный потенциал или потенциал покоя

Трансмембранная разность потенциалов, существующая между цитоплазмой и межклеточной жидкостью, называется **мембранный потенциал или потенциал покоя (МП, ПП)**.

В состоянии физиологического покоя клетки её внутренний потенциал отрицателен по отношению к наружному, условно принимаемому за нуль, и варьирует у различных клеток от 50 до 90 мВ.

Теория об ионном механизме электрических потенциалов в живых клетках, авторов Ходжкин, Хаксли, Катц (1949-1952 гг.), объясняет наличие электрических потенциалов в живых клетках неравенством концентрации ионов Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Cl^- внутри и вне клетки. Данные градиенты обусловлены разной проницаемостью биологической мембраны для этих ионов, а так же работой мембранных ионных насосов, использующих для своей работы энергию обмена веществ, выделяющуюся при ферментативном расщеплении АТФ.

Механизм поддержания мембранного потенциала. В состоянии физиологического покоя возбудимых клеток концентрация ионов калия по сравнению с концентрацией ионов натрия выше на внутренней поверхности мембраны, так как мембрана хорошо проницаема для K^+ и хуже для Na^+ .

Суммарная концентрация анионов выше на внутренней поверхности мембраны.

Калий-натриевый насос обеспечивает выведение из цитоплазмы Na^+ и введение в цитоплазму K^+ , то есть перемещает Na^+ и K^+ против их концентрационных градиентов и совершает работу, источником энергии для которой является АТФ. Расщепление АТФ производится ферментом АТФ-азой, локализованной в поверхностной мембране клетки. При расщеплении 1 молекулы АТФ из клетки выводится 3 Na^+ , а в клетку поступает 2 K^+ .

При воздействии раздражителей на мембране клетки развиваются следующие типы биоэлектрических реакций: электротонический потенциал, локальный ответ и потенциал действия. Тип реакции определяется преимущественно силой раздражителя.

2.2. Потенциал действия

При воздействии порогового раздражителя, сила которого достаточно для возникновения возбуждения, возникает потенциал действия – это быстрое колебание мембранного потенциала, характеризующееся амплитудой и длительностью, и причиной которого является открытие натриевых и калиевых потенциалзависимых каналов.

Этапы (фазы) развития потенциала действия (рассмотрены на гигантском аксоне кальмара, мембранный потенциал которого равен -70 мВ):

- *предспайк* – процесс медленной деполяризации мембраны до критического уровня деполяризации или порога раздражения (местное возбуждение, локальный ответ);
- *пиковый потенциал* или *спайк* – кратковременная инверсия внутриклеточного потенциала (длительность 3 мс., амплитуда 110 мВ), состоящая из трёх частей:
 - 1) восходящей – *фаза деполяризации* ($0,2-0,5$ мс), в которую проницаемость мембраны для Na^+ повышается и превышает проницаемость для K^+ , в результате поток Na^+ из межклетников в цитоплазму превышает направленный наружу поток ионов K^+ и внутренняя поверхность мембраны становится заряженной положительно по отношению к её наружной поверхности;
 - 2) *инверсия потенциала* на мембране;
 - 3) нисходящей части – *фаза реполяризации*, в которую проницаемость мембраны для Na^+ снова снижается в связи с инактивацией натриевых каналов и активацией калиевых каналов и натрий-калиевого насоса.
- *следовая деполяризация* (отрицательный следовой потенциал) – от критического уровня деполяризации до исходного уровня поляризации мембраны;
- *следовая гиперполяризация* (положительный следовой потенциал) – увеличение мембранного потенциала и постепенное возвращение его к исходной величине.

Разница между амплитудой пика потенциала действия и мембранным потенциалом – *овершут*.

Амплитуда следовых потенциалов составляет $5-10\%$ от величины пика потенциала действия.

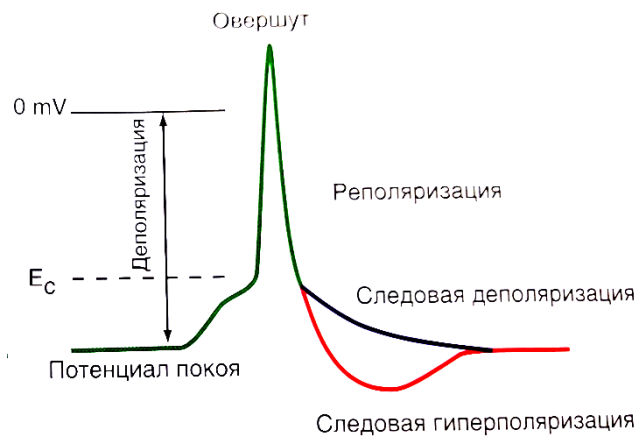


Рис. 2.1. Фазы потенциала действия.

Распространение потенциала действия. При раздражении гигантского аксона кальмара выходящим током через проволочный электрод, введённый на всю длину волокна, все точки этого нервного проводника раздражаются практически равномерно, так что в них одновременно возникает и развивается потенциал действия. Он не распространяется и называется *мембранным потенциалом действия*.

В естественных условиях потенциал действия возникает локально, а затем распространяется (проводится) вдоль волокна. Это *распространяющийся потенциал действия*.

2.3. Электротонический потенциал

Во время действия раздражителя, величина которого меньше либо равна половине величины порогового раздражения, наблюдается электротонический потенциал. Проницаемость мембраны для ионов практически не меняется, а деполяризация мембраны наблюдается только во время действия раздражителя. Распространение электротона – важный механизм клеточной сигнализации.

Физический электротон – это изменённая величина мембранного потенциала, создаваемая пропусканием через данный участок мембраны электротока от внешнего (для данного участка мембраны) источника.

Изменение возбудимости мембраны, создаваемое выходящим током в области приложения к волокну катода, называется *катэлектротон* (Кэт), а создаваемое входящим током в области приложения к волокну анода – *анэлектротон* (Аэт).

2.4. Локальный ответ

Во время действия раздражителя, величина которого составляет 0,5-0,9 пороговой величины раздражения, формируется **локальный ответ**.

При этом возрастает поток ионов натрия в клетку, деполяризация мембраны нарастает, но после прекращения раздражения медленно исчезает. Величина локального ответа прямо зависит от силы стимула. Он локализуется в месте действия раздражителя и не распространяется на большие расстояния, при этом его амплитуда быстро уменьшается. Локальные ответы способны суммироваться, что приводит к увеличению деполяризации мембраны.

2.5. Изменения возбудимости мембраны клеток в процессе возбуждения

Состоянию исходной поляризации мембраны (мембранному потенциалу покоя) соответствует нормальный уровень возбудимости. Во время пика потенциала действия мембрана утрачивает возбудимость – это *фаза абсолютной рефрактерности*, обусловленная инактивацией натриевых каналов и повышением проницаемости мембраны для ионов калия.

При реполяризации мембраны возбудимость повышается, так как активируется натриевая и снижается калиевая проводимость – это *фаза относительной рефрактерности*.

При следовой деполяризации возбудимость мембраны повышается – *фаза супернормальности*.

При следовой гиперполяризации возбудимость мембраны понижена – *фаза субнормальности (вторичной рефрактерности)*.

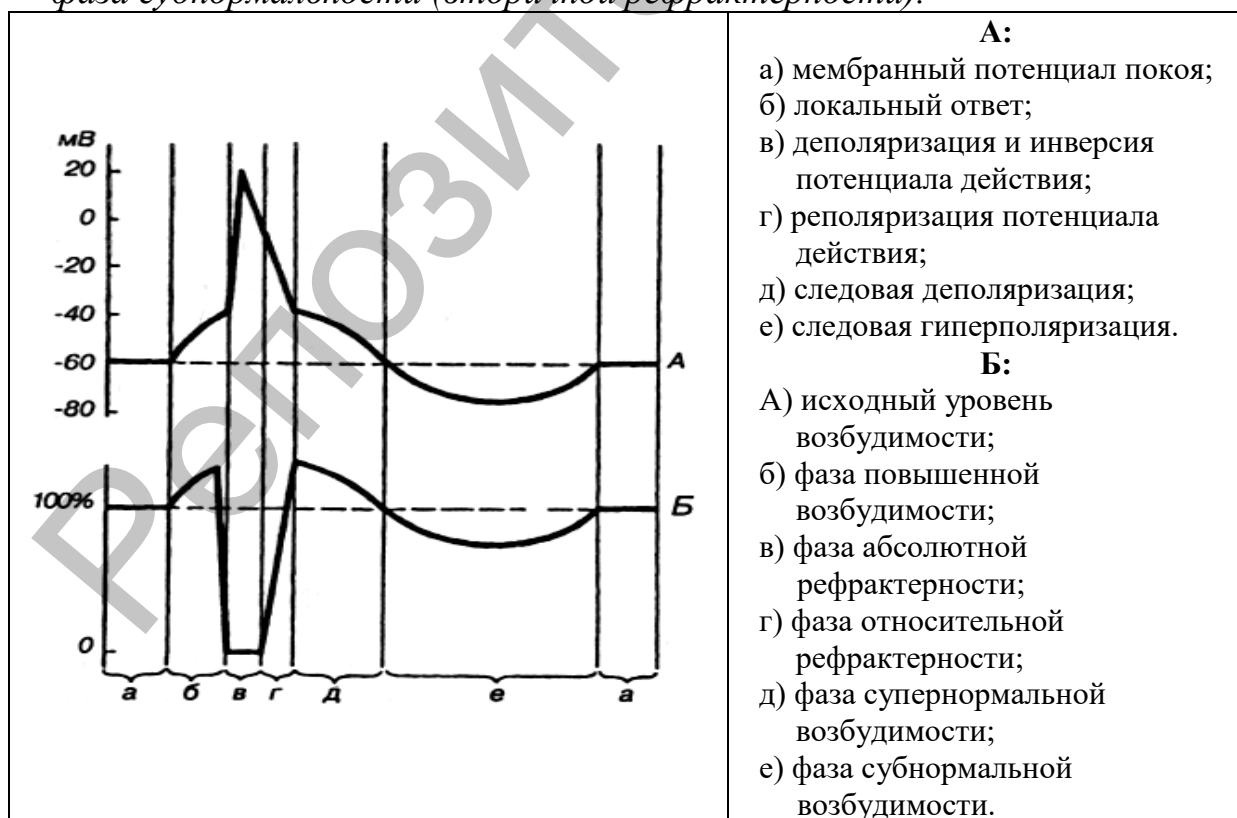


Рис. 2.2 – Изменение возбудимости в процессе возбуждения

2.6. Законы раздражения

Закон силы раздражения – чем больше сила раздражителя, тем сильнее (до определённого предела) ответная реакция ткани.

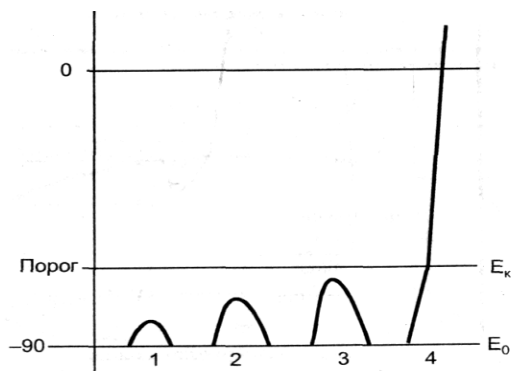


Рис. 2.3 – Локальные ответы и закон силы: 1 – ответ на раздражитель силой 0,5 вольт, 2 – 1,0 вольт, 3 – 1,5 вольт, 4 – 2,0 вольт.

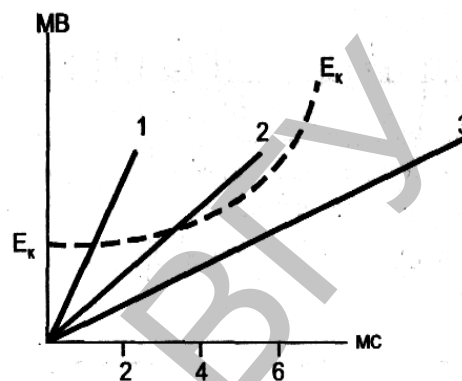


Рис. 2.4 – Закон градиента (аккомодации)

Закон длительности раздражения – чем длиннее раздражение или чем дольше действует раздражитель, тем сильнее (до определённого предела) ответная реакция ткани. Увеличение длительности за пределы максимальной величины не вызывает реакции ткани.

Закон «всё или ничего» – подпороговые раздражители не вызывают ответной реакции («ничего»), на пороговые раздражители возникает максимальная ответная реакция («всё»). Верен для миокарда и одиночного мышечного волокна.

Закон градиента (аккомодации), закон раздражения Дюбуа-Реймона – стимулирующее действие постоянного тока зависит как от его абсолютной величины, так и от скорости его нарастания во времени, то есть пороговая сила раздражителя повышается при уменьшении скорости нарастания стимула (Рис. 2.4).

При низкой скорости нарастания стимула ответы на раздражение отсутствуют, так как происходит приспособление возбудимой ткани к действию этого раздражителя – *аккомодация*. Аккомодация обусловлена повышением критического уровня деполяризации. Аккомодация высокая у двигательных нервных волокон, низкая – у сердечной мышцы и гладких мышц желудочно-кишечного тракта.

Закон физиологического электротона – действие постоянного тока на ткань сопровождается изменением её возбудимости.

При прохождении постоянного тока через нерв или мышцу порог раздражения под катодом и соседних с ним участках понижается вследствие деполяризации мембраны и её возбудимость повышается.

В области приложения анода порог раздражения повышается и в результате гиперполяризации мембраны возбудимость снижается.

При дальнейшем действии постоянного тока повышение возбудимости под катодом сменяется её понижением и развивается *катодическая депрессия*, обусловленная инактивацией натриевых каналов, а под анодом возбудимость мембраны повышается – *анодическая экзальтация*, связанная со снижением калиевой проницаемости и ослаблением исходной инактивации натриевой проницаемости.

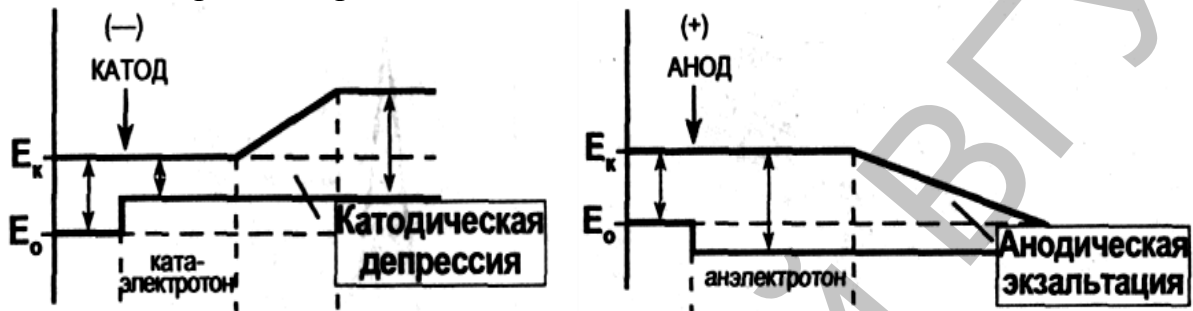


Рис. 2.5. Схема развития катэлектротона и анэлектротона

Полярный закон раздражения (закон Пфлюгера) – при раздражении нерва или мышцы постоянным током возбуждение возникает в момент замыкания постоянного тока только под катодом, а в момент размыкания – только под анодом.

Закон «силы – времени» – пороговая сила любого раздражителя в определённых пределах находится в обратной зависимости от его длительности. Закон иллюстрирует *кривая «силы времени»* (кривая Гоорвега-Вейса-Лапика), на которой отмечаются: *реобаза* – минимальная сила постоянного тока, способная вызвать возбуждение (порог раздражения); *полезное время* – наименьшее время, в течение которого должен действовать раздражитель, величиной в одну реобазу (дальнейшее увеличение длительности действия тока бесполезно для возникновения потенциала действия); *хронаксия* – время, в течение которого должен действовать ток удвоенной реобазы, чтобы вызвать возбуждение. Величина хронаксии зависит от времени активации натриевых (в мышечных клетках кальциевых) каналов мембраны.

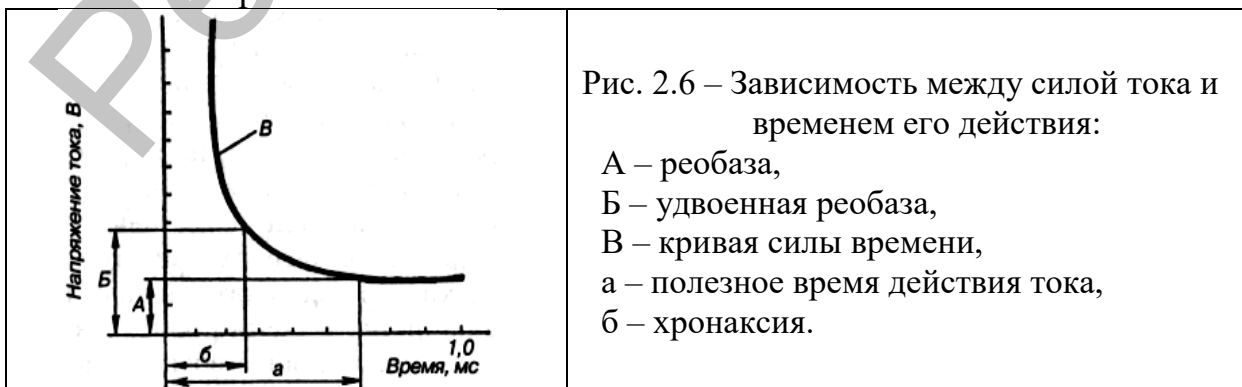


Рис. 2.6 – Зависимость между силой тока и временем его действия:

- А – реобаза,
- Б – удвоенная реобаза,
- В – кривая силы времени,
- а – полезное время действия тока,
- б – хронаксия.

2.7. Лабильность и усвоение ритма

Лабильность (лат. *labilis* - подвижный, нестойкий) – свойство живой ткани, определяющее её функциональное состояние. В качестве показателя лабильности Н.Е. Введенским предложено использовать максимальное число потенциалов действия (частота импульсации), которое возбудимое образование способно генерировать в 1 с в соответствии с ритмом раздражения. В двигательных нервных волокнах частота импульсации в среднем составляет 50 имп/1 с., в чувствительных – 1000 имп/1 с.

А.А. Ухтомский создал представление об усвоении ритма, согласно которому *лабильность ткани меняется в связи с деятельностью*: повышается или понижается, что определяется скоростью изменения процессов ионной проводимости, лежащих в основе абсолютной и относительной рефрактерности.

2.8. Парабиоз

В 1891 г. Н.Е. Введенский установил, что если участок нерва подвергнуть воздействию повреждающего фактора, то его лабильность снижается. Восстановление исходного состояния нервного волокна после каждого потенциала действия в повреждённом участке происходит медленно. При действии частых раздражителей на этот участок он не может воспроизвести ритм раздражения и проведение импульсов нарушается. Такое состояние нервного волокна называется *парабиозом*.

Стадии развития парабиоза: *уравнительная стадия* – характеризуется тем, что ответные реакции на частые и редкие раздражители становятся одинаковыми; *парадоксальная стадия* – лабильность нервного волокна продолжает снижаться и в результате ответная реакция на редкие раздражители больше, чем на частые; *тормозная стадия* – сопровождается отсутствием ответной реакции на действие как частых, так и редких раздражителей; при этом мембрана нервного волокна деполяризована и не способна генерировать ПД, т.е. нерв не способен проводить возбуждение.



Рис. 2.7 – Фазы парабиоза

Явление парабиоза лежит в основе локального обезболивания.

ЛЕКЦИЯ 3

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОЙ ТКАНИ

План:

1. Структура и морфофункциональная классификация нейронов.
2. Строение нервных волокон и нервов.
3. Морфофункциональная классификация нервных волокон.
4. Проведение возбуждения по нервным волокнам.
5. Законы проведения возбуждения по нерву.
6. Аксонный транспорт.
7. Обмен веществ и теплообразование в нейронах при возбуждении.
8. Синапс. Классификация синапсов.
9. Медиаторы химических синапсов.
10. Блокада нервно-мышечной передачи.

3.1. Структура и морфофункциональная классификация нейронов

Нейрон – нервная клетка, строение и функции которой приспособлены к передаче и обработке информации. Нейроны составляют 10% общего числа клеток в нервной системе.

В строении нейрона выделяют тело (сому) и отростки.

Тело (сома) нейрона содержит ядро и органеллы, где синтезируются медиаторы и клеточные белки.

Дендриты – короткие, древовидно разветвлённые чувствительные отростки, воспринимающие информацию и передающие её в тело нейрона.

Аксон – длинный нитевидный двигательный отросток, проводящий нервные импульсы от тела нейрона к другим возбудимым клеткам. Дистальный конец аксона ветвится и образует кисточку из конечных ветвей – *терминалей*, на конце которых образуется специализированный контакт с возбудимой клеткой – *синапс*.

Виды нейронов:

- по количеству отростков: *униполярные, биполярные, псевдоуниполярные, мультиполярные*;
- в зависимости от выполняемой функции:
 - афферентные (чувствительные, центростремительные)* – образуют афферентные пути, по которым импульсы передаются от рецепторов в ЦНС;
 - вставочные (ассоциативные)* – находятся в ЦНС и их отростки не выходят за её пределы, образуют цепи, осуществляющие анализ входящей информации, хранение опыта в виде памяти и формирование команд рабочим органам (эффекторам);

– эфферентные (двигательные, центробежные) – нейроны, иннервирующие скелетные мышцы, гладкие мышцы и железы.

Глиальные клетки – составляют 90% общего числа клеток в нервной системе, заполняют пространство между нейронами (*опорная функция*), регулируют транспорт питательных веществ от капилляров к нейронам (*трофическая функция*). *Виды глиальных клеток*:

располагающиеся в спинном и головном мозге:

астроциты (располагаются между кровеносными сосудами и телами нейронов и служат компонентом гематоэнцефалического барьера),

олигодендроциты (образуют миелиновую оболочку вокруг аксонов),

клетки микроглии (являются фагоцитами мозга и входят в состав ретикулоэндотелиальной системы);

расположенные в периферических нервах: *шванновские клетки*.

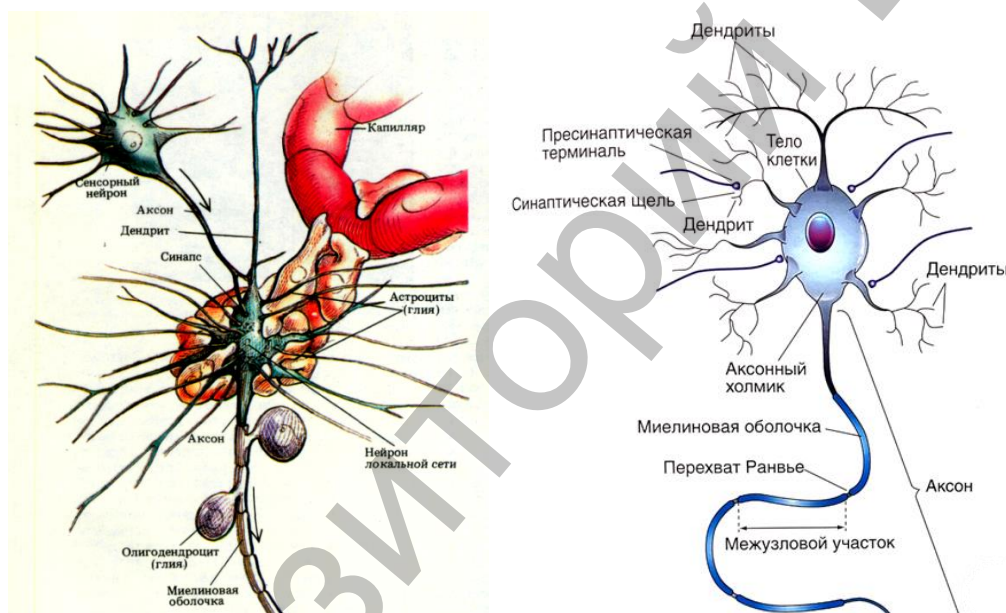


Рисунок 3.1 – Клетки нервной ткани

3.2. Строение нервных волокон и нервов

Нервное волокно – осевой цилиндр, состоящий из пучков нервных волокон, имеющий мембрану и аксоплазму.

Миелиновые волокна – аксоны, покрытые миелиновой оболочкой.

Безмиелиновые волокна покрыты только шванновской оболочкой.

Миелиновая оболочка является продуктом деятельности шванновской клетки или олигодендроцита, состоит из жирового вещества, выполняет функции электрического изолятора, периодически прерывается и участки волокна, на которых отсутствует миелиновая оболочка, называются *перехваты Ранвье*. Длина участка между перехватами зависит от толщины нервного волокна: чем оно толще, тем это расстояние больше.

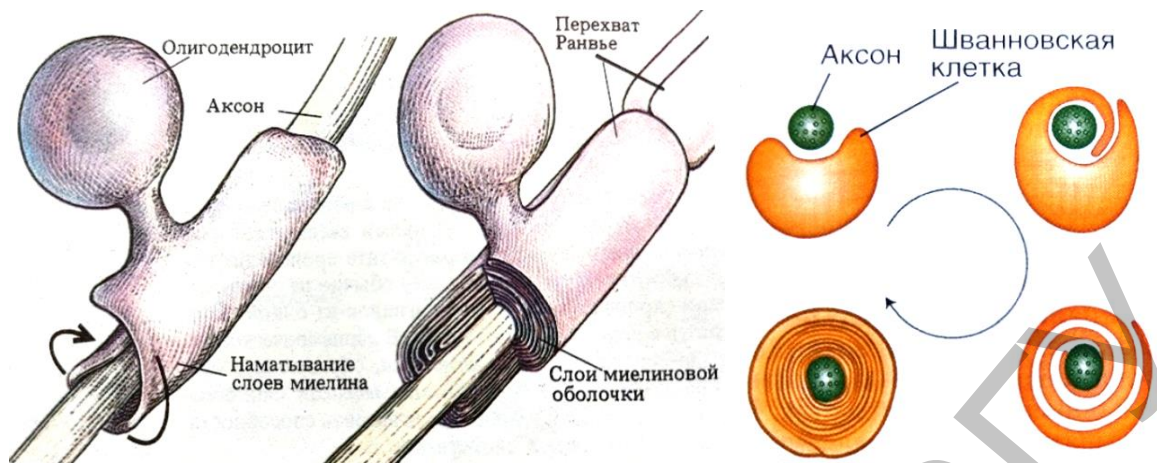


Рисунок 3.2 – Образование миелиновой оболочки

3.3. Морфофункциональная классификация нервных волокон

В зависимости от диаметра и скорости, с которой нервные волокна проводят возбуждение, их делят на три типа: *волокна типа А*, *волокна типа В*, *волокна типа С*. Волокна типа А подразделяются на подгруппы: $A\alpha$ (А-альфа), $A\beta$ (А-бета), $A\gamma$ (А-гамма), $A\delta$ (А-дельта).

Тип волокна	Диаметр, мкм	Скорость, м/с
$A\alpha$	12-22	70-120
$A\beta$	8-12	40-70
$A\gamma$	4-8	15-40
$A\delta$	1-4	6-15
В	1-3	3-18
С	0,5-2	0,5-3

3.4. Проведение возбуждения по нервным волокнам

Передача нервного импульса заключается в проведении потенциала действия. Особенностью его проведения по любым возбудимым мембранам является *бездекрементность*, т.е. величина потенциала действия всегда одинакова. Скорость проведения зависит от диаметра нервного волокна и наличия или отсутствия миелиновой оболочки.

Механизм проведения возбуждения в немиелинизированном нервном волокне. Потенциал действия распространяется от точки к точке (*механизм круговых токов*), то есть импульс возникает между деполяризованной областью мембраны и её невозбуждённым участком. Ионы натрия, входящие внутрь возбуждённого участка, служат источником элетротока для возникновения деполяризующего электротонического потенциала соседних участков.

Механизм проведения возбуждения в миелинизированном нервном волокне. Под миелиновой оболочкой, повышающей сопротивление клеточной мембраны, плотность натриевых каналов в 100 раз ниже, чем в перехватах Ранвье. В связи с этим при сдвиге мембранного потенциала ток идёт через мембрану перехвата Ранвье, то есть скачками или сальтаторно – *сальтаторный механизм*. Скорость проведения нервного импульса прямо зависит от диаметра волокна.

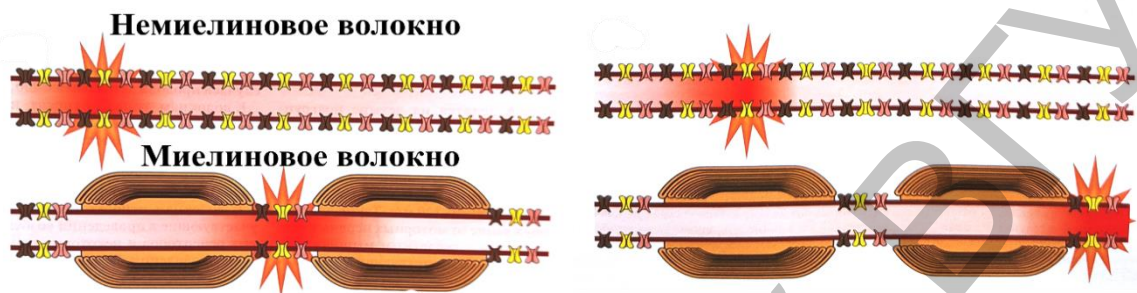


Рисунок 3.3 – Механизмы проведения возбуждения по безмиелиновым и миелиновым волокнам

3.5. Законы проведения возбуждения по нерву

1. *Закон анатомической и физиологической целостности* – возбуждение может распространяться по нервному волокну только при его структурной и функциональной целостности.
2. *Закон двустороннего проведения возбуждения* (обусловлен вхождением в состав нерва чувствительных и двигательных волокон) – возбуждение, возникшее в определённом участке нерва, распространяется в обе стороны от места своего возникновения.
3. *Закон изолированного проведения возбуждения* (обеспечивается тем, что сопротивление жидкости ниже сопротивления мембраны нервного волокна) – возбуждение, распространяющееся по одному волокну нерва, не передаётся на соседние нервные волокна.

3.6. Аксонный транспорт

Кроме проведения нервных импульсов аксоны выполняют транспортную функцию, заключающуюся в перемещении по ним химических веществ. Выделяют быстрый (антероградный и ретроградный) и медленный аксонный транспорт:

1. **Быстрый антероградный аксонный транспорт** – заключается в движении белков-нейромедиаторов и митохондрий от тела нейрона к дистальному концу аксона; обеспечивает передачу возбуждения в синапсы и требует значительной концентрации АТФ. Нарушение этого транспорта наблюдается при алкогольной полинейропатии.

2. **Быстрый ретроградный аксонный транспорт** – основан на движении веществ от периферии к телу нейрона; играет важную роль в регуляции белкового синтеза в нейроне (после перерезки аксона в нейроне происходит хроматолиз из-за нарушения белкового синтеза); обеспечивает движение к телу нейрона вирусов (герпеса, полиомиелита) и токсинов (столбняка).
3. **Медленный аксонный транспорт** – заключается в продвижении по аксону тубулина, актина, ферментов; скорость транспорта почти соответствует скорости роста аксона.

Гипотетический транспортный механизм нервного волокна. Предполагается, что микротубулы и нейрофиламенты образованы миозином, а тонкие транспортные филаменты – актином. При расщеплении АТФ транспортные филаменты скользят вдоль микротрубочек и таким образом переносят прикрепившиеся к ним митохондрии, молекулы белка или пузырьки с медиатором. АТФ продуцируется митохондриями в результате распада глюкозы, проникающей в волокно. Энергия АТФ частично используется также натриевым насосом поверхностной мембраны.

3.7. Обмен веществ и теплообразование в нейронах при возбуждении

Обмен веществ в нейронах при возбуждении *усиливается*. Проявлениями этой активации являются распад и синтез углеводов, липидов, белков и РНК; распад АТФ и креатинфосфата; окислительные процессы, приводящие в сочетании с гликолизом к ресинтезу АТФ и креатинфосфата; синтез и разрушение медиаторов (при раздражении большинства мягкотных волокон из них высвобождается ацетилхолин, из безмякотных – норадреналин).

Тепло выделяется в две фазы: *начальное теплообразование* – связано с процессом генерации потенциала действия (деполяризация сопровождается выделением небольшой порции тепла, реполяризация – поглощением тепла); *запаздывающее теплообразование* (продолжается несколько десятков минут).

3.8. Синапс. Классификация синапсов

Синапс – структурное образование, обеспечивающее переход возбуждения с нейрона (нервного волокна) на иннервируемую им клетку. Термин и понятие «синапс», «синаптическая передача» введён Ч. Шеррингтоном (1897 г.).

Классификация синапсов:

1. По локализации:

- *центральные* (головной и спинной мозг): аксо-дендритные, аксо-соматические, шипики,

реципрокные, последовательные, синаптические гломерулы;
– *периферические*: нервно-мышечный, нейросекреторный, рецепторно-нейрональный.

2. По развитию в онтогенезе: *стабильные* (синапсы дуг безусловных рефлексов), *динамичные*.

3. По конечному эффекту: *тормозные, возбуждающие*.

4. По механизму передачи сигнала: *электрические, химические, смешанные*.

Электрические синапсы (эфапсы) представляют собой щелевидное образование (до 2 нм) с ионными мостиками-каналами между двумя контактирующими клетками. При наличии потенциала действия электрический импульс почти беспрепятственно переходит с одной клетки на другую, вызывая генерацию потенциала действия другой клетки.

Для эфапсов характерно отсутствие синаптической задержки, двусторонняя проводимость и только возбуждающее действие. Аналогом электрических синапсов являются *нексусы* в гладких мышцах и миокарде.

Химические синапсы делят:

по форме контакта на *терминальные* (колбообразное соединение) и *проходящие* (варикозное расширение аксона),

по природе медиатора на *холинэргические* (ацетилхолин), *адренэргические* (норадреналин), *дофаминэргические* (дофамин), *ГАМК-эргические* (гамма-аминомасляная кислота), *глицинэргические* (глицин), *глутаматэргические* (глутамин), *аспартатэргические* (аспартат), *пептидэргические* (пептиды), *пуринэргические* (АТФ).

Элементы химического синапса:

Пресинаптический элемент – ограничен пресинаптической мембраной, под которой локализованы пресинаптические пузырьки, содержащие медиатор.

Синаптическая щель (в среднем 50 нм).

Постсинаптический элемент – постсинаптическая мембрана.

Внесинаптическая область.

Синапс между нейронами - *синаптическая бляшка*, постсинаптическая мембрана нервно-мышечного синапса – *концевая пластинка*, пресинаптическое окончание аксона на мышечном волокне – *моторная бляшка*.

Общие принципы работы химического синапса. Под влиянием потенциала действия, приходящего к пресинапсу, происходит: – деполяризация пресинаптической мембраны; – повышение проницаемости пресинаптической мембраны для ионов кальция; – увеличение входа в пресинапс ионов кальция; – высвобождение из пресинапса 100-200 порций медиатора в синаптическую щель; – взаимодействие медиатора со специфическим рецептором постсинаптической мембраны с последующим изменением ионной проницаемости.

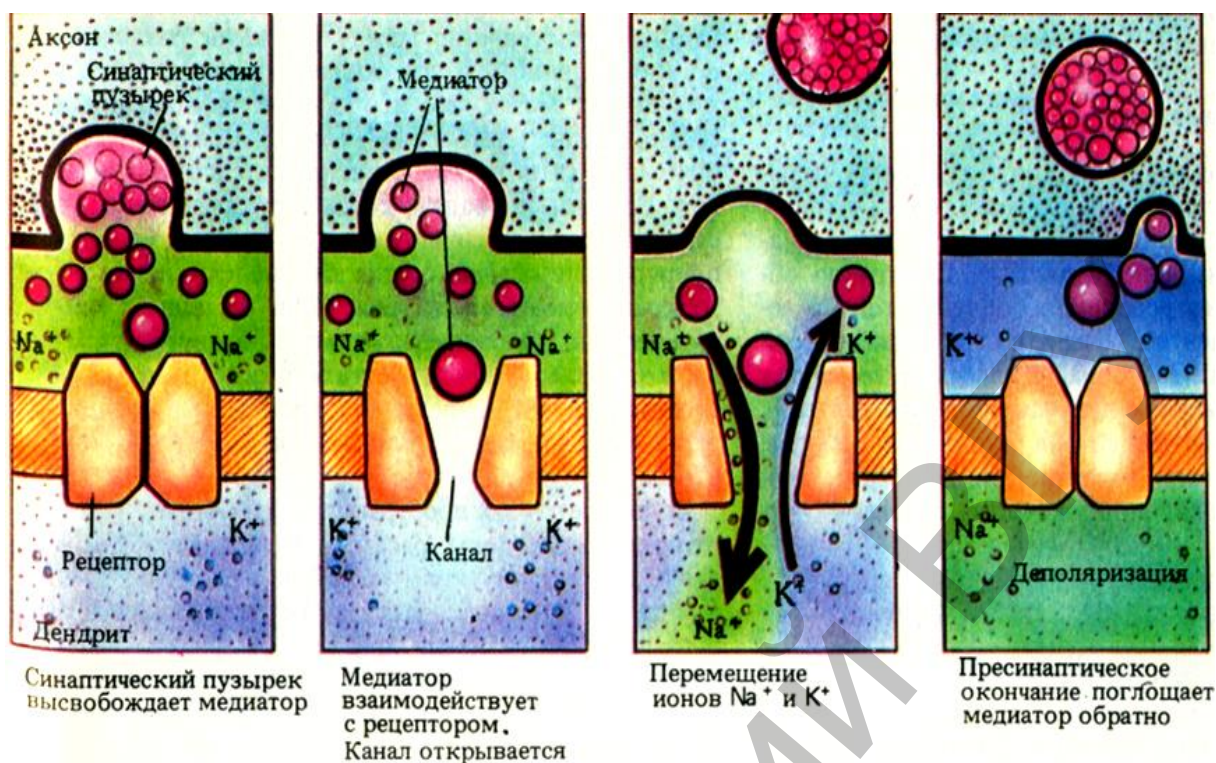


Рис. 3.4 – Схема выброса медиатора

Если повышается проницаемость для ионов натрия, то происходит *деполяризация постсинаптической мембраны*, которая называется **возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП)**. Когда его величина достигает критического уровня деполаризации, генерируется потенциал действия и постсинаптическая структура возбуждается.

Если повышается проницаемость для ионов калия и хлора, то происходит *гиперполяризация постсинаптической мембраны*, называемая **тормозным постсинаптическим потенциалом (ТПСП)**. При этом клетка снижает свою возбудимость и перестаёт реагировать на внешние раздражители либо снижает спонтанную активность, если она обладает свойством автоматии (Рис. 3.5).

После каждого цикла проведения импульса медиатор разрушается специфическим ферментом, либо захватывается в пресинапс (целиком или частично).

Свойства химических синапсов:

- односторонняя проводимость,
- наличие синаптической задержки (0,2-0,5 мс),
- возбуждающее или тормозное действие на эффектор,
- трансформация ритма раздражения,
- низкая лабильность и высокая утомляемость,
- высокая чувствительность к фармакологическим веществам.

3.9. Медиаторы химических синапсов

Медиаторы химических синапсов делят на классические и модуляторы:

1. Классические медиаторы – низкомолекулярные соединения, которые часто образуются в качестве промежуточных продуктов метаболизма; каждый связывается со специфическим рецептором постсинаптической мембраны:

- *амины*: ацетилхолин – возбуждающий (В); норадреналин, адреналин, дофамин, серотонин – тормозные (Т) или В.
- *аминокислоты*: глицин (Т), глутамин (В), гамма-аминомасляная кислота (Т), аспарагиновая кислота и др.
- *пуриновые нуклеотиды*: АТФ.

2. Пептидные медиаторы – являются модуляторами, то есть влияют на интенсивность и продолжительность действия классических медиаторов: статины и либерины гипоталамуса, опиоидные пептиды, эндорфины, ангиотензин II, вазоактивный кишечный пептид, нейротензин, вазопрессин, энкефалины – связываются с рецепторами морфина и подавляют болевые ощущения.

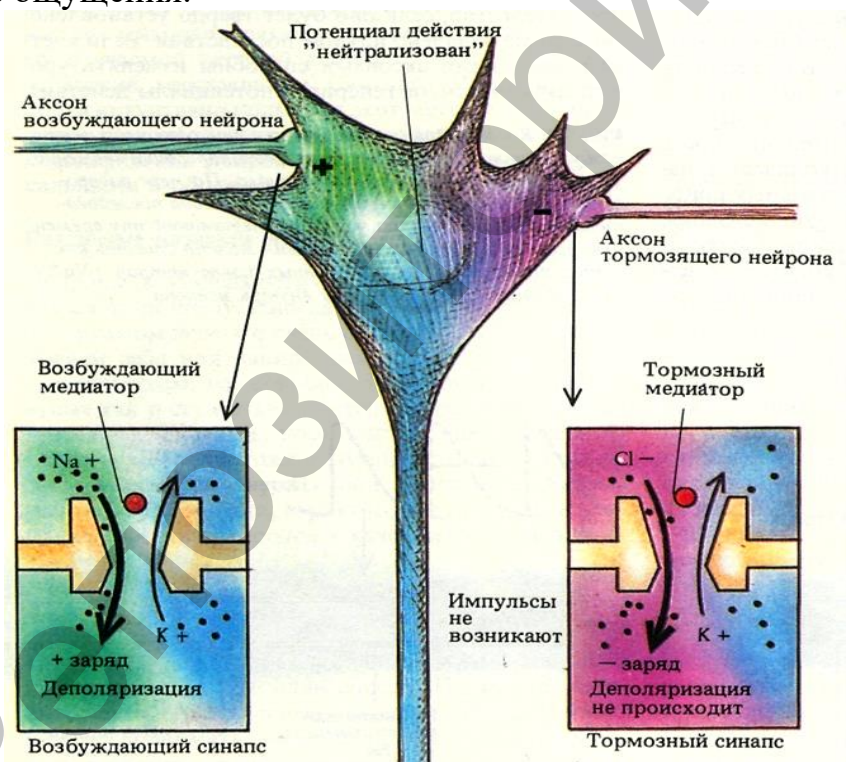


Рис. 3.5 – Действие возбуждающего и тормозного медиатора

Несмотря на многообразие медиаторов и то, что у нейрона множество разветвлений аксона, во всех его окончаниях выделяется один и тот же медиатор – *правило Дейла*.

3.10. Блокада нервно-мышечной передачи

Нарушение нервно-мышечной передачи может быть вызвано следующими способами:

1. блокада проведения возбуждения в пресинапсе (местная анестезия);
2. блокада высвобождения медиатора в пресинапсе (действие ботулинического токсина);
3. нарушение синтеза медиатора ацетилхолина в пресинаптическом нервном окончании;
4. блокада холинорецепторов (бунгаротоксин), вытеснение ацетилхолина из рецепторов (кураре), инактивация постсинаптической мембраны путём необратимого связывания с веществами;
5. угнетение ацетилхолинэстеразы (фосфорорганическими отравляющими веществами), приводящее к длительному взаимодействию ацетилхолина с холинорецепторами, длительной деполяризации постсинаптической мембраны и инактивирование рецептора.

Мышечная релаксация. Блокада нервно-мышечной передачи применяется в клинике для *мышечной релаксации*. При наркозе для прекращения дыхания (дыхание осуществляется через аппарат искусственного дыхания) применяются вещества, имитирующие действие ацетилхолина (сукцинилхолин). Результатом такого действия является длительная деполяризация постсинаптической мембраны, что блокирует естественный путь передачи возбуждения. Расслаблению мышц предшествует период неодновременных сокращений.

Применение курареподобных соединений действует медленнее предыдущих, но продолжительнее. Механизм их влияния основан на связывании с рецепторами, что не позволяет взаимодействовать с ними ацетилхолину.

Тяжелая миастения. При этом заболевании на постсинаптической мембране уменьшается плотность холинорецепторов. В результате нормальное выделение ацетилхолина при взаимодействии с малым количеством рецепторов не может привести потенциал концевой пластинки к критическому уровню деполяризации мембраны и на мышцу потенциал действия не передается.

Это заболевание обусловлено образованием антител к холинорецепторам, которые их разрушают или значительно сокращают время их жизни.

ЛЕКЦИЯ 4

ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ

План:

1. Виды мышечной ткани
2. Функциональная классификация мышечных волокон
3. Строение мышечных волокон скелетных мышц
4. Механизм мышечного сокращения
5. Расслабление мышцы
6. Энергетика мышечного сокращения
7. Двигательная единица
8. Типы и режимы мышечных сокращений
9. Свойства и функциональные характеристики скелетных мышц
10. Физиологическая характеристика гладких мышц

4.1. Виды мышечной ткани

Гладкая мышечная ткань состоит из мелких веретеновидных клеток длиной 20-500 мкм и шириной 5-8 мкм, имеющих одно палочковидное ядро в центральной части и тонкие миофибриллы, тянущиеся от одного конца клетки к другому. Клетки объединяются в пучки из 10-12 клеток.

У низших многоклеточных животных гладкая мышечная ткань образует все мышцы, у позвоночных животных входит в состав внутренних органов (кроме сердца), сосудов и кожи.

Гладкая мышечная ткань поддерживает стабильное давление в полых органах и участвует в регуляции уровня давления крови в сосудах, обеспечивает перистальтику пищеварительного тракта и перемещение по нему содержимого, наполнение и опорожнение мочевого пузыря, реализует пиломоторный рефлекс.

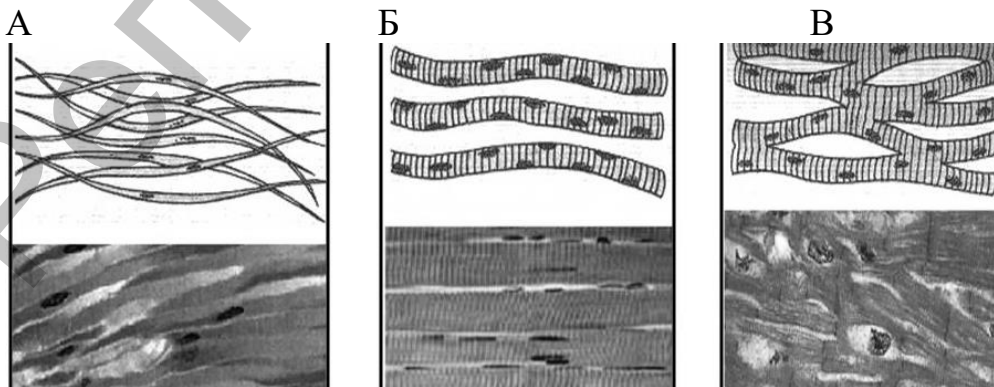


Рис. 4.1. Виды мышечной ткани:

А) Гладкая, Б) Поперечнополосатая скелетная, В) Поперечнополосатая сердечная

Поперечнополосатая скелетная мышечная ткань образована длинными многоядерными цилиндрическими клетками длиной 10-12 см и диаметром 50-100 мкм.

Функции скелетной мышечной ткани: динамическая (перемещение в пространстве), статическая (поддержание позы и определенной позиции частей тела), рецепторная (содержит проприорецепторы), депонирующая (накапливает минералы, кислород, питательные вещества), терморегуляторная (расслабление мышц при повышении температуры для расширения сосудов, сократительный термогенез), передача эмоций (мимика, жесты).

Поперечнополосатая сердечная мышечная ткань (миокард) состоит из двух типов волокон – сократительных и проводящих кардиомиоцитов, связанных между собой и формирующих сеть. **Сократительные кардиомиоциты** – клетки длиной 50-120 мкм, шириной – до 20 мкм, содержат 1-2 ядра, располагаются в виде цепочки и обеспечивают непрерывный кровоток при сокращении сердца. **Проводящие кардиомиоциты** формируют проводящую систему сердца, генерируют электрический потенциал и передают его к сократительным клеткам, задают частоту сокращения сердца.

4.2. Функциональная классификация мышечных волокон

Интрафузальные мышечные волокна – вместе с чувствительными нервными окончаниями формируют **мышечные веретёна**. **Мышечные веретёна** – это рецепторный аппарат формирующий и передающий в ЦНС информацию о состоянии скелетной мышцы.

Экстрафузальные мышечные волокна – образуют основную массу мышцы и обеспечивают различные движения организма и поддержания позы тела. Экстрафузальные мышечные волокна подразделяют на **фазные**, осуществляющие энергичные и быстрые сокращения, и **тонические**, обеспечивающие поддержание статического напряжения (тонуса).

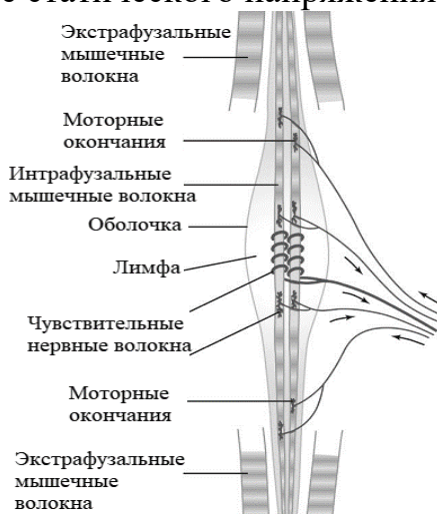


Рис. 4.2 – Экстрафузальные и интрафузальные мышечные волокна

Из фазных мышечных волокон, генерирующих потенциалы действия, практически полностью состоит скелетная мускулатура. Тонические мышечные волокна встречаются только в наружных ушных и наружных глазных мышцах. Тонические мышечные волокна имеют более низкий потенциал покоя (от -50 до -70 мВ) и имеют полинейронную иннервацию.

В зависимости от скорости сокращения мышечного волокна, определяемой типом миозина, **мышечные волокна делят на быстрые и медленные**. *Быстрые волокна* содержат миозин с высокой АТФазной активностью, а *медленные волокна* – с низкой.

По пути образования АТФ, являющейся единственным непосредственным источником энергии для мышечного сокращения, мышечные волокна делят на оксидативные и гликолитические.

Оксидативные мышечные волокна имеют высокий уровень активности окислительных ферментов (например, сукцинатдегидрогеназы) и относительно низкий уровень активности гликолитических ферментов. Они имеют небольшой диаметр, окружены большим количеством капилляров и содержат много митохондрий. В них много миоглобина и мало гликогена, поэтому имеют красный цвет и имеют второе название – **красные**.

Гликолитические мышечные волокна имеют высокий уровень активности гликолитических ферментов (например, фосфофруктокиназы) и относительно низкий уровень активности окислительных ферментов. Диаметр этих волокон больше, они окружены небольшим количеством капилляров и в них мало митохондрий. Эти волокна содержат много гликогена и мало миоглобина, поэтому они светлее и их второе название – **белые**.

4.3. Строение мышечных волокон скелетных мышц

Мышца состоит из мышечных клеток или волокон, мышечное волокно – из миофибрилл, миофибрилла состоит из миофиламентов – актина и миозина.

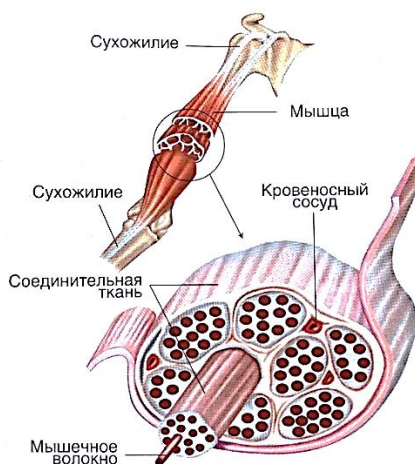


Рис. 4.3 – Схема строения скелетной мышцы

При рассмотрении мышечного волокна под световым микроскопом видно чередование темных и светлых полос (поперечная исчерченость). Темные полосы обладают двойным лучепреломлением (*анизотропные диски — А*), светлые участки (*изотропные диски — I*) не обладают этим свойством. В центре анизотропного диска имеется участок с пониженной анизотропностью (*Н зона*). В центре изотропного диска располагается *Z-мембрана*. Часть мышечного волокна от середины одного I-диска до середины другого I-диска (между двумя Z-мембранами) называется *саркомером* (рис. 2). Длина саркомера в покое мышце около 2 мкм, а в сократившейся с максимальной силой — чуть более 1 мкм.

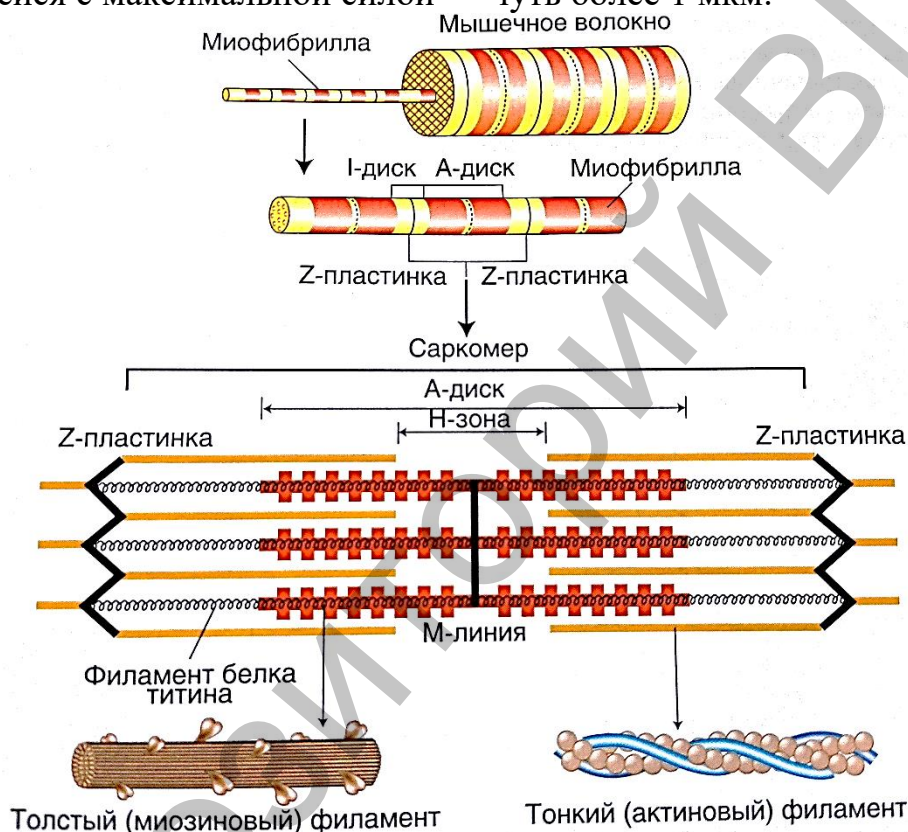


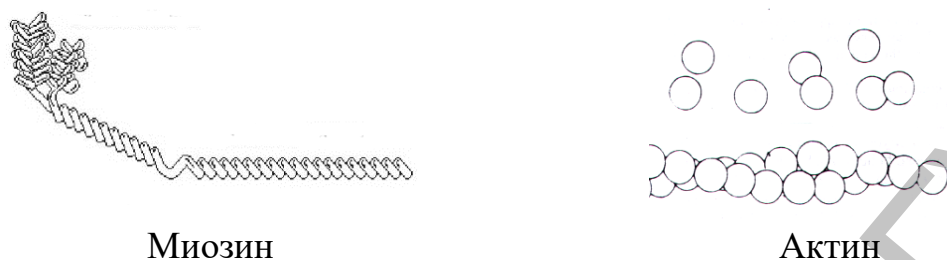
Рис. 4.4. Схема строения саркомера

В I-дисках расположены белковые актиновые филаменты толщиной около 6 нм, в A-дисках — миозиновые филаменты, толщина которых равна 15-17 нм.

Миозиновые филаменты состоят из молекул миозина, каждая из которых скручена попарно и имеет выступающий отросток — головку, в основании которой имеется фермент АТФ-аза, а на самой головке располагаются легкие цепи и молекула АТФ. Головки направлены под углом от центра в сторону тонких нитей.

Актиновые филаменты состоят из двух переплетённых нитей, образованных глобулярными молекулами актина. По ходу нитей, на расстоянии 38,5 нм друг от друга, располагаются *активные центры*, к которым

могут крепиться головки миозина. Над активными центрами, прикрывая их и препятствуя соединению актина с миозином, располагаются белки тропомиозин и тропонины (I, T, C) – **тропомиозинный комплекс**.



Миозин

Актин

Рис. 4.5 – Сократительные протофибриллы

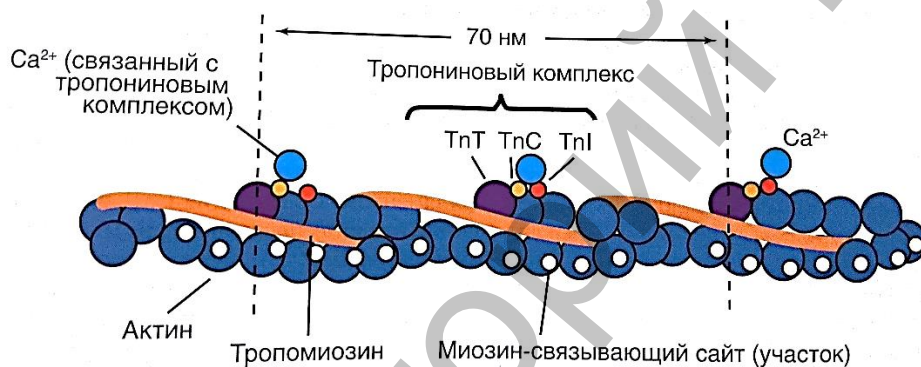


Рис. 4.6 – Тропониновый комплекс

В поперечном сечении миозиновые и актиновые нити расположены правильными шестиугольниками так, что каждая толстая нить окружена шестью тонкими, а каждая тонкая может вступать в контакт с тремя толстыми (рис. 2).

Мембрана мышечного волокна – **сарколемма**, является типичной плазматической мембраной, укрепленной соединительнотканными волокнами, которые объединяясь у концов мышечных волокон, образуют сухожилия, с помощью которых мышца крепится к костям.

Саркоплазма мышечного волокна включает типичный для животной клетки набор органоидов.

Саркоплазматический ретикулум – сеть, состоящая из цистерн и трубочек, является депо ионов кальция (Ca^{2+}), участвует в инициации сокращения мышцы, в синтезе ряда белков и в обмене веществ между мышечными волокнами и окружающей средой. Трубочки диаметром 50 нм окружают каждую миофибриллу на уровне изотропного диска, цистерны близко прилежат к сократимым фибриллам. Непосредственным продолжением сарколеммы являются радиальные образования (Т-системы) СР.

4.4. Механизм мышечного сокращения

Мембранный потенциал поперечнополосатых мышечных волокон составляет $-80 - -90$ мВ, пороговый уровень деполяризации около -50 мВ. После возникновения потенциала действия на мембране мышечного волокна он распространяется по сарколемме в обе стороны от места возникновения (от синапса) электрогенным путем (аналогичным передаче потенциала действия по безмякотному нервному волокну).

Длительность потенциала действия у большинства скелетных мышц 2-3 мс (у глазных – 1 мс), скорость распространения потенциала действия по сарколемме – около 3-5 м/с. Распространяющийся по сарколемме потенциал действия по каналам Т-системы заходит внутрь мышечного волокна и передается на мембрану цистерн. Деполяризация мембраны цистерн открывает электровозбудимые кальциевые каналы. В связи с тем, что в саркоплазме концентрация кальция менее 10^{-7} М/л, а в саркоплазматическом ретикулуме – более 10^{-4} М/л, начинается интенсивный выход ионов кальция (Ca^{2+}) в саркоплазму, и через 12-15 мс после прихода нервного импульса происходит мышечное сокращение. Это *скрытое, латентное время* мышечного сокращения. Все фибриллы участка мышцы, иннервируемого одним нервом, сокращаются одновременно.

В инициации мышечного сокращения кроме ионов кальция, поступивших в саркоплазму, важную роль играет *кальмодулин* (он идентичен тропонину С, имеющемуся в тонких актиновых нитях). Присоединяя ионы кальция, кальмодулин способствует активации АТФ-азы и использованию энергии АТФ для связи освобождающегося активного центра актина и головки миозина и укорочению мышцы. Эти процессы происходят при возрастании концентрации свободного кальция в саркоплазме в 100 и более раз: с 10^{-7} до 10^{-5} М. Для активации актомиозиновой АТФ-азы кроме ионов кальция необходимы ионы магния (Mg^{2+}).

В результате сопряжения указанных процессов происходит подтягивание нитей миозина к актиновым и зарядка миозина энергией, используемой для выполнения поворота миозиновой головки. После этого образующиеся фосфат и аденозиндифосфорная кислота (АДФ) отходят, а на их место присоединяется новая молекула АТФ, что приводит к разрыву связи миозина с активным центром актина.

В настоящее время тонкий механизм, обеспечивающий вхождение актомиозиновых нитей друг в друга, точно еще неизвестен. Наиболее общепринятой является *гипотеза «шарнирного механизма»*. Согласно ей, после соединения головки миозина с активным центром актина происходит поворот головки на 45° . В результате разрыва мостика шейка головки миозина выпрямляется, занимая исходное положение. За эти движения данная система и получила название шарнирного механизма. При повороте миозин продвигается по актину на один «шаг» или «гребок». Поступление

новой порции ионов кальция приводит к повторению «шага». Так как миозиновые нити имеют биполярную организацию головок, то параллельные «гребки» их обеспечивают скольжение актиновых нитей с обеих сторон саркомера (от Z-мембраны) к его середине. Указанные процессы («шаги») способны повторяться до тех пор, пока в саркоплазме есть свободные ионы кальция в концентрации более 10^{-5} и АТФ.

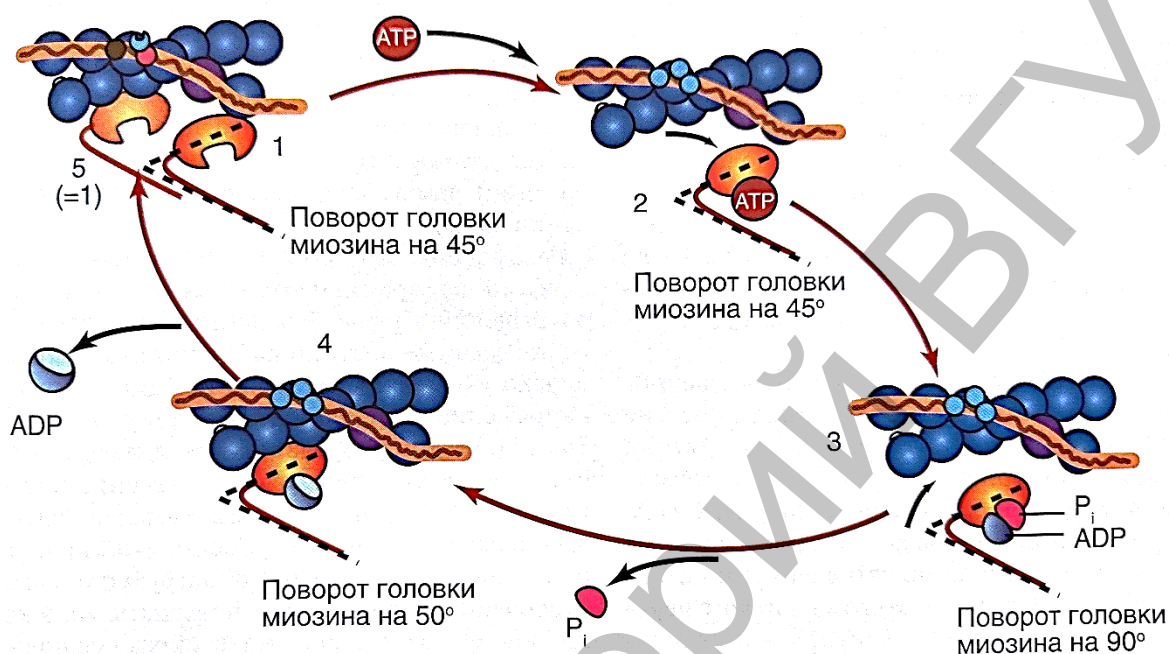


Рис. 4.7 – Механизм мышечного сокращения

При сокращении мышцы, согласно гипотезе «шарнирного механизма», актиновые и миозиновые нити практически не укорачиваются, взаимодействие актина с миозином приводит к взаимному вхождению нитей в промежутки между ними и в результате две соседние Z-мембраны сближаются друг с другом, и при максимально сильном сокращении длина саркомера уменьшается почти в 2 раза, а так как заключенная внутри саркомера саркоплазма несжимаема, то при уменьшении длины саркомер расширяется.

Подобные процессы одновременно протекают во всех саркомерах мышечного волокна, поэтому оба конца мышцы подтягиваются к центру.

4.5. Расслабление мышцы

Если нет новой волны деполяризации, то ионы кальция из саркоплазмы откачиваются обратно в цистерны саркоплазматического ретикулума против градиента концентрации с помощью кальциевого насоса, расположенного на мембране саркоплазматического ретикулума. Работа кальциевого насоса активируется возрастанием концентрации ионов кальция в саркоплазме и требует затраты большого количества АТФ: для удаления каждого иона кальция используется 2 молекулы АТФ. Результатом отка-

чивания кальция из саркоплазмы является *расслабление мышцы* в результате разрыва всех связей актина и миозина.

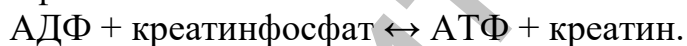
Исчезновение АТФ выключает работу кальциевого насоса и является основой механизма *спастического сокращения мышц* (трупного окоченения), которое проходит после нарушения целостности лизосом и поступления в саркоплазму их ферментов, которые разрушают актомиозиновые комплексы.

4.6. Энергетика мышечного сокращения

Аденозинтрифосфорная кислота в мышце необходима для сокращения (образования связей между миозином и актином) и расслабления мышц (разрыва акто-миозиновых связей), работы кальциевого и натрий-калиевого насосов (для ликвидации нарушенных ионных градиентов в результате поступления возбуждения).

В саркоплазме мышечных волокон содержание АТФ незначительно и её достаточно лишь для 8 одиночных мышечных сокращений. В естественных условиях мышцы могут сокращаться длительное время благодаря активации трёх механизмов ресинтеза АТФ: креатинфосфокиназному (КФ), гликолитическому и аэробному окислению.

Ресинтез АТФ осуществляется в следующей последовательности. **Креатинфосфокиназный путь** запускается сразу же за гидролизом АТФ самим образующимся АДФ и начинается её восстановление за счёт креатинфосфата:



Креатинфосфокиназный путь обеспечивает сокращение мышц в течение нескольких секунд. Одновременно с ним активизируется **гликолитический путь**. Образование АТФ при гликолизе углеводов происходит при участии ферментов, активность которых возрастает постепенно после начала мышечных сокращений. Через 15-20 с от начала сокращения ферменты становятся достаточно активными и ресинтезируют АТФ при истощении креатинфосфатов.

Недостатком гликолитического пути является меньший выход АТФ в единицу времени и образование при гликолизе недоокисленных продуктов (молочная, пировиноградная кислоты), которые в случае интенсивного образования не успевают выйти из мышцы, что приводит к нарушению в ней гомеостаза (сдвигу рН в кислую сторону).

Через 2-3 мин после начала мышечной работы на максимальный уровень активности выходит ферментная система **пути аэробного окисления**. Для обеспечения данного пути ресинтеза АТФ кроме митохондриальных ферментов самого мышечного волокна необходимо адекватное снабжение мышц кислородом и окисляемыми соединениями. От последних зависит производительность (количество синтезируемого АТФ в единицу

времени) пути аэробного окисления: при окислении углеводов энергии образуется больше, чем при окислении жиров.

Максимальная мощность путей ресинтеза АТФ составляет для креатинфосфокиназного пути – 3,6 моль АТФ/мин, для гликолитического пути – 1,2 моль АТФ/мин, для пути аэробного окисления от 0,4 моль/мин (при окислении жиров) до 0,8 моль/мин (при окислении глюкозы).

Возможности путей ресинтеза АТФ определяют работоспособность мышц.

КПД и теплообразование при мышечной работе.

В соответствии с первым законом термодинамики (закон сохранения энергии) химическая энергия, преобразующаяся в мышце, равна сумме механической энергии (работы) и теплообразования. Гидролиз 1 моля АТФ обеспечивает получение 48 кДж энергии. В *механическую энергию* преобразуется 40-45 % выделившейся энергии, остальные 55-60 % превращаются в *начальное тепло*. Однако в естественных условиях механическая эффективность мышечной деятельности (коэффициент полезного действия) не превышает 20-30 %. Это обусловлено тем, что не вся энергия АТФ в мышце идёт на само мышечное сокращение, часть ее расходуется на процессы восстановления. Чем выше интенсивность мышечной работы, тем активнее процессы теплообразования.

4.7. Двигательная единица

Двигательная единица – это комплекс единичного нервного волокна (аксона) мотонейрона и иннервируемых им мышечных волокон.

В большинстве скелетных мышц в двигательные единицы входит несколько сотен или тысяч мышечных волокон. В мелких мышцах, обеспечивающих высокую точность движений (глаза, кисти), двигательные единицы включают 10-20 мышечных волокон.

По типу выполняемых функций двигательные единицы подразделяют на две основные группы – быстрые и медленные. Их функциональные отличия обусловлены соответствующими структурными отличиями. Быстрые и медленные отличаются по возбудимости, скорости проведения импульсов по аксону, оптимальной частоте импульсации и устойчивости к утомлению при выполнении работы.

Мотонейроны двигательных единиц. Возбудимость (чувствительность к силе действующего раздражителя) мотонейронов одной и той же мышцы находится в обратной зависимости от размеров их тела: чем меньше мотонейрон, тем выше его возбудимость. Малые мотонейроны иннервируют сравнительно небольшое количество медленных мышечных волокон. Большие мотонейроны иннервируют быстрые мышечные волокна, которых в одной двигательной единице много.

От величины нейрона напрямую зависят диаметр аксона и скорость проведения возбуждения по ним: они выше у больших мотонейронов. В больших мотонейронах нервные импульсы возникают с большой частотой, и мышечные волокна, иннервируемые ими, развивают большую силу сокращения.

Мышечные волокна двигательных единиц. Каждому мотонейрону соответствует и структура мышечных волокон двигательной единицы.

Скорость сокращения мышечного волокна находится в прямой зависимости от активности актомиозиновой АТФ-азы и количества актиновых и миозиновых филаментов: чем выше её активность, тем быстрее образуются актомиозиновые мостики, и значит, тем выше скорость сокращения. Плотность «упаковки» актомиозиновых филаментов в быстрых мышечных волокнах выше, чем в медленных.

В быстром волокне более выражен саркоплазматический ретикулум (депо кальция), поэтому при поступлении потенциала действия меньше скрытое время (латентный период) до начала сокращения и выше плотность кальциевых насосов. Следовательно, мышца быстрее сокращается и расслабляется.

В быстром мышечном волокне повышена активность ферментов гликолиза, обеспечивающих более быстрое восстановление АТФ, расходуемой при выполнении интенсивных мышечных сокращений.

В медленном мышечном волокне выше активность ферментов окисления, благодаря которым восстановление АТФ идёт медленнее, но экономически более выгодным путём аэробного окисления.

Вокруг медленных мышечных волокон большая плотность кровеносных капилляров, и поэтому они лучше, чем быстрые, снабжаются кислородом.

Внутри медленных мышечных волокон содержится большое количество миоглобина, придающего им красный цвет и являющегося депо кислорода, который может быть использован для окисления в момент самого сокращения мышцы, когда поступление кислорода с кровью затруднено из-за сдавливания кровеносных сосудов сокращающейся мышцей.

Таким образом, медленные двигательные единицы отличаются более легкой возбудимостью, меньшей силой и скоростью сокращения при малой утомляемости и высокой выносливости. Быстрые двигательные единицы обладают противоположными свойствами.

У различных людей имеются врождённые отличия процентного соотношения быстрых и медленных волокон в скелетных мышцах. Например, в наружной мышце бедра диапазон колебания медленных волокон от 13 до 96%. Преобладание медленных волокон обеспечивает «стайерские», а малый их процент — «спринтерские» возможности спортсмена. Причем компоновка различных мышц одного человека также отличается.

Так, в среднем содержание медленных волокон в трехглавой мышце плеча – 33 %, двуглавой – 49, передней большеберцовой – 46, камбаловидной – 84 %.

Признак	Двигательные единицы	
	Быстрые	Медленные
Цвет	Белые	Красные
Сокращения	Быстрые	Медленные
Метаболизм	Анаэробные	Аэробные
Кровоснабжение	Низкое	Высокое
Диаметр волокна	Большой	Маленький
Миозиновая АТФ-аза	Высокая	Низкая
Митохондрии	Мало	Много
Миоглобин	Мало	Много
Производительность	Повторные быстрые сокращения (спринтер)	Пролонгированные длительные сокращения (стайер, марафон)

Рис. 4.8 – Сравнительная характеристика двигательных единиц

Лабильность (предельный ритм возбуждения) двигательной единицы, состоящей из трёх структур: нерва, синапса и мышцы, определяется синапсом, так как именно у него частота передачи возбуждения минимальна. Мотонейроны способны проводить более 200 имп/с, мышечные волокна – более 100, а нервно-мышечный синапс – менее 100 имп/с.

4.8. Типы и режимы мышечных сокращений

Электрические явления в мышце, связанные с механизмами возбуждения, можно зарегистрировать, вводя в нее микроэлектрод или поместив оба электрода на мышцу. Методика, с помощью которой можно зарегистрировать эти явления, называется *электромиография*, а получаемая кривая – *электромиограмма* (ЭМГ).

Типы мышечных сокращений:

изотоническое (концентрическое) – сокращение мышц с укорочением при сохранении постоянного напряжения,

изометрическое – длина мышцы не изменяется, но развивается напряжение,

эксцентрическое (плиометрическое) – мышца удлиняется,

анизотоническое (ауксотоническое, смешанное) – мышца укорачивается при повышении напряжения (большинство естественных сокращений мышц).

Режимы сокращения мышц:

одиночное сокращение;

неполный (зубчатый) тетанус;

полный (гладкий) тетанус.

Электромиограмма одиночного сокращения отражает фазы сокращения и расслабления. Время одного сокращения изолированного мышечного волокна значительно больше времени существования потенциала действия, а амплитуда сокращения не зависит от силы раздражения и подчиняется закону «всё или ничего». В отличие от этого, на целой мышце можно получить электромиограмму в виде лестницы – *лестница Бюджича*: чем большей силы раздражение до определённых пределов, тем сильнее сокращение. Дальнейшее увеличение силы раздражения не влияет на амплитуду сокращения мышцы.

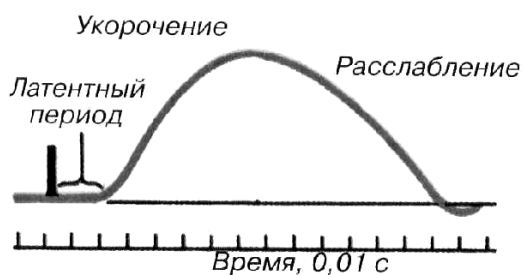


Рис. 4.9. Одиночное мышечное сокращение

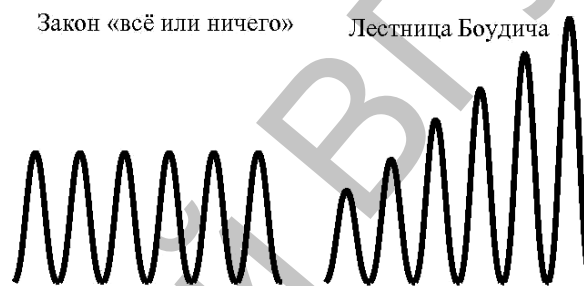


Рис. 4.10. Лестница Бюджича

В естественных условиях одиночные сокращения мышц практически отсутствуют. Так как нервные импульсы по мотонейронам поступают к мышцам группами и с небольшими временными интервалами, формируется не один, а нескольких потенциалов действия в скелетной мышце. При этом сократительные эффекты в мышце суммируются и она сокращается дольше. Причем, если следующие раздражители поступают в момент начавшегося расслабления, то электромиограмма будет зубчатой, а если раньше начала расслабления, то гладкой. Данный тип сокращений называется множественным или **тетанусом**. Различают *зубчатый* и *гладкий* тетанусы:

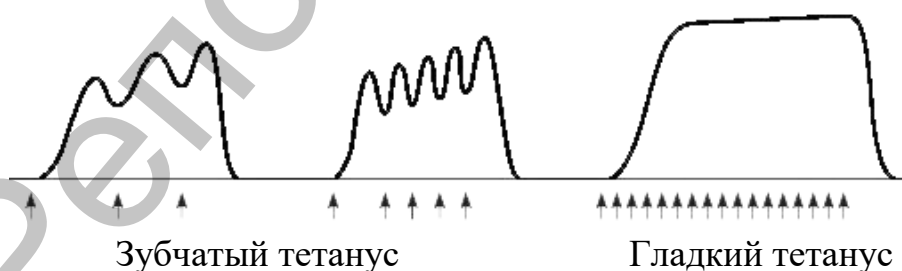


Рис. 4.11 – Множественное мышечное сокращение

При тетанусе увеличиваются время и сила сокращения мышц. Частота действия и сила раздражителя, необходимые для возникновения множественного сокращения мышц, зависят от особенностей их двигательных единиц. На этом основаны механизмы резкого повышения силы сокраще-

ния мышц в экстремальной ситуации и при спортивной тренировке: повышается синхронность поступления нервных импульсов к различным двигательным единицам и возрастает синхронность работы этих двигательных единиц.

Оптимум и пессимум раздражения. Исследуя особенности проведения нервного импульса в нервно-мышечном препарате лягушки Введенский Н.Е. в 1886 году обнаружил, что при постепенном возрастании частоты или силы раздражений происходит множественное сокращения мышцы (*оптимум раздражения*), при дальнейшем повышении частоты и силы раздражений, мышца внезапно расслабляется и возникает полное торможение её активности (*пессимум раздражения*).

Тонус мышц – это остаточное напряжение мышц во время их расслабления, либо – постоянное произвольное напряжение мышц, осуществляемое без участия сознания и воли человека Тонус мышц зависит от эластичности мышечной ткани, состояния нервно-мышечного синапса, периферического нерва, альфа- и гамма-мотонейронов и интернейронов спинного мозга, а также супраспинальных влияний со стороны корковых моторных центров, базальных ганглиев, облегчающих и ингибиторных систем среднего мозга, ретикулярной формации ствола мозга, мозжечка и вестибулярного аппарата.

4.9. Свойства и функциональные характеристики скелетных мышц

Мышцы обладают тремя свойствами – вязкостью, упругостью и пластичностью. **Вязкость мышц** обусловлена наличием в мышце внутреннего трения и проявляется тем, что при равной нагрузке разгружаемая мышца имеет несколько большую длину, чем нагружаемая. При быстром отягощении после фазы быстрого удлинения наблюдается фаза замедленного удлинения (на этом свойстве мышц основана работа автомобильных ремней безопасности, обладающих вязкостью).

Упругость мышцы определяется её способностью растягиваться при отягощении до определенной длины, а при снятии нагрузки восстанавливать исходные размеры. Благодаря этому свойству мышцы выполняют функцию амортизатора, уменьшающего силу внешнего физического воздействия на тело, и обеспечивают контур тела.

Пластичность мышц проявляется тем, что растянутое и затем отпущенное мышечное волокно длительно возвращается к исходной длине, оставаясь какое-то время удлиненным.

Сила мышцы. Для измерения силы мышцы определяют либо максимальный груз, который она в состоянии поднять, либо максимальное напряжение, которое она может развить в условиях изометрического сокращения.

В естественных условиях на проявление силы мышцы оказывает угол, под которым мышца подходит к кости: чем больше угол прикрепления, тем лучше условия для проявления силы. Если мышца подходит под прямым углом к кости, то почти вся сила мышцы затрачивается на обеспечение движения, а при остром угле часть силы идет на обеспечение движения, другая часть – на сдавливание рычага, сжатие его.

Оценку максимальной мышечной силы проводят при помощи динамометров: кистевого – для измерения силы мышц кисти и предплечья, станового – для определения силы мышц-разгибателей туловища.

Одиночное мышечное волокно способно развить напряжение в 100-200 мг.

Сила мышечных волокон зависит от типа двигательных единиц: в быстрых двигательных единицах она больше.

Сила мышцы зависит от её анатомического и физиологического сечения. **Физиологическое сечение** перпендикулярно к ходу мышечных волокон, **анатомическое сечение** – перпендикулярно к длине мышцы. У мышц с продольным ходом волокон оба сечения совпадают, а у перистых – физиологическое больше, чем анатомическое, поэтому при одинаковом анатомическом поперечнике они более сильные.

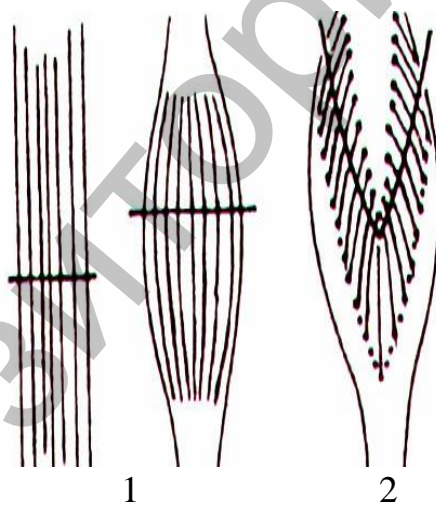


Рис. 4.12 – Анатомическое (1) и физиологическое (2) сечение мышц

Абсолютная сила мышцы – это отношение максимальной силы мышцы к её физиологическому сечению.

Относительная сила мышцы – это отношение максимальной силы мышцы к её анатомическому сечению.

Максимальная статическая сила – проявляется во время изометрического сокращения мышц. Условия проявления максимальной статической силы: активация всех двигательных единиц, сокращение мышц при условии полного тетануса, сокращение мышц в состоянии покоя, активация деятельности симпатической нервной системы.

Максимальная динамическая сила – проявляется во время максимального произвольного сокращения мышц без учёта времени и массы собственного тела.

Скоростная (взрывная) сила – это способность проявлять самую большую силу в самое короткое время. Скоростная сила обеспечивается в основном частотой импульсации в начале сокращения и синхронизацией импульсации различных мотонейронов, сократительными свойствами мышц и степенью гипертрофии (увеличения обхвата) быстросокращающихся мышечных волокон.

Определение скоростной силы проводится с помощью упражнений:

оценка силы мышц ног – выпрыгивание вверх с места, количество приседаний за 20 с, количество подскоков на правой или левой ноге за 10 с;

оценка силы мышц кисти – количество отжиманий от пола за 10 с, количество подтягиваний на перекладине за 10 с;

оценка силы мышц живота и спины – количество прогибаний спины из положения лёжа на животе за 10 с; количество подниманий туловища из положения лёжа на спине до полного седа за 10 с; количество подниманий ног в висе за 10 с.

Силовая выносливость – это способность мышцы или группы мышц противостоять утомлению во время многократных мышечных сокращений.

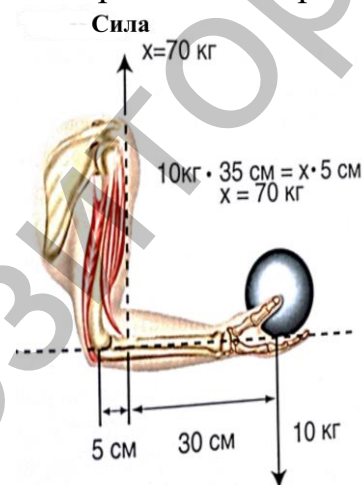


Рисунок .– Определение силы мышц

Работа мышцы. Работа вычисляется по формуле:

$$A = m \cdot H,$$

где m — масса поднятого груза; H — высота (величина укорочения мышцы).

Высота поднятия зависит от груза, силы сокращения и от длины мышцы. При сокращении длина мышцы максимально может уменьшаться примерно в два раза от исходного расслабленного состояния волокна.

Работа мышцы растёт при постепенном повышении массы перемещаемого объекта. Но при достижении определенной величины массы груза работа начинает снижаться, так как мышца уже не в состоянии поднимать

груз на прежнюю высоту. Когда развиваемая мышцей сила тяги не может вызвать перемещения груза, работа равна нулю.

Закон средних нагрузок: наибольшая величина работы наблюдается при поднятии среднего для данной мышцы груза.

Мощность. Мощность мышцы измеряется величиной работы в единицу времени:

$$N = A/T$$

Мощность зависит от времени: у мышц быстрых двигательных единиц в начале выполнения работы выше и мощность. Но такие волокна быстрее утомляются, поэтому их работоспособность, то есть суммарное количество работы, выполняемой до развития утомления, ниже, чем у мышц медленных двигательных единиц.

В зависимости от выраженности свойств вязкости, упругости и пластичности и приспособленности к совершению разного рода физических действий, мышцы делят на три группы: тонические (медленные), фазные (быстрые) и смешанные.

Тонические мышцы обеспечивают выполнение тяжёлой продолжительной нагрузки и статической работы; находятся главным образом в частях тела, ответственных за движение и поддержание определенного положения тела (шея, спина, ноги). Они обладают хорошей пластичностью и вязкостью, способны реагировать на раздражение местным состоянием возбуждения и сокращения без распространения волны возбуждения и сокращения на соседние мышечные волокна. Им свойственно входить в состояние длительного и сильного сокращения, то есть образовывать контрактуры в ответ на физическое или химическое воздействие (например, судороги в шее или ноге).

Фазные мышцы реагируют на раздражение распространяющейся волной возбуждения и сокращения, характеризуются сравнительно небольшой вязкостью и пластичностью. Фазных мышц много на лице, руках, особенно на кистях, они обеспечивают быстрые фазные движения (моргание, постукивание пальцами рук) и не образуют контрактуры.

Переходные мышцы обладают свойствами тонических и фазных мышц приблизительно в равных пропорциях. Находятся в конечностях.

Утомление мышц

При длительной или интенсивной мышечной работе развивается утомление, которое выражается вначале в снижении работоспособности, а затем и в прекращении работы.

Утомление – это целостная реакция всего организма.

Утомление нервного волокна. В естественных условиях нервное волокно практически не утомляется. Проведение нервного импульса требует затраты энергии лишь для работы натрий-калиевого насоса, которую составляют системы ресинтеза АТФ.

Утомление нервно-мышечного синапса. Работоспособность синапса значительно ниже, чем работоспособность нервного волокна. Причины: истощение значительной части медиатора или ослабление его восстановления при слишком высокой частоте потенциалов действия, поступающих по нервному волокну; накопление недоокисленных продуктов, активно образующиеся при гликолизе и снижающих чувствительность постсинаптической мембраны к медиатору ацетилхолину, что приводит сначала к снижению амплитуды потенциала концевой пластинки, а затем к невозможности его возникновения.

Утомление мышечного волокна. Нарушение возбудимости и сократимости мышечного волокна обусловлено нарушением механизмов ресинтеза АТФ. Сверхвысокая активность мышечной работы связана с дефицитом креатинфосфокиназного пути или накоплением недоокисленных продуктов при гликолизе, что является причиной быстро развивающегося утомления. Утомление при длительной относительно малоинтенсивной работе развивается медленно, и связано оно с нарушением механизмов регуляции со стороны центральных отделов нервной системы.

Трофическая функция нейронов

Нервные сигналы, поступающие к органам и тканям для их возбуждения, выполняют еще и трофическую функцию. По нервному волокну с постоянной скоростью (1-2 мм/ч) к мышце продвигаются «трофические агенты». Выделяясь в синапсе, они выполняют свою трофическую функцию. Неспецифическое трофическое влияние на скелетную мышцу оказывают медиаторы: ацетилхолин и медиаторы симпатических нервных волокон.

Денервация мышцы приводит к атрофии её мышечных волокон. Вначале в них уменьшается количество саркоплазмы, активность многих ферментов, затем диаметр волокна, а позднее происходит разрушение миофибрилл.

При перерезке одного из сухожилий, но при сохранении иннервации в мышце развивается несколько иной тип изменений.

4.10. Физиологическая характеристика гладких мышц

Гладкие мышцы находятся в стенке внутренних органов, сосудов, коже. Структурной единицей их является вытянутой формы клетка: длиной 20-400 мкм, толщиной 2-10 мкм. На мембране гладкомышечных клеток имеются не только натриевые и калиевые каналы, но и большое количество кальциевых. С физиологической точки зрения выделяют два типа гладкомышечных клеток: располагающиеся отдельно, образующие функциональный синцитий.

Отдельно лежащие гладкомышечные клетки находятся в структурах глаза, артериол, семенных протоков, вокруг волосяных луковиц. Их мембрана содержит коллагеновые и гликопротеиновые волокна, которые дополнительно отделяют клетки друг от друга.

Эти клетки иннервируются вегетативными нервами подобно скелетным мышечным волокнам. Высвобождающиеся из нервных окончаний медиаторы вызывают препотенциалы, при суммации переходящие в потенциал действия, что приводит к сокращению мышечных клеток.

Функциональный синцитий образуют гладкомышечные клетки, тесно соприкасающиеся друг с другом и образующие общие ионные каналы (нексусы). Они находятся в стенке большинства внутренних органов и сосудов. Некоторые гладкомышечные клетки, образующие функциональный синцитий, обладают *пейсмекерными свойствами* (с англ. *pacemaker* — задающий темп). Их мембрана обладает высокой спонтанной проницаемостью к ионам (главным образом к кальцию), поэтому у них фактически отсутствует мембранный потенциал покоя. После предшествующей реполяризации самопроизвольно, без действия раздражителя, благодаря проникновению внутрь ионов кальция начинается постепенная деполяризация мембраны. При достижении критического уровня этот препотенциал переходит в потенциал действия, который с помощью нексусов передается соседним клеткам.

Частота пейсмекерной активности определяется свойствами мембраны клеток, но она существенно меняется под влиянием приходящих нервных импульсов. Причем, если медиатор, выделяющийся из нерва, достигает пейсмекерной клетки, находящейся уже в стадии деполяризации, то возникновение потенциала действия значительно облегчается (суммация) и ускоряется.

Иннервация гладких мышц. Гладкие мышцы иннервируются вегетативными нервами, которые не образуют типичных синапсов. Имеющиеся между ними *нексусы* обеспечивают межклеточную передачу потенциала действия. Плотность иннервации гладких мышц относительно невелика. Медиатор выделяется достаточно далеко от клеток (более 50 нм), а рецепторы к медиаторам располагаются по всей мембране.

На мембране имеются рецепторы к широкому кругу биологически активных соединений. Взаимодействие рецепторов с медиаторами или другими соединениями приводит как к сокращению, так и к расслаблению мышцы.

Особенности мембранных потенциалов гладкомышечных клеток.

В большинстве гладкомышечных клеток мембранный потенциал варьирует от -50 до -60 мВ, а в клетках, не обладающих спонтанной активностью, равен примерно -70 мВ. Критический уровень деполяризации колеблется от -35 до -40 мВ.

Выделяют *три типа потенциала действия, характерных для гладкомышечных клеток различных органов:*

1) Напоминает потенциал действия скелетной мышцы, отличаясь от него большей продолжительностью (10-50 мс). Возникает при воздействии на клетку нервного импульса, гормонов, электрического тока. После него, как правило, развивается следовая гиперполяризация.

2) В мышцах стенки желудочно-кишечного тракта развивается спонтанная (без действия каких-либо посторонних факторов) медленная деполяризация. В ряде случаев на пике этой деполяризации возникает один или несколько спайков потенциала действия.

3) В стенке органов, которые должны сокращаться длительное время (мочевой пузырь, некоторые сосуды), возбуждающая деполяризация развивается по типу плато. Начальная быстрая деполяризация обусловлена открытием натриевых и кальциевых каналов, через которые внутрь клетки проникают ионы кальция и натрия. Период длительного поддержания деполяризации (продолжительностью от 30 до 500 мс) определяется длительным нахождением указанных ионов внутри клетки при одновременном снижении выхода калия. Подобный тип ПД характерен и для кардиомиоцитов.

Механизм возбуждения отдельно лежащих гладкомышечных клеток. Их физиологические особенности во многом определяются малыми размерами клеток и у части из них могут возникать типичные потенциалы действия. В некоторых из них для инициации сокращения появления спайка не является обязательным. Деполяризация остается местной, но в связи с тем, что при этом внутрь клетки поступают ионы кальция, концентрация здесь становится вполне достаточной для инициации сокращения мышечной клетки.

Механизм сокращения гладких мышечных клеток. Актиновые и миозиновые филаменты структурно и функционально мало отличающиеся от соответствующих образований скелетной мышцы, но расположены они не так упорядоченно и нет типичных Z-мембран. Слабо выражен саркоплазматический ретикулум и меньше миозиновых волокон.

Механизм сокращения у гладких мышц примерно такой же, как у скелетных. Инициатором взаимодействия актина и миозина является кальций. Повышение концентрации кальция внутри саркоплазмы вместе с кальмодулином активирует особый фермент — *киназу* легких цепей миозина, который переносит фосфатную группу АТФ на миозин, что и обеспечивает взаимодействие миозина с актином. Определенную роль при этом играет цАМФ.

Расслабление в гладкомышечной клетке происходит более медленно, чем в скелетной.

Сокращение гладких мышц отличается высокой экономичностью: АТФ расходуется в 10-100 раз меньше, чем при сокращении скелетных мышц. Это обусловлено несколькими механизмами: медленное развитие волны сокращения, распространяющейся от клетки к клетке со скоростью около 2-10 см/с, создаёт возможность длительного одиночного сокращения органа при сохранении высокой его интенсивности; совмещение ионного механизма (ионы кальция), обеспечивающего распространение возбуждения и инициирующего сокращение; слабое развитие саркоплазматического ретикулума, на мембране которого располагается кальциевый насос; откачивание кальция наружу происходит как с помощью кальциевого насоса, так и без затраты энергии, путем натрий-кальциевого сопряжения.

Экономичность сокращений обеспечивает возможность длительных сокращений без развития утомления.

Реакция гладких мышц на растяжение.

Большинство гладких мышц, в отличие от скелетных, ведёт себя как пластические или вязкоэластичные образования. При медленном их растяжении после начального подъема напряжения, обусловленного эластическими свойствами, гладкие мышцы развивают пластическую податливость, и напряжение в них падает.

Благодаря пластичности гладкая мышца может быть полностью расслабленной, как в удлинённом, так и укороченном состоянии. Благодаря этому, например, в мочевом пузыре при постепенном наполнении до определённого объема предотвращается повышение давления и ранний позыв на мочеиспускание.

Однако чересчур сильное или резкое растяжение гладкомышечных органов приводит к противоположному эффекту и происходит их сокращение. Причиной последнего является деполяризация пейсмекерных клеток, нарастающая при растяжении. Это является одним из механизмов миогенной ауторегуляции тонуса органов, стенка которых состоит из гладкомышечных клеток.

Влияние трофики на состояние гладких мышц.

Гладкомышечные клетки реагируют не только на внешние механические или химические стимулы, но и на образующиеся в них соединения: содержание кислорода и углекислого газа, концентрация водородных ионов и других продуктов метаболизма, внутриклеточные посредники, другие биологически активные соединения, которые образуются в клетке.

ЛЕКЦИЯ 5

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

План:

1. Объединения нейронов.
2. Рефлекторный принцип регуляции функции.
3. Торможение в центральной нервной системе.
4. Свойства нервных центров.
5. Принципы координационной деятельности центральной нервной системы.

5.1. Объединения нейронов

Нервный центр – комплекс нейронов, сосредоточенных в одном месте центральной нервной системы и регулирующий определённую функцию.

Нейронные цепи – последовательно соединённые нейроны, которые выполняют определённую задачу (пример – рефлекторная дуга, представляющая собой последовательно соединённые между собой афферентные, вставочные и эфферентные нейроны).

Нейронные сети – последовательные и параллельные цепи нейронов, объединённые связями, и выполняющие задачу по обработке информации (например, сенсорные сети).

5.2. Рефлекторный принцип регуляции функции

Термин «рефлекс» введён Иржи Прохазкой в конце XVIII в.

Рефлекс (от лат. reflexus – повернутый назад, отражённый) – закономерная реакция организма на действие раздражителя при обязательном участии центральной нервной системы или клетки нервных ганглиев. Морфологической основой рефлекса является *рефлекторная дуга* – совокупность нервных образований, участвующих в осуществлении рефлекса. В состав рефлекторной дуги входят:

- *рецепторы* – нервные окончания, воспринимающие раздражения;
- *афферентные (чувствительные)* нервные волокна, передающие импульсы от рецепторов в центральную нервную систему;
- *нервный центр*, состоящий из *вставочных (ассоциативных)* нейронов;
- *эфферентные (двигательные)* нервные волокна, проводящие возбуждение от нервного центра к исполнительным органам;
- *эффекторы* – исполнительные органы, меняющие свою деятельность в результате рефлекса.

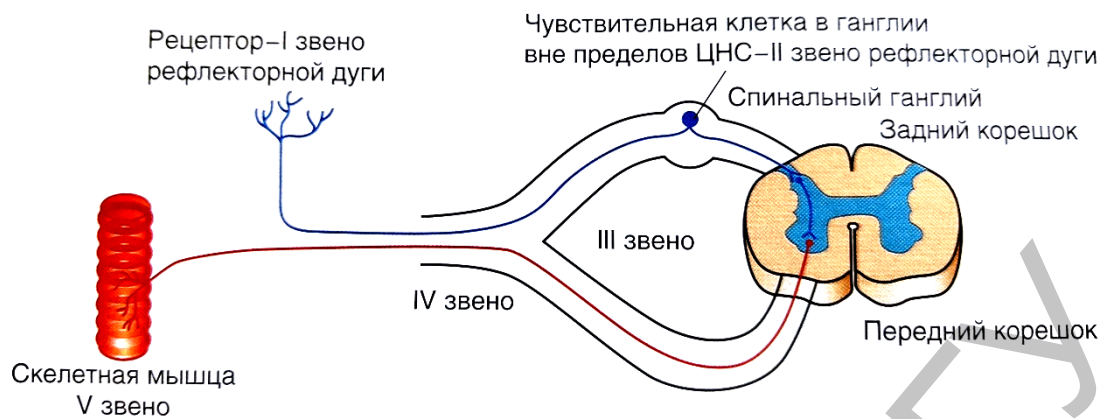


Рис. 5.1 – Рефлекторная дуга соматического рефлекса

Классификация рефлексов:

1. В зависимости от рецептора (от лат. *receptor* – принимающий) с которого начинается рефлекс:
 - экстероцептивные* (кожные – с рецепторов кожи, зрительные – с сетчатки глаз, слуховые – с рецепторных клеток улитки, обонятельные – с обонятельного эпителия в полости носа),
 - интероцептивные* (с рецепторов внутренних органов),
 - проприоцептивные* (с рецепторов мышц, сухожилий и суставов).
2. По эффекторам:
 - *двигательные* (реализуются скелетными мышцами),
 - *сердечные* (проявляются в изменениях работы миокарда),
 - *секреторные* (реализуются в изменении секреции желез) и т.п.
3. По характеру центрального звена рефлекторной дуги выделяют:
 - *моносинаптические* (в состав рефлекторной дуги входят два нейрона – афферентный и эфферентный),
 - *полисинаптические* рефлексы (в состав рефлекторной дуги входят три и более нейрона).
4. По возникновению в процессе онтогенеза:
 - *врождённые* (безусловные),
 - *приобретённые* (условные).

Время рефлекса – время от момента нанесения раздражителя до конечного эффекта (50—100 мс). Промежуток времени, в течение которого импульс проходит по структурам центральной нервной системы – *центральное время* рефлекса (косвенно указывает на число синапсов в рефлекторной дуге).

Среднее время прохождения 1-го синапса (синаптической задержки) составляет 0,2-0,5 мс.

Виды рефлекторных дуг:

1. *Моносинаптическая рефлекторная дуга* состоит из афферентного и эфферентного нейронов.

2. *Дуга полисинаптического рефлекса* представлена тремя и более последовательно соединенными нейронами — афферентным, вставочными и эфферентным.
3. *Дуга безусловных рефлексов* (генетически запрограммирована и формируется независимо от жизненного опыта индивидуума).
4. *Дуга условного рефлекса* (требует создания новых рефлекторных дуг на основе сочетания работы безусловных рефлекторных дуг и индифферентного раздражителя).

5.3. Торможение в центральной нервной системе

Впервые идею о том, что в центральной нервной системе, помимо процессов возбуждения существует процесс торможения, высказал И.М. Сеченов. Он наблюдал в опытах на лягушке, что рефлекс спинного мозга (сгибание лапки при погружении её в слабый раствор кислоты) угнетается при химическом (наложение кристаллика соли) или электрическом раздражении области зрительных бугров.

Сеченовское торможение – один из видов тормозного влияния ретикулярной формации на рефлекторную деятельность спинного мозга, заключающийся в угнетении спинальных рефлексов при химическом или электрическом раздражении таламической ретикулярной формации. Осуществляется специальными тормозными нейронами и синапсами, имеющимися в спинном и в головном мозге.

Торможение – удлинение времени рефлекса. Различают: *центральное торможение*, при котором «тормозящий раздражитель» действует на нейроны ЦНС, и *периферическое торможение*, при котором «тормозящий раздражитель» действует на другие рецепторы.

Тормозные нейроны центральной нервной системы: клетки Реншоу, клетки Уилкинсона и т. д. Каждый тормозной нейрон вырабатывает 1 тип медиатора и осуществляет в соответствии с этим *торможение*:

- *пресинаптическое* – осуществляется путём стойкой деполяризации определенного нейрона, что нарушает проведение волны возбуждения через него от других нейронов;
- *постсинаптическое* – происходит в результате гиперполяризации всего нейрона одновременно.

По расположению тормозных нейронов при организации нейронных сетей, цепей и рефлекторных дуг, различают торможение:

- *реципрокное торможение* (сигнал от мышечного веретена поступает с афферентного нейрона в спинной мозг, где переключается на альфа-мотонейрон сгибателя и одновременно на тормозной нейрон, который тормозит активность альфа-мотонейрона разгибателя), открыто Ч. Шеррингтоном;
- *возвратное торможение* (альфа-мотонейрон посылает аксон к соответствующим мышечным волокнам, а по пути от аксона отходит коллатер-

раль, которая возвращается в центральную нервную систему и, заканчиваясь на тормозном нейроне, активирует его и тормозной нейрон вызывает торможение альфа-мотонейрона; то есть альфа-мотонейрон, активируясь, через систему тормозного нейрона сам себя тормозит);

– **латеральное торможение** – вариант возвратного торможения (фоторецептор сетчатки глаза, активизируя биполярную клетку, одновременно активирует рядом расположенный тормозной нейрон, который блокирует проведение возбуждения от соседнего фоторецептора к ганглиозной клетке; таким способом создаются условия для четкого видения предмета: две точки на сетчатке рассматриваются как две отдельные точки в том случае, если между ними есть невозбужденные участки).

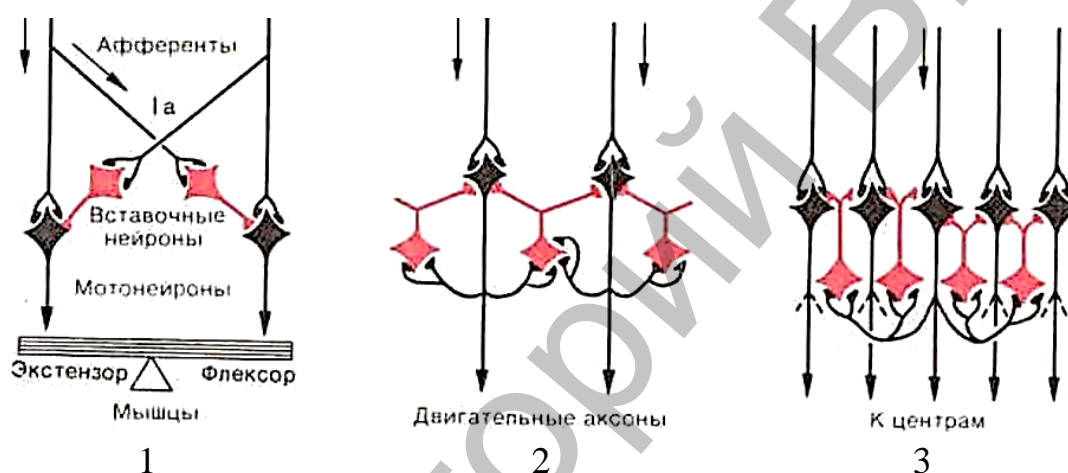


Рис. 5.2 – Торможение в центральной нервной системе:

1 – реципрокное, 2 – возвратное, 3 – латеральное (пре- и постсинаптическое).

5.4. Свойства нервных центров

Особенности распространения возбуждения в центральной нервной системе определяются свойствами нервных центров:

1. Одностороннее проведение возбуждения от афферентного нейрона к эфферентному, обусловленное особенностями расположения и характером функционирования химического синапса.

2. Суммация возбуждений – сложение возбуждающих постсинаптических потенциалов не достигших критического уровня деполяризации, но следующих с высокой частотой – *временная суммация*, или возникающих в разных точках мембраны нейрона одновременно – *пространственная суммация*. При достижении ВПСП критического уровня деполяризации возникает потенциал действия и нейрон возбуждается.

3. Суммация торможения – проявляется наиболее наглядно при взаимодействии различных видов внутреннего торможения.

4. Явление окклюзии (закупорки) и облегчения. За счёт явления дивергенции один и тот же нейрон может передавать сигналы на ряд других нейронов, в результате чего возникает определенный эффект. Например, один нейрон активирует 10 мышечных волокон в мышце, вследствие чего мышца развивает напряжение, равное 100 мгс; второй нейрон возбуждает 10 других волокон (100 мгс). Но если оба нейрона возбуждать одновременно, то суммарная активность мышцы будет 180 мгс потому, что часть волокон у них были общими (то есть оба нейрона передавали информацию на одни и те же волокна).

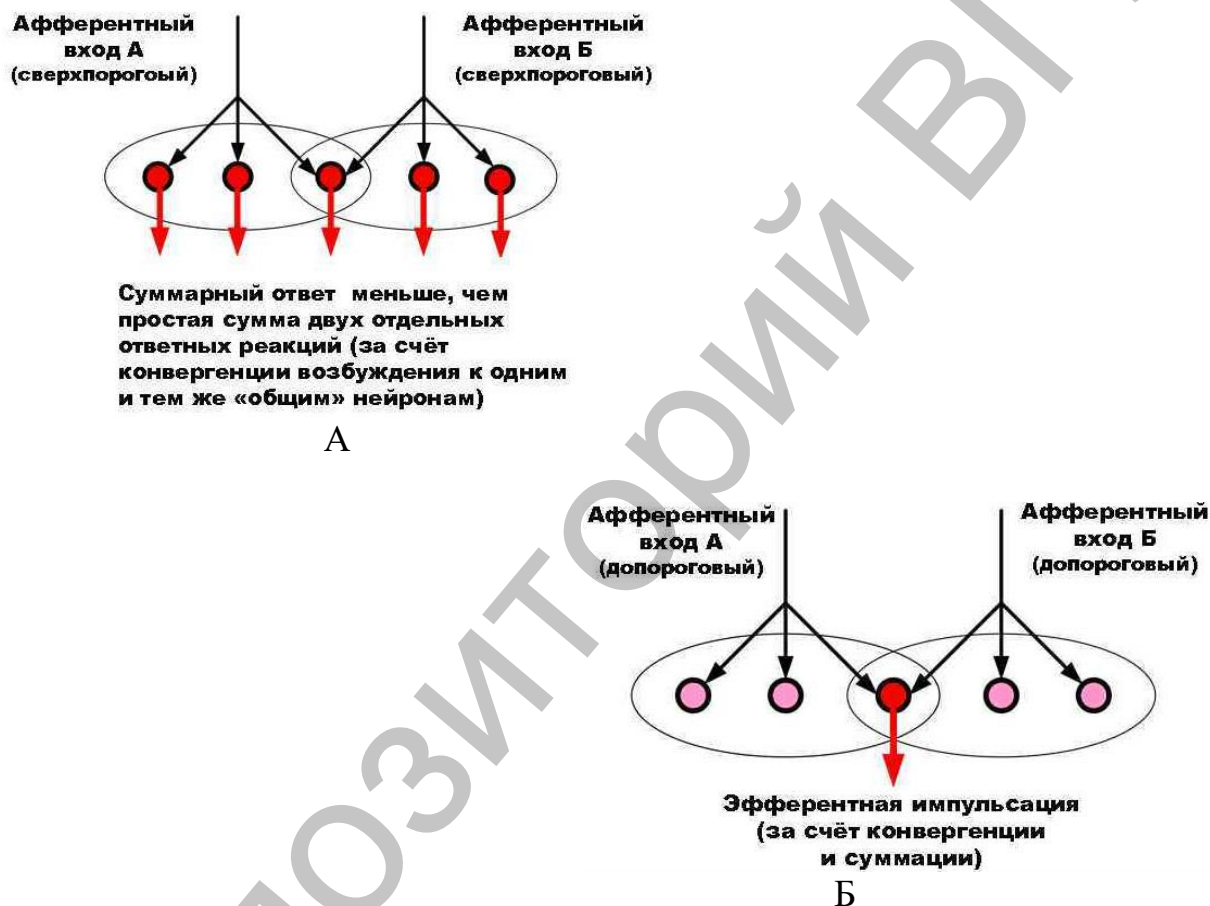


Рис. 5.3 – Окклюзия (А) и облегчение (Б) нервных центров

5. Трансформация ритма возбуждения – способность нейрона изменять ритм возбуждений, приходящих к нему. Например, поступает импульс с частотой 25 имп/с, а нейрон в ответ на это, возбуждаясь, генерирует 50 имп/с, или наоборот, поступает 100 имп/с, а выходят 40 имп/с.

6. Рефлекторное последствие. Продолжительность рефлекса всегда больше, чем время раздражения, так как возбуждение в нервных центрах сохраняется в течение некоторого времени после прекращения действия раздражителя. Это объясняется тем, что вставочные нейроны в центре образуют замкнутые цепи – «нейронные ловушки», по которым потенциалы действия могут длительно циркулировать.

7. Низкая функциональная подвижность (лабильность) и высокая утомляемость. Утомление нервных центров обусловлено особенностями синаптической передачи: при длительном возбуждении одного и того же нейрона в синапсе снижается содержание медиатора, что приводит к снижению работоспособности нейрона.

8. Высокая чувствительность к недостатку кислорода. Уменьшение доставки к клеткам мозга кислорода быстро ведет к тяжелым расстройствам деятельности центральной нервной системы и гибели нейронов. Кратковременное нарушение кровоснабжения мозга вследствие временного спазма его сосудов или падения давления крови приводит к потере сознания – обмороку.

9. Высокая чувствительность к химическим веществам. На одном нейроне могут располагаться синапсы, обладающие чувствительностью к различным химическим веществам. Подбирая фармакологические препараты, которые избирательно блокируют одни синапсы, оставляя другие в рабочем состоянии, можно корректировать реакции организма.

10. Посттетаническая потенция – явление усиления рефлекторного ответа после длительного ритмического раздражения нервного центра. Это связано с сохранением возбуждающего постсинаптического потенциала на нейронах центра в течение некоторого времени, что облегчает проведение последующих возбуждений через синапсы.

11. Тонус нервных центров. Многие нервные центры постоянно генерируют импульсы, которые поступают к рабочим органам и свидетельствуют о существовании некоторого постоянного тонического возбуждения нервных центров.

12. Пластичность нервных центров – способность изменять собственное функциональное назначение и расширять свои функциональные возможности, то есть модифицировать картину осуществляемых рефлекторных реакций.

5.5. Принципы координационной деятельности центральной нервной системы

Координация – это объединение различных нейронов в единый функциональный ансамбль, решающий конкретную задачу. Это объединение способствует реализации всех функций центральной нервной системы.

Координационная деятельность центральной нервной системы основана на следующих принципах:

1. Принцип общего конечного пути (явление конвергенции, концентрации) – основан на схождении потоков импульсов к одному и тому же нейрону. Например, сокращение мышцы за счет возбуждения альфа-мотонейрона можно вызвать путём растяжения этой мышцы (рефлекс мышечных веретен) или путём раздражения кожных рецепторов (сгибательный рефлекс).

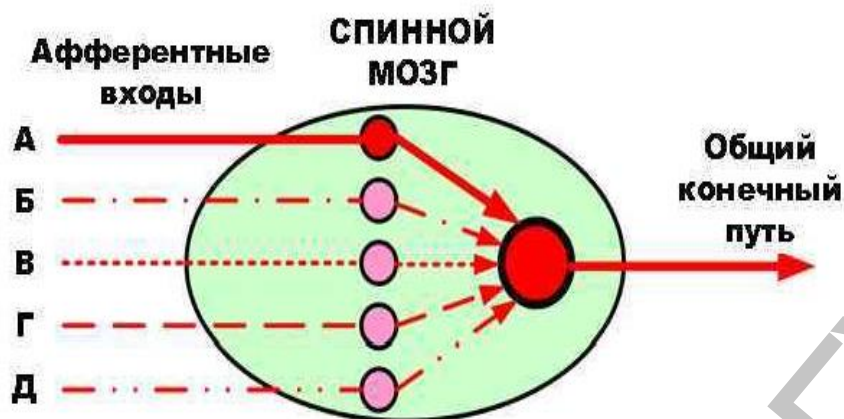


Рис. 5.4 – Конвергенция импульсов от афферентных нейронов на один эфферентный нейрон: сильнейший раздражитель А «захватывает» общий конечный путь

2. Явление иррадиации (дивергенции). Каждый нейрон за счёт вставочных нейронов и многочисленных ветвлений (дивергенции) даёт поток импульсов ко многим нейронам. Тормозные процессы ограничивают дивергенцию и делают процессы управления точными. Когда торможение снимается, то имеет место полная дискоординация в деятельности центральной нервной системе (например, при столбняке).

3. Принцип реципрокной иннервации.

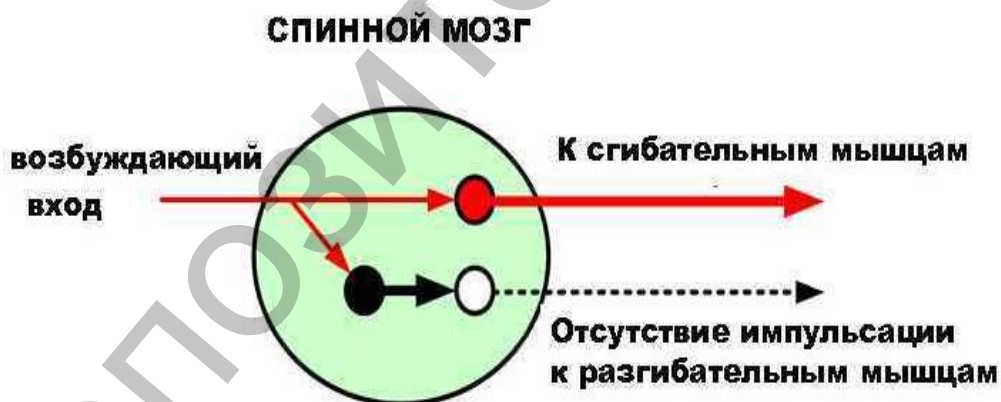


Рис. 5.5 – Иннервация мышц антагонистов с использованием реципрокного постсинаптического торможения

4. Принцип обратной связи и копий эфференциаций. Обратная связь (данные о результатах управления) осуществляется за счёт потока импульсов с рецепторов. *Копия эфференциаций* – вариант обратной связи в системах, управляющих скелетными мышцами: каждый отдел, посылая сигнал управления к работающей мышце, одновременно сообщает об этом вышележащему отделу.

5. Принцип доминанты. Открыт А.А. Ухтомским. Среди многообразия рефлексов, имеются те, реализация которых в данный момент времени представляет наибольший «интерес» для организма. Поэтому эти рефлексы реализуются, а другие тормозятся. А.А. Ухтомский назвал центры, участвующие в реализации доминантных рефлексов, – «доминантным очагом возбуждения».

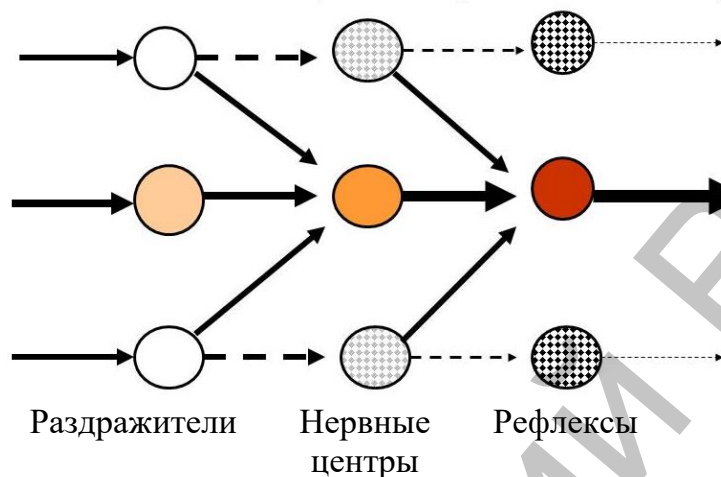


Рис. 5.6 – Принцип доминанты

Доминантный очага возбуждения стойкий (его сложно затормозить), интенсивность его возбуждения усиливается слабыми раздражителями, он тормозит другие потенциальные доминантные очаги и его наличие определяется состоянием организма (например, гормональным фоном).

6. Принцип пластичности (компенсационной способности) нервных центров. При повреждении отдельных центров мозга их функция может перейти к другим структурам мозга. Процесс осуществляется при обязательном участии коры больших полушарий (у животных, которым после восстановления нарушенных функций удаляли кору больших полушарий, функции вновь утрачивались).

7. Принцип субординации или соподчинения. В центральной нервной системе существуют иерархические взаимоотношения между корой больших полушарий и подчиненными ей нижележащими отделами мозга, и соподчинение – нижележащий отдел подчиняется указаниям вышележащего отдела.

ЛЕКЦИЯ 6

ФИЗИОЛОГИЯ СПИННОГО МОЗГА, ОТДЕЛОВ СТВОЛА И ПРОМЕЖУТОЧНОГО МОЗГА

План:

1. Спинной мозг человека: общая характеристика.
2. Проводящие пути и аппараты спинного мозга.
3. Структуры и функции ствола мозга.
4. Морфофункциональная организация продолговатого мозга.
5. Морфофункциональная организация варолиева моста.
6. Морфофункциональная организация среднего мозга.
7. Морфофункциональная организация мозжечка.
8. Морфофункциональная организация промежуточного мозга.
9. Лимбическая система.
10. Моноаминергические системы мозга.
11. Базальные ганглии (подкорковые ядра).
12. Морфофункциональная организация ретикулярной формации.

В животном мире принято выделять несколько типов строения нервной системы: – *диффузный* (у кишечнополостных), – *лестничный* (у плоских червей), – *цепочечный* (у членистоногих), – *узловой* (у моллюсков) и *трубчатый* (у позвоночных):

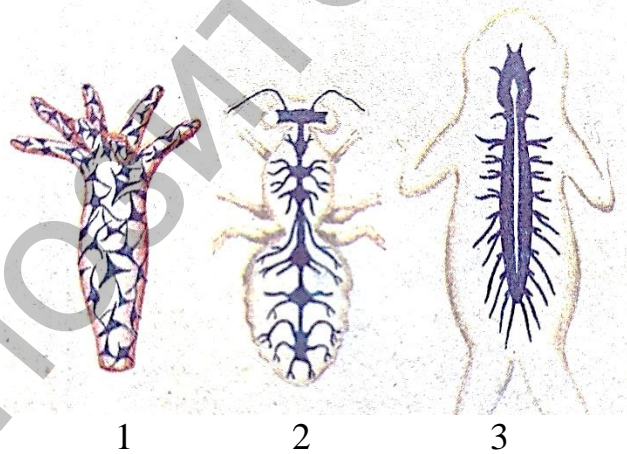


Рисунок 6.1 – Основные типы строения нервной системы животных:
1 – диффузный, 2 – цепочечный, 3 – трубчатый

Нервная система человека структурно состоит из головного и спинного мозга (*центральной нервной системы*) и нервов, их сплетений и нервных узлов или ганглиев (*периферической нервной системы*).

В строении головного мозга выделяют *продолговатый* мозг, *варолиев мост*, *мозжечок*, *средний* мозг, *промежуточный* мозг и *передний* мозг.

Функционально нервную систему делят на *соматическую*, контролирующую произвольные движения организма, и *автономную* или вегетативную, регулирующую деятельность висцеральных систем организма и эндокринную систему. В автономной нервной системе выделяют *симпатический*, *парасимпатический* и *метасимпатический* отделы.

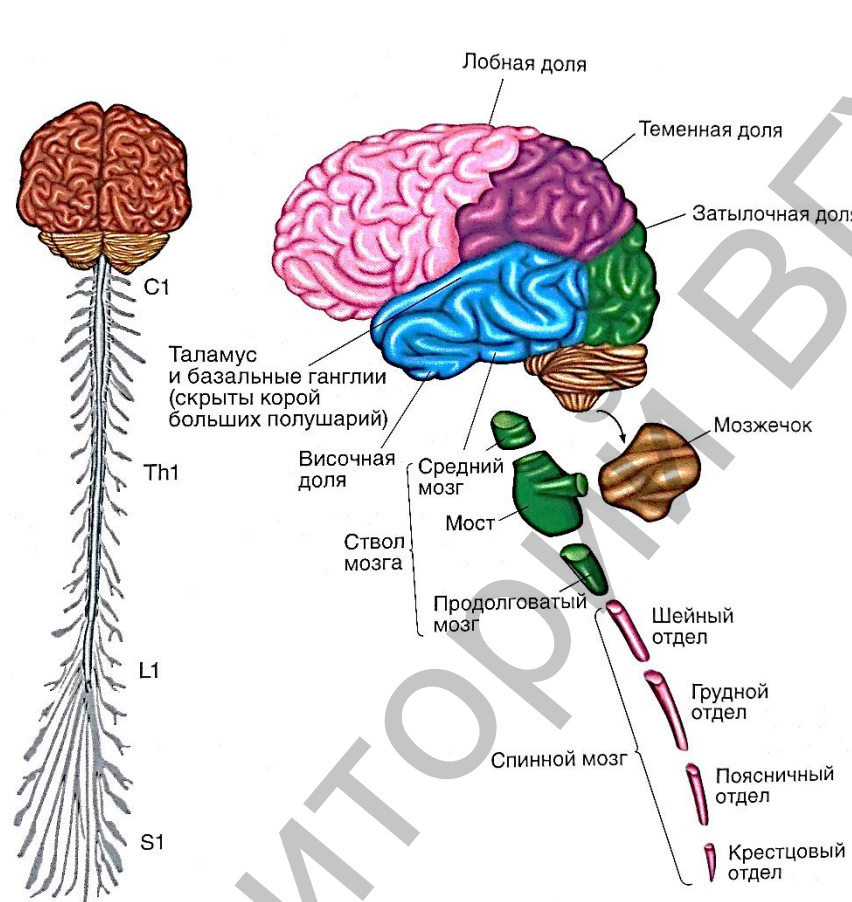


Рисунок 6.2 – Схема строения нервной системы человека

6.1. Спинной мозг человека: общая характеристика

Форма – цилиндрический тяж. Длина – 41–45 см. Масса – 34–38 г. (2% от массы головного мозга). Количество сегментов – 31–33.

Местоположение – позвоночный канал (начинается от верхнего края первого шейного позвонка и заканчивается мозговым конусом на уровне II поясничного позвонка, от мозгового конуса отходит терминальная нить, прикрепляющаяся к II копчиковому позвонку).

Отделы: шейный (C₁–C₈), грудной (T₉–T₂₀), поясничный (L₂₁–L₂₅), крестцовый (S₂₆–S₃₀) и копчиковый (Co₃₁–Co₃₃).

Утолщения: шейное (от II шейного до II грудного позвонка, включает сегменты, иннервирующие верхние конечности), пояснично-крестцовое (от X грудного до I поясничного позвонка, включает сегменты, иннервирующие нижние конечности).

Строение сегмента спинного мозга человека. В строении спинного мозга выделяют:

Серое вещество – образовано телами мультиполярных нейронов, нейропилем, глиоцитами. Дендриты, входящие в состав нейропиля, безмиелиновые, аксоны – миелинизированы. На поперечном разрезе спинного мозга серое вещество имеет форму буквы Н.

Центральный канал – располагается в центре серого вещества, является остатком полости нервной трубки и содержит спинномозговую жидкость. Канал выстлан одним слоем эпендимоцитов, вверху он сообщается с IV мозговым желудочком, внизу образует слепо заканчивающийся терминальный желудочек. Вокруг центрального канала находится студенистое вещество.

Белое вещество – сформировано, главным образом, миелинизированными отростками нейронов и глиоцитами. Белое вещество разделено бороздами спинного мозга с каждой его стороны на три каннатики: *передний* – расположен между передней срединной щелью и передней латеральной бороздой, *задний* – находится между задней срединной и задней латеральной бороздами, *боковой* – между передней и задней латеральными бороздами.

Промежуточное центральное вещество – серые и белые спайки, соединяют обе половины спинного мозга между собой.

Столбы серого вещества – различаются на продольном срезе спинного мозга, подразделяются на симметричные передние, задние и на участке от I грудного до II поясничного сегментов – боковые столбы. На поперечном сечении мозга столбы называются соответствующими *рогами серого вещества*. Передние рога при этом короткие и широкие, задние – более длинные и узкие.

Ядра серого вещества – группа клеток, имеющих одинаковое строение и выполняющих одинаковые функции. Строение ядер в различных отделах спинного мозга отличается по структуре нейронов, нервных волокон и глии.

Ретикулярная формация – состоит из мультиполярных нейронов и располагается в белом веществе, прилежащем к серому: в шейных сегментах – между передними и задними рогами, в верхнегрудных – между боковыми и задними рогами.

Ядра серого вещества спинного мозга. Ядра серого вещества спинного мозга образуют следующие типы нейронов: *корешковые* – крупные, их аксоны участвуют в формировании передних корешков; *пучковые* – аксоны образуют пучки белого вещества, соединяющие сегменты спинного мозга между собой или спинной мозг с головным; *внутренние* – их отростки контактируют с другими нейронами спинного мозга и не выходят за пределы серого вещества.

Ядра серого вещества передних рогов спинного мозга – пять ядер, являющихся моторными соматическими центрами. Образованы крупными мультиполярными корешковыми двигательными нейронами диаметром

100-150 мкм, аксоны которых выходят в составе передних корешков, а затем спинномозговых нервов и, направляясь на периферию, иннервируют скелетные мышцы.

Ядра серого вещества задних рогов спинного мозга – образованы мелкими вставочными нейронами, к которым в составе задних чувствительных корешков направляются аксоны псевдоуниполярных клеток, расположенных в спинномозговых узлах. Отростки вставочных нейронов связывают афферентные нейроны спинномозговых узлов с нейронами, расположенными в передних рогах своего, выше и ниже лежащих сегментов, а также осуществляют связь с нервными центрами головного мозга. В медиальной части основания заднего рога находится грудное ядро, образованное крупными вставочными нейронами и проходящее в виде тяжа вдоль всего заднего столба серого вещества (столб Кларка).

Ядра серого вещества боковых рогов спинного мозга – располагаются на участке от VIII шейного по II поясничные сегменты и являются центрами симпатической части вегетативной нервной системы. Представляют собой несколько групп мелких нейронов, аксоны которых проходят через передний рог и выходят из спинного мозга в составе передних корешков.

6.2. Проводящие пути и аппараты спинного мозга

Совокупность отростков нейронов в канатиках белого вещества спинного мозга составляет три системы пучков (*тракты* или *проводящие пути*) спинного мозга: короткие *пучки ассоциативных волокон* – располагаются на различных уровнях и связывают сегменты спинного мозга; *восходящие (афферентные, чувствительные) пучки* – направляются к центрам головного мозга; *нисходящие (эфферентные, двигательные) пучки* – идут от центров головного мозга к клеткам передних рогов спинного мозга.

Восходящие проводящие пути – находятся преимущественно в белом веществе задних канатиков. Тела первых нейронов, проводящие все виды чувствительности к спинному мозгу, лежат в спинномозговых узлах. Их аксоны в составе задних корешков вступают в спинной мозг и делятся на две группы: *медиальную*, состоящую из толстых, хорошо миелинизированных волокон, и *латеральную*, образуемую тонкими, слабо миелинизированными волокнами.

Медиальная группа волокон заднего корешка направляется в задний канатик белого вещества, где каждое волокно делится Т-образно на восходящую и нисходящую ветви. Восходящие ветви вступают в контакт с клетками серого вещества спинного мозга в студенистом веществе и в заднем роге, а часть их доходит до продолговатого мозга, образуя *тонкий* и *клиновидный пучки* спинного мозга. Нисходящие ветви волокон направляются вниз и взаимодействуют с клетками серого вещества задних столбов на протяжении шести-семи ниже лежащих сегментов. Латеральная группа

волокон заднего корешка направляется в краевую зону, а оттуда – в задний столб серого вещества, где контактирует с расположенными в нём клетками заднего рога.

Волокна, отходящие от клеток ядер спинного мозга, направляются кверху частично по боковому канатику своей стороны, а частично переходят в составе белой спайки на противоположную сторону спинного мозга и также направляются кверху в боковом канатике.

К восходящим путям, начинающимся в спинном мозге, относятся:

1. Задний спинно-мозжечковый путь – прямой мозжечковый путь, проводит импульсы от рецепторов мышц и сухожилий к мозжечку.
2. Передний спинно-мозжечковый путь – проводит импульсы от рецепторов мышц и сухожилий к мозжечку.
3. Спиннооливный путь – проводит информацию от кожных, мышечных и сухожильных рецепторов.
4. Передний и латеральный спинно-таламические пути – проводят импульсы болевой, температурной (латеральный путь) и тактильной (передний путь) чувствительности.
5. Спинно-ретикулярный путь – состоит из волокон, которые проходят в составе спинно-таламических путей, не перекрещиваются и образуют двусторонние проекции на все отделы стволовой ретикулярной формации.
6. Спинно-покрышечный путь – вместе со спинно-таламическим путем проходит в боковых канатиках спинного мозга и заканчивается в пластинке крыши среднего мозга.
7. Тонкий пучок – проводит импульсы от мышц, суставов и рецепторов тактильной чувствительности.
8. Клиновидный пучок – передаёт импульсы от мышц, суставов и рецепторов тактильной чувствительности.

Нисходящие проводящие пути начинаются в коре полушарий большого мозга и в ядрах ствола мозга, а заканчиваются либо в ядрах ствола мозга, либо на клетках передних столбов серого вещества спинного мозга.

К нисходящим путям, заканчивающимся в спинном мозге, относят:

1. Латеральный корково-спинномозговой (пирамидный) путь – регулирует произвольные движения.
2. Передний корково-спинномозговой (пирамидный) путь – регулирует произвольные движения.
3. Красноядерно-спинномозговой путь – начинается в красном ядре, связывает экстрапирамидные системы и мозжечок со спинным мозгом.
4. Покрышечно-спинномозговой путь – состоит из нисходящих волокон клеток ядер холмиков крыши среднего мозга.
5. Преддверно-спинномозговой путь – образован нисходящими волокнами латерального вестибулярного ядра, которые образуют боковой и передний преддверно-спинномозговые пути.

6. Луковично-ретикулярно-спинномозговой путь – состоит из аксонов крупных клеток ретикулярной формации продолговатого мозга.
7. Мосторетикулярно-спинномозговой путь – образован аксонами клеток ретикулярной формации моста.
8. Оливоспинномозговой путь – соединяет ядра оливы с двигательными клетками передних столбов верхних шейных сегментов спинного мозга.

Собственный (сегментарный) аппарат – филогенетически наиболее старая часть спинного мозга, осуществляющая врождённые рефлексы. Образован серым веществом с его задними и передними корешками и расположенными вокруг него пучками белого вещества.

Надсегментарный проводниковый аппарат двусторонних связей спинного и головного мозга – образован восходящей и нисходящей системами пучков белого вещества.

6.3. Структуры и функции ствола мозга

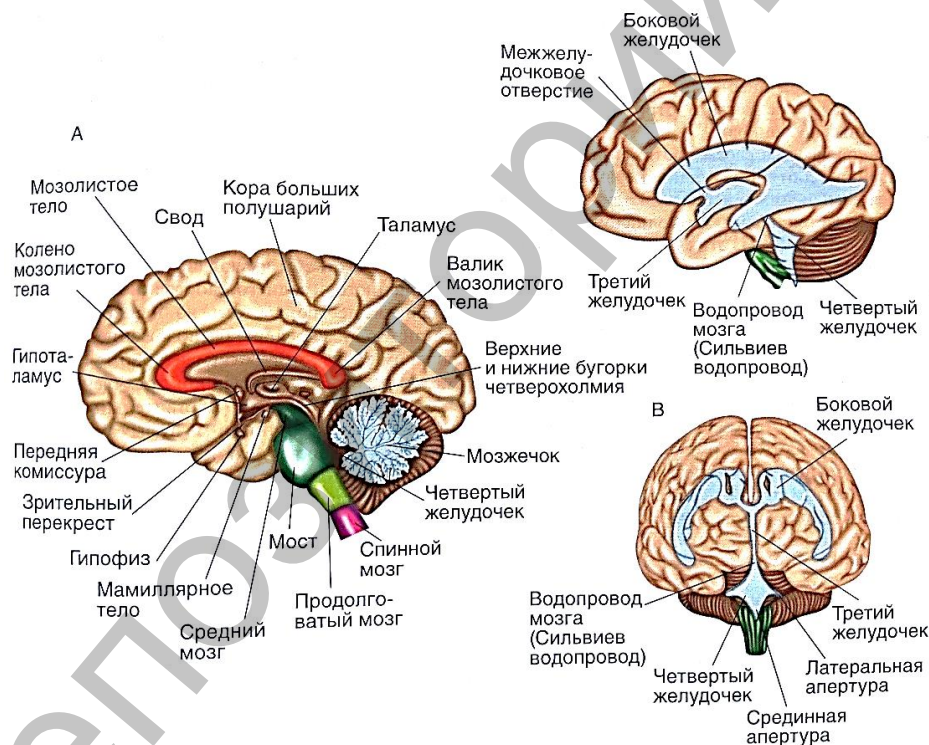


Рисунок 6.3 – Отделы головного мозга человека

В состав ствола мозга входят: продолговатый мозг, варолиев мост, средний мозг, мозжечок.

Ствол мозга выполняет три группы функций:

Собственные функции: осуществляет рефлекторные соматические рефлексы, направленные на поддержание позы тела в пространстве.

Вегетативные функции: обеспечивает жизненно важные вегетативные рефлексы (например, дыхательные, сердечно-сосудистые).

Проводниковые функции: через ствол проходят проводящие пути, связывающие кору больших полушарий со спинным мозгом.

Ассоциативные функции: обеспечивает первичный анализ силы и качества сенсорного раздражителя, а также взаимодействие структур ствола мозга.

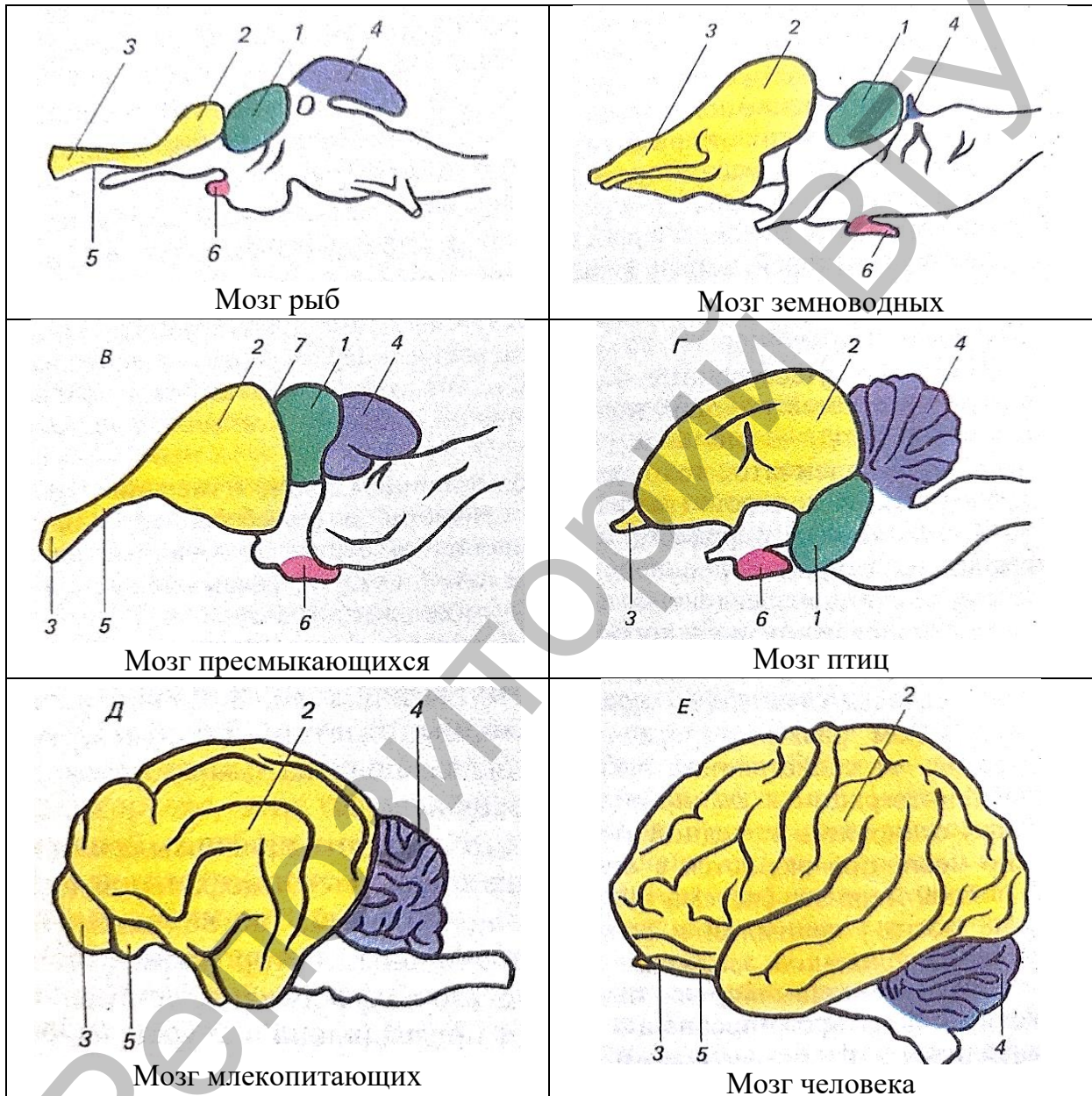


Рисунок 6.4 – Относительные размеры отделов головного мозга у позвоночных: 1 – зрительная доля среднего мозга, 2 – конечный мозг, 3 – обонятельная луковица, 4 – мозжечок, 5 – обонятельный тракт, 6 – гипофиз, 7 – промежуточный мозг.

6.4. Морфофункциональная организация продолговатого мозга

Особенности организации продолговатого мозга: длина около 25 мм, отсутствует сегментарное строение, серое вещество образует ядра.

Собственные функции продолговатого мозга определяются наличием ядер черепно-мозговых нервов:

VIII пара – преддверно-улитковый нерв (n. vestibulocochlearis) – находится на границе между продолговатым мозгом и варолиевым мостом. Волокна улитки или собственно слухового нерва являются началом слуховых путей, идущих от спирального ганглия улитки.

IX пара – языкоглоточный нерв (n. glossopharyngeus) – содержит двигательные (иннервация мышц глотки и полости рта), чувствительные (от рецепторов вкуса задней трети языка) и вегетативные волокна (иннервация слюнных желез).

X пара – блуждающий нерв (n. vagus) – имеет три ядра: вегетативное ядро отвечает за парасимпатическую иннервацию гортани, пищевода, сердца, желудка, тонкой кишки, пищеварительных желез; чувствительное ядро получает информацию от рецепторов альвеол лёгких и других внутренних органов, нервные волокна ядра образуют солитарный тракт в продолговатом мозге; двигательное ядро отвечает за сокращение мышц глотки и гортани при глотании и дыхании.

XI пара – добавочный нерв (n. accessorius) – двигательный нерв, иннервирующий грудино-ключично-сосцевидную и трапециевидную мышцу своей стороны. При поражении нерва снижается тонус иннервируемых мышц и плечо на стороне поражения опускается, а поворот головы в сторону, противоположную поражению, затруднен.

XII пара – подъязычный нерв (n. hypoglossus) – иннервирует мышцы языка своей стороны. Одностороннее поражение нерва сопровождается нарушением функций мышц языка.

Продолговатый мозг реализует *соматические рефлекс*ы поддержания позы тела за счёт реализации *статических рефлекс*ов (регулируют тонус мышц, удерживающих положение тела в пространстве) и *статокинетических рефлекс*ов (обеспечивают перераспределение тонуса мышц туловища для организации позы в момент прямолинейного и вращательного движения).

Вегетативные функции продолговатого мозга реализуются посредством функционирования расположенных в нём вегетативных центров:

- *дыхательный центр* (центр вдоха – инспираторный и центр выдоха – экспираторный),
- *сосудодвигательный центр* – регулирует тонус сосудов и уровень кровяного давления,

- *главный центр сердечной деятельности* – группа нейронов ядра блуждающего нерва (тормозящая) и группа нейронов, связанная со спинальными центрами (стимулирующая),
- *центр слюноотделения* – парасимпатическая часть центра обеспечивает выделение большого количества жидкой слюны, богатой неорганическими веществами, а симпатическая – небольшого количества густого белкового секрета,
- *центры защитных рефлексов*: рвоты, кашля, чихания, слезоотделения, смыкания век,
- *центры рефлексов пищевого поведения*: сосания, жевания, глотания.

Нейронами «голубого пятна», находящимися на дне IV желудочка продолговатого мозга осуществляется *синтез норадреналина*. Через ретикулоспинальный тракт эти нейроны тормозят спинальные рефлексы и снижают мышечный тонус в фазу «быстрого сна».

Проводниковые функции продолговатого мозга – через продолговатый мозг проходят все *восходящие и нисходящие пути спинного мозга*: спиноталамический, кортикоспинальный, руброспинальный.

В продолговатом мозге *начинаются нисходящие пути*: вестибуло-спинальный, оливоспинальный и ретикулоспинальный, обеспечивающие связь между вестибулярными ядрами, оливой, ретикулярной формацией продолговатого мозга и мотонейронами спинного мозга, отвечающими за тонус и координацию мышечных реакций.

В продолговатом мозге *заканчиваются пути* – корковоретикулярный, тонкий пучок Голля и клиновидный пучок Бурдаха.

Ассоциативные функции продолговатого мозга проявляются в осуществлении им первичного анализа сенсорных раздражителей – кожного, вкусового, слухового, вестибулярного.

6.5. Морфофункциональная организация варолиевого моста

Варолиев мост (pons Varolii) располагается выше продолговатого мозга.

Собственные функции варолиевого моста определяются наличием ядер черепно-мозговых нервов:

VIII пара – преддверно-улитковый нерв (n. vestibulocochlearis) – *вестибулярное ядро* (латеральное - Дейтерса и верхнее — Бехтерева) отвечает за первичный анализ вестибулярных раздражителей.

VII пара – лицевой нерв (n. facialis) – иннервирует мимические мышцы лица, подъязычную и подчелюстную слюнные железы, передает информацию от вкусовых рецепторов передней части языка.

VI пара – отводящий нерв (n. abducens) – иннервирует прямую наружную мышцу, отводящую глазное яблоко кнаружи.

V пара – тройничный нерв (n. trigeminus) – двигательное ядро нерва иннервирует жевательные мышцы, мышцы нёбной занавески и мышцы, напрягающие барабанную перепонку. Чувствительное ядро получает афферентные аксоны от рецепторов кожи лица, слизистой оболочки носа, зубов, надкостницы костей черепа, конъюнктивы глазного яблока.

Вегетативные функции варолиевого моста реализуются через работу расположенных в нём *пневмотаксического центра*, запускающего центр выдоха продолговатого мозга, и группы нейронов, активирующих центр вдоха.

Проводниковые функции варолиева моста – через мост проходят все восходящие и нисходящие пути, связывающие мост с мозжечком и спинным мозгом, корой больших полушарий и другими структурами центральной нервной системы.

Ассоциативные и интегративные функции варолиевого моста. Ретикулярная формация моста влияет на кору больших полушарий, активируя её и вызывая пробуждение. Аксоны ретикулярной формации моста идут в мозжечок и спинной мозг.

6.6. Морфофункциональная организация среднего мозга

Собственные функции среднего мозга определяются наличием в его составе ядер черепно-мозговых нервов, красных ядер, чёрного вещества и ядер ретикулярной формации:

IV пара – блоковой нерв (n. trochlearis) – иннервирует верхнюю косую мышцу глаза, обеспечивает поворот глаза вверх-наружу.

III пара – глазодвигательный нерв (n. oculomotorius) – отвечает за поднятие верхнего века, регуляцию движений глаза вверх, вниз, к носу и вниз к углу носа. Нейроны добавочного ядра глазодвигательного нерва (ядро Якубовича) регулируют просвет зрачка и кривизну хрусталика, обеспечивая процесс аккомодации.

Красные ядра (n. ruber) – имеют связи с корой больших полушарий, подкорковыми ядрами, мозжечком и спинным мозгом. Регулируют тонус мускулатуры: стимуляция красных ядер приводит к увеличению тонуса мышц-сгибателей. Красные ядра оказывают тормозное влияние на латеральное вестибулярное ядро (Дейтерса) продолговатого мозга, которое активирует тонус мышц-разгибателей.

Черное вещество (substantia nigra) – располагается в ножках мозга, участвует в регуляции актов жевания, глотания и их последовательности, а также в координации мелких и точных движений пальцев рук (при письме, игре на скрипке, на рояле). Нейроны этого вещества синтезируют *дофамин*, поставляемый к базальным ядрам головного мозга, и играющий важную роль в контроле сложных двигательных актов. Поражение черного вещества приводит к дегенерации дофаминергических волокон, проецирующихся в полосатое тело, нарушению тонких движений пальцев рук, развитию мышечной ригидности и тремору (болезнь Паркинсона).

Ядра ретикулярной формации – участвуют в регуляции сна и бодрствования.

Средний мозг участвует в реализации статических и статокинетических рефлексов: **статические рефлексы** (позно-тонические, установочные или выпрямительные) обеспечивают удержание частей тела на месте, а также корректируют ориентацию конечностей при смене их положения; **статокинетические рефлексы** проявляются при вращении, перемещении тела в горизонтальной и вертикальной плоскостях. При вращательном движении наблюдается *нистагм головы и глаз*, который выражается в медленном движении головы и глаз в сторону, противоположную направлению вращения, и быстром возвращении в исходное состояние. При быстром подъеме или опускании туловища в самолете или лифте наблюдается **лифтный рефлекс**: опускание приводит к разгибанию конечностей, а подъем — к сгибанию.

Проводниковые функции среднего мозга определяются прохождением через него *восходящих путей* к таламусу, мозжечку и коре больших полушарий, и *нисходящих путей* к продолговатому и спинному мозгу.

Ассоциативная функция среднего мозга определяется наличием в его структуре четверохолмия, включающего верхние и нижние бугры.

Верхние бугры четверохолмия являются первичным зрительным подкорковым центром, обеспечивающим *зрительный ориентировочный рефлекс* – поворот головы и глаз в сторону светового раздражителя, фиксацию взора и слежение за движущимися объектами. При повреждении или раздражении верхних бугров наблюдается *нистагм глаз*.

Нижние бугры четверохолмия – представляют собой первичный слуховой подкорковый центр, участвующий в возникновении *ориентировочного слухового рефлекса*, выражающегося в повороте головы в сторону источника звука. Двустороннее повреждение нижних бугров сопровождается потерей способности локализовать источник звука в пространстве. У человека рефлекс четверохолмия называется *сторожевым* и обеспечивает *старт-реакцию* на внезапные звуковые или зрительные раздражители. Связь среднего мозга с гипоталамусом создает вегетативное обеспечение

подготовки к избеганию, оборонительной и двигательной реакции (вскакивание на ноги, вздрагивание, бегство от раздражителя).

Децеребрационная ригидность – состояние, возникающее при перерезке ствола головного мозга между средним и продолговатым мозгом и проявляющееся резким повышением тонуса мышц-разгибателей конечностей, шеи и спины. Это состояние связано с активацией ядра Дейтерса продолговатого мозга, не получающего тормозные влияния со стороны красного ядра среднего мозга. Ригидность исчезает, если разрушить ядро Дейтерса или произвести перерезку ниже ромбовидной ямки продолговатого мозга.

6.7. Морфофункциональная организация мозжечка

Мозжечок расположен позади больших полушарий мозга над продолговатым мозгом и варолиевым мостом.

Анатомически мозжечок состоит из средней части – червя, расположенных по обе стороны от него полушарий, имеющих кору, и боковых флоккулонодулярных долей.

Функционально мозжечок делят на *архиперебеллум* (древний мозжечок), получающий информацию, главным образом, от проприорецепторов мышц, сухожилий, надкостницы, оболочек суставов, и *неоцеребеллум* (новый мозжечок), воспринимающий информацию от коры больших полушарий, зрительных и слуховых сенсорных систем.

Кора мозжечка состоит из трёх слоев:

Молекулярный – верхний слой, включающий дендритные разветвления грушевидных клеток Пуркинье и параллельные волокна — аксоны вставочных нейронов. В нижней части молекулярного слоя находятся тела корзинчатых клеток, аксоны которых контактируют с помощью синапсов с телами клеток Пуркинье. Там же находятся и звездчатые клетки.

Ганглиозный – средний слой, содержащий тела клеток Пуркинье, аксоны которых передают информацию в подкорковые структуры мозга и ядра мозжечка. Клетки Пуркинье являются только тормозными. Они тормозят клетки ядер мозжечка, регулирующих тонус двигательных центров промежуточного, среднего, продолговатого и спинного мозга.

Гранулярный – нижний слой, в состав которого входят тела вставочных нейронов (гранулярных клеток или клеток-зерен), аксоны которых образуют в молекулярном слое Т-образные разветвления, а также клетки Гольджи, аксоны которых направляются в молекулярный слой. Аксоны гранулярных клеток тормозят клетки Пуркинье и клетки-зерна своего же слоя.

Ядра мозжечка:

Ядра шатра – связаны с медиальными частями коры мозжечка, являются вестибулярными регуляторами и имеют связи с ядром Дейтерса и

ретикулярной формацией продолговатого и среднего мозга, а через ретикулоспинальный тракт – с мотонейронами спинного мозга.

Пробковидное и шаровидное ядра влияют на деятельность красного ядра и ретикулярной формации, проецируясь на таламус и двигательную кору. Связаны с промежуточными частями коры мозжечка, отвечающими за координацию позы, целенаправленное движение и коррекцию выполнения медленных движений на основе механизма обратной связи с пробковидным и шаровидным ядрами.

Зубчатое ядро – получает информацию от нейронов латеральной части коры мозжечка, затем информация поступает через таламус в двигательную кору, а оттуда – к мотонейронам спинного мозга. Латеральные части коры мозжечка отвечают за программирование сложных движений без использования механизмов обратной связи.

Проводниковые функции мозжечка. В кору мозжечка поступают два типа афферентных волокон — лазающие и мшистые (или моховидные).

Лазающие волокна представляют собой аксоны нейронов нижних олив продолговатого мозга, через которые проходят спиномотжечковые тракты (дорсальный и вентральный), передающие информацию от рецепторов кожи, мышц, суставов. Лазающие волокна контактируют с дендритами клеток Пуркинье.

Мшистые волокна являются афферентными путями от ядер моста в мозжечок и заканчиваются на клетках-зернах коры мозжечка.

Афферентные адренергические волокна связывают мозжечок с голубым пятном среднего мозга. В окончаниях этих волокон выделяется *норадреналин*, который, попадая в кору мозжечка, изменяет возбудимость его клеток.

Из мозжечка информация выходит по трём парам ножек: через *верхние ножки* – к таламусу, варолиеву мосту, к красному ядру, ядру ствола мозга, в ретикулярную формацию среднего мозга; через *нижние ножки* – к вестибулярным ядрам продолговатого мозга, оливам; через *средние ножки* – к лобными долями коры больших полушарий.

Вегетативные функции мозжечка. Мозжечок влияет на деятельность висцеральных систем: сердечно-сосудистой (при раздражении мозжечка снижается высокое артериальное давление, а исходное низкое — повышается); дыхательной системы (при раздражении мозжечка увеличивается частота дыхания); пищеварительной системы (при раздражении мозжечка повышается тонус гладких мышц кишечника).

Ассоциативные функции мозжечка. Мозжечок влияет на возбудимость сенсомоторной коры больших полушарий и контролирует уровень тактильной, температурной и зрительной чувствительности.

Регулирует силу и точность мышечных сокращений, тонус мышц в покое и при движениях, синергию сокращений разных мышц при сложных движениях, вегетативное обеспечение мышечной деятельности.

Нарушения деятельности мозжечка проявляются следующими состояниями и процессами:

- *астения* – быстрая утомляемость, снижение силы мышечных сокращений;
- *астазия* – утрата способности к длительному сокращению мышц, неточность движений;
- *атаксия* – нарушение координации движений, неуверенная походка;
- *абазия* – невозможность сохранить центр тяжести тела;
- *атония* или *дистония* – понижение или повышение тонуса мышц;
- *тремор* – дрожание пальцев рук, кистей и головы в покое;
- *дизартрия* – нарушение координации мышц лица, необходимое для четкого произнесения слов;
- *дисметрия* – расстройство равномерности движения (гиперметрия или гипометрия);
- потеря кожной и проприоцептивной чувствительности нижних и верхних конечностей;
- замедление процесса обучения;
- нарушение углеводного, белкового и минерального обмена;
- нарушение процессов энергообразования и терморегуляции;
- нарушение гемопозза;
- нарушение репродуктивной функции: стимуляция мозжечка способствует сокращению матки, удаление мозжечка препятствует зачатию.

6.8. Морфофункциональная организация промежуточного мозга

В состав промежуточного мозга входят:

область зрительного бугра – включает *зрительный бугор* или *таламус* оптикус, надталамическую область – *эпиталамус* (эпифиз или шишковидная железа), заталамическую область – *метаталамус* (медиальное и латеральное колленчатые тела);

гипоталамус (подталамическая область);

третий желудочек.

Промежуточный мозг выполняет **функции**: перерабатывает всю сенсорную информацию; обеспечивает двигательные и вегетативные реакции, связанные с сосанием, жеванием, глотанием и смехом; является главным подкорковым центром, регулирующим вегетативные функции организма и его водно-солевой обмен; отвечает за гуморальное и нейросекреторное обеспечение организма; регулирует эмоциональные поведенческие реакции; обеспечивает механизмы терморегуляции; регулирует цикл «сон-бодрствование».

Структура и функции таламуса

В структуре таламуса выделяют около 120 ядер, топографически разделяемые на три основные группы: *переднюю*, имеющую проекции в поясную кору, *медиальную* – в лобную, *латеральную* – в теменную, височную, затылочную кору.

По функциональным признакам ядра делят на *специфические*, образующие с соответствующими областями коры специфическую таламокортикальную систему, *неспецифические*, составляющие диффузную, неспецифическую таламокортикальную систему, и *ассоциативные*.

Группа специфических ядер таламуса включает переднее вентральное, медиальное, вентролатеральное, постмедиальное, постлатеральное ядра, медиальные и латеральные колленчатые тела. Содержит «релейные» (передаточные) нейроны, имеющие мало дендритов и длинный аксон, заканчивающийся в III–IV слоях коры больших полушарий (соматосенсорная зона); каждое из специфических ядер отвечает за определённый вид чувствительности.

Например, латеральное колленчатое тело (подкорковый центр зрения) имеет афферентные связи с сетчаткой глаза и буграми четверохолмия и эфферентные – с затылочной долей коры больших полушарий; медиальное колленчатое тело (подкорковый центр слуха) получает афферентные импульсы из латеральной петли и нижних бугров четверохолмия и посылает информацию в височную долю коры больших полушарий.

Группа неспецифических ядер таламуса содержит срединный центр, парацентрально-заднее ядро, центральное медиальное и латеральное, субмедиальное, вентральное переднее, парафасцикулярное, ретикулярное, перивентрикулярное ядро и центральную серую массу. Образована нейронами, являющимися клетками ретикулярной формации, воспринимающими информацию от ретикулярной формации ствола мозга, лимбической системы, базальных ганглиев, специфических ядер таламуса и передающими её в кору больших полушарий. Основная функция заключается в облегчении или торможении специфических ответов коры, т.е. в изменении их возбудимости.

Группа ассоциативных ядер таламуса включает медиодорсальное, латеральное дорсальное ядро и подушку. Нейроны ядер имеют разную форму и количество отростков. Выполняет функции, связанные с переработкой информации различных модальностей, после чего она поступает в 1-й и 2-й слои ассоциативной зоны коры, частично – в проекционные зоны коры (4-й и 5-й слои).

Структура и функции гипоталамуса

Ядра гипоталамуса (около 50 пар) топографически делят на 5 групп:
– *преоптическая группа*: перивентрикулярное, преоптическое, медиальное и латеральное преоптическое ядра,

- *передняя группа*: супраоптическое (содержит осморорецепторы), паравентрикулярное и супрахиазматическое ядра,
- *средняя группа*: вентромедиальное и дорсомедиальное ядра,
- *наружная группа*: латеральное гипоталамическое ядра, ядро серого бугра,
- *задняя группа*: заднее гипоталамическое и перифорникальное ядра, медиальные и латеральные ядра сосцевидных (мамиллярных) тел.

Нейроны гипоталамуса способны к нейросекреции пептидов, гормонов, медиаторов. В связи с тем, что в гипоталамусе отсутствует гематоэнцефалический барьер, его нейроны особо чувствительны к изменениям pH, pCO₂, pO₂, содержанию катехоламинов, ионов калия и натрия в омывающей их крови.

Проводниковые функции гипоталамуса. Гипоталамус имеет *афферентные связи* с обонятельным мозгом, базальными ганглиями, таламусом, гиппокампом, орбитальной, височной и теменной корой.

Эфферентные связи гипоталамуса представлены трактами: мамилло-таламическим, гипоталамо-таламическим, гипоталамо-гипофизарным, мамилло-теgmentальным, гипоталамо-гиппокампальным. Кроме того, гипоталамус имеет тесные связи с ретикулярной формацией ствола мозга, определяющей протекание вегетативных реакций организма, его пищевое и эмоциональное поведение, посылает импульсы к вегетативным центрам ствола мозга и спинного мозга.

Собственные функции гипоталамуса.

Раздражение передней группы ядер имитирует *эффекты парасимпатической нервной системы*: сужение зрачка, брадикардия, снижение артериального давления, усиление секреции и моторики желудочно-кишечного тракта.

Супраоптическое и паравентрикулярное ядра вырабатывают гормоны полипептидной природы – *окситоцин* и *антидиуретический гормон (вазопрессин)*, которые путём аксонного транспорта достигают нейрогипофиза и, кумулируясь в нём, оказывают соответствующее действие на реабсорбцию воды в почечных канальцах, на тонус сосудов, на сокращение беременной матки и лактацию.

Стимуляция задней группы ядер имитирует *эффекты симпатической нервной системы*: расширение зрачка, тахикардия, повышение кровяного давления, торможение моторики и секреции желудочно-кишечного тракта.

Ядра передней группы ядер содержат нейроны, отвечающие за *теплоотдачу*, а задней группы – за *теплопродукцию*.

Ядра средней группы участвуют в регуляции метаболизма и пищевого поведения.

В вентромедиальных ядрах находится *центр насыщения*, а в латеральных – *центры голода и жажды*. Разрушение вентромедиального ядра

приводит к – повышенному потреблению пищи (гиперфагии) и ожирению, разрушение латеральных ядер – к полному отказу от пищи.

Супрахиазматическое ядро является центральным *водителем циркадианных (околосуточных) ритмов* многих функций в организме, содержит *центры регуляции мочеотделения и полового поведения*. Патологические процессы в области этого ядра приводят к ускорению полового созревания и нарушениям менструального цикла.

Гипоталамус участвует в регуляции цикла «сон-бодрствование»: задний гипоталамус стимулирует бодрствование, передний — сон. Повреждение заднего гипоталамуса может вызвать патологический *летаргический сон*.

В гипоталамусе располагаются *центры белкового, углеводного и жирового обмена*.

В гипоталамусе и гипофизе вырабатываются нейропептиды, относящиеся к антиноцицептивной (обезболивающей) системе, или опиаты: *энкефалины* и *эндорфины*.

Гипоталамус содержит *центры страха и ярости*: раздражение переднего гипоталамуса провоцирует картину страха, пассивно-оборонительную реакцию, а заднего — активную агрессию, реакцию нападения.

Нейроны гипоталамуса осуществляют *синтез рилизинг-гормонов*: либеринов, стимулирующих высвобождение гормонов передней доли гипофиза, и статинов — гормонов, которые тормозят их выделение. Через портальную сосудистую систему гипофиза либерины и статины достигают его передней доли и вызывают изменение продукции соответствующего гормона аденогипофиза.

6.9. Лимбическая система

Лимбическая система – это функционально единый комплекс нервных структур, ответственных за эмоциональное поведение, побуждения к действию (мотивации), процессы научения и запоминания, инстинкты (пищевые, оборонительные, половые) и регуляцию цикла «сон-бодрствование».

В состав лимбической системы входят древняя, старая и срединная кора, а также подкорковые образования.

Древняя кора (*палеокортекс*) – включает в себя препериформную, периамигдаллярную, диагональную кору, обонятельные луковицы, обонятельный бугорок, прозрачную перегородку.

Старая кора (*архикортекс*) – состоит из гиппокампа, зубчатой фации, поясной извилины.

Срединная кора (*мезокортекс*) – представлена островковой корой и парагиппокампальной извилиной.

Подкорковые образования: миндалины мозга, ядра перегородки, переднее таламическое ядро, мамиллярные тела, гипоталамус.

Миндалина (амигдала, миндалевидное тело) располагается в глубине височной доли мозга, её полисенсорные нейроны обеспечивают:

- способность отличать съедобные предметы от несъедобных;
- вегетативные и гомеостатические реакции (при раздражении миндалины наблюдаются колебания частоты сердечных сокращений, аритмии и экстрасистолы, понижения артериального давления, изменения моторики кишечника, жевания, глотания, слюноотделения);
- формирование эмоций и мотиваций;
- условно-рефлекторную деятельность;
- способность к социальному внутригрупповому поведению (при поражении миндалины появляются отчужденность, состояние тревоги и страх перед реальной или вымышленной опасностью, возникает гиперсексуальность).

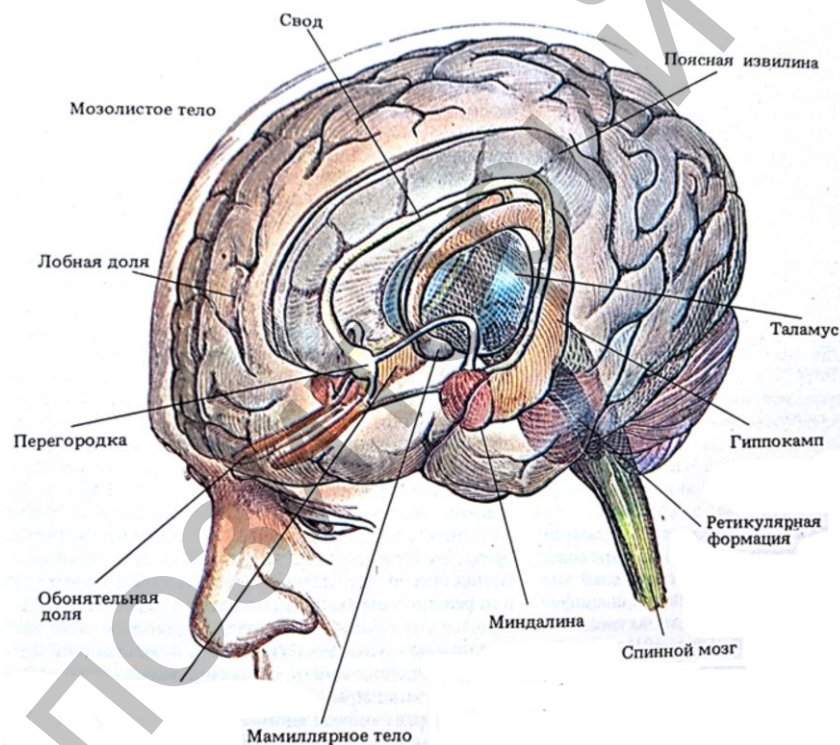


Рисунок 6.5 – Лимбическая система

Гиппокамп располагается в глубине височных долей мозга, образует комплекс стереотипно повторяющихся взаимосвязанных микросетей или модулей, и отвечает за следующие функции:

- формирование памяти (повреждение гиппокампа приводит к нарушению памяти на события, близкие к моменту повреждения),
- возникновение эмоций (при повреждении гиппокампа снижаются эмоциональность и инициативность);
- эмоциональное сопровождение страха, агрессии, голода, жажды;

– реализация ориентировочного рефлекса (реакции настороженности и повышения внимания).

Круги лимбической системы. Между структурами лимбической системы имеются двусторонние *реципрокные связи*, образующие замкнутые круги, по которым циркулируют импульсы.

– «Круг Пейпеса» – отвечает за эмоции, формирование памяти и обучения. Его образуют: гиппокамп → мамиллярные тела → передние ядра таламуса → кора поясной извилины → парагиппокампальная извилина → гиппокамп.

– Круг, регулирующий агрессивные-оборонительные, пищевые и сексуальные формы поведения представляют: миндалина → гипоталамус → мезенцефальные структуры → миндалина.

Основным корковым регулятором деятельности лимбической системы являются лобные области мозга.

6.10. Моноаминергические системы мозга

Нейроны норадренергической системы находятся в голубом пятне и иннервируют миндалину, гиппокамп, поясную извилину, энторинальную кору.

Нейроны дофаминергической системы иннервируют черную субстанцию, базальные ядра, миндалину, перегородку и обонятельный бугорок, лобные доли, поясную извилину и энторинальную область коры.

Нейроны серотонинергической системы располагаются в основном в срединных и околосрединных ядрах (ядра срединного шва) продолговатого мозга и в составе медиального пучка переднего мозга иннервируют почти все отделы промежуточного и переднего мозга.

Моноаминергические системы мозга связаны с лимбической системой и вместе с ней *обеспечивают общую регуляцию поведения человека и животного*. Раздражение нейронов, расположенных в области лимбической системы, приводит к возникновению приятных ощущений. Эти зоны названы «*центрами удовольствия*». Рядом с ними находятся «*центры не-удовольствия*» – скопления нейронов, раздражение которых вызывает реакцию избегания.

6.11. Базальные ганглии (подкорковые ядра)

Включают в себя: *полосатое тело*, или *неостриатум* (*хвостатое ядро* и *скорлупа*), *палеостриатум* (*бледный шар*), *ограду*. Играют главную роль в процессе перехода от замысла (фазы подготовки) движения к выбранной программе действия (фазе выполнения движения). Образуют связи между структурами, входящими в их состав, и с другими отделами мозга.

Эти связи представлены в виде параллельных функциональных петель, связывающих кору больших полушарий с таламусом:

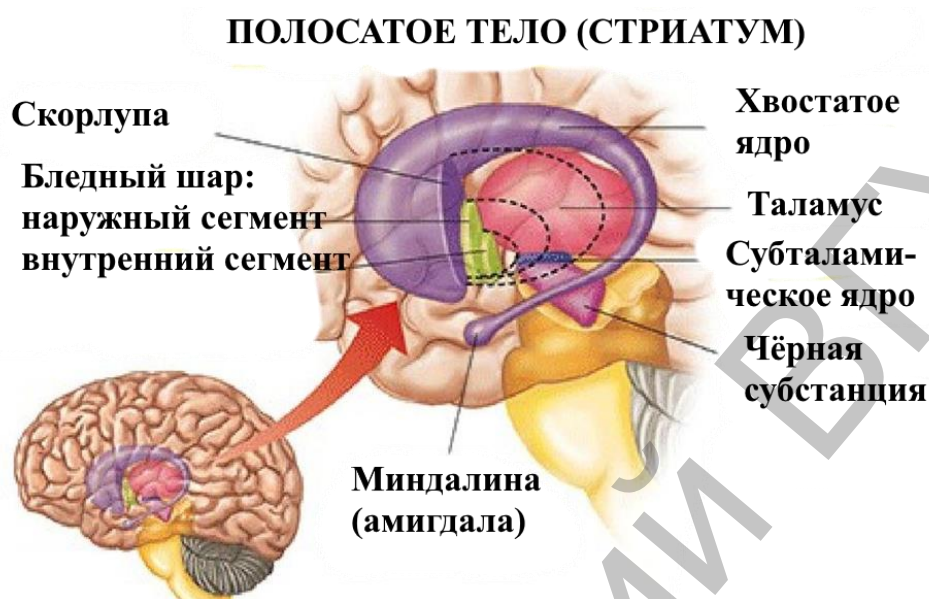


Рис. 6.6 – Базальные ганглии

Скелетомоторная петля: двигательная, соматосенсорная и лобная зоны коры больших полушарий → хвостатое ядро и скорлупа → черное вещество среднего мозга → двигательные ядра таламуса → двигательная, соматосенсорная и лобная зоны коры больших полушарий. Одна из таких петель управляет движениями лица и рта, контролирует силу, амплитуду и направление движения.

Глазодвигательная (окуломоторная) петля – специализируется на регуляции движения глаз.

Полосатое тело (хвостатое ядро и скорлупа) выполняет **функции:**

- организует и регулирует движения и обеспечивает переход одного вида движения в другое (при двустороннем повреждении полосатого тела движения направлены вперёд, при одностороннем – по кругу: манежные движения);
- обеспечивает запоминание (при поражении выпадает память на события, предшествующие травме);
- *хвостатое ядро* при стимуляции тормозит восприятие различных видов сенсорной информации, а при его поражении наблюдается повышение мышечного тонуса;
- *скорлупа* отвечает за организацию пищевого поведения и слюноотделение, а при поражении возникают трофические повреждения кожи.

Бледный шар участвует в обеспечении ориентировочной реакции и пищевого поведения. При разрушении бледного шара возникают типомимия (маскообразное лицо), гиподинамия, эмоциональная тупость, тремор

головы, конечностей при движении, монотонная речь, подергивания отдельных мышц лица и туловища, нарушается синергизм движения конечностей при ходьбе.

Ограда имеет двусторонние связи с лобной, затылочной, височной корой, обонятельной луковицей, таламусом и другими базальными ядрами. Оказывает облегчающее влияние на зрительные, слуховые и соматические раздражения. Раздражение ограды вызывает двигательные реакции со стороны пищеварительного тракта (жевание, глотание, рвотные движения) и ориентировочную реакцию.

Атрофия ограды приводит к полной потере способности говорить.

Нарушения двигательных функций при поражении базальных ганглиев делят на две группы:

гипофункциональные нарушения: *акинезия* – отсутствие движений;

гиперфункциональные нарушения: *ригидность* – повышение мышечного тонуса, *баллизм* – крупноразмашистый гиперкинез конечностей, *атетоз* – «червеобразные» движения, *хорея* – быстрые подергивания, *тремор* – дрожание.

6.12. Морфофункциональная организация ретикулярной формации

Ретикулярная формация (англ. ret – сеть) располагается в центральной части мозгового ствола, заходит ростральным концом в таламус, а каудальным – в спинной мозг.

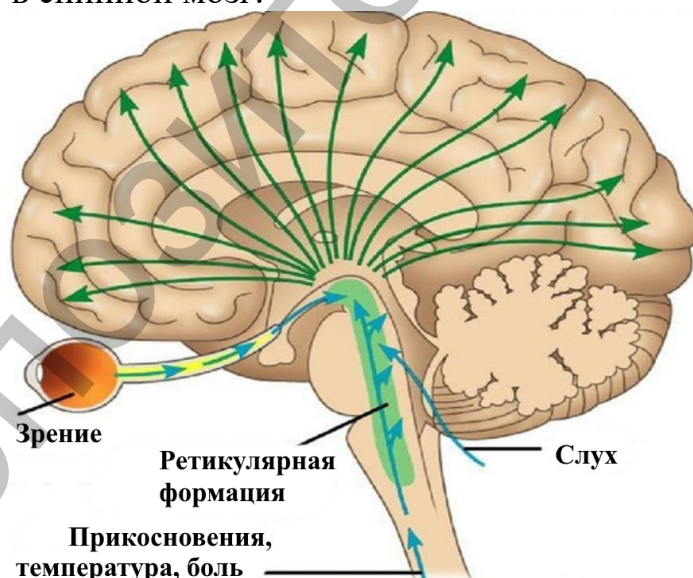


Рис. 6.7 – Ретикулярная формация головного мозга

Нейроны ретикулярной формации различны по форме и величине, имеют длинные дендриты и, чаще, короткий аксон. Нейроны с длинными аксонами образуют руброспинальный и ретикулоспинальный тракты. На одном нейроне имеется до 40 000 синапсов.

Ретикулярная формация образует *афферентные пути*: спиноретикулярный,ocerebellоретикулярный, корково-подкорково-ретикулярный и *эфферентные пути*: ретикулоспинальные, ретикулокорково-подкорковые, ретикуломозжечковые, пути к другим структурам ствола мозга.

Ретикулярная формация функционально подразделяется на восходящую активирующую и нисходящую ретикулоспинальную системы.

Восходящая активирующая система – оказывает генерализованное, тонизирующее, активирующее влияние на передние отделы головного мозга и кору больших полушарий;

Нисходящая ретикулоспинальная система – контролирует деятельность спинного мозга и оказывает облегчающее или тормозное влияние на многие функции организма (*тормозные влияния* на сгибательные рефлексы оказывает преимущественно медиальная ретикулярная формация продолговатого мозга, а *облегчающие* – латеральные зоны ретикулярной формации варолиевого моста).

Функции ретикулярной формации:

- контролирует двигательную активность, постуральный тонус и фазные движения (раздражение ретикулярной формации вызывает тремор и спастический тонус);
- ретикулярная формация среднего мозга интегрирует информацию от верхних бугров четверохолмия, мозжечка, вестибулярных ядер, зрительных областей коры головного мозга, что приводит к рефлекторным изменениям работы глазодвигательного аппарата, особенно при внезапном появлении движущихся объектов, изменении положения головы и глаз;
- регулирует дыхательные функции: в ретикулярной формации продолговатого мозга расположены два ядра, одно из них отвечает за вдох, другое – за выдох, их деятельность контролируется пневмотаксическим центром ретикулярной формации варолиева моста;
- регулирует сосудодвигательные функции: сосудодвигательный центр расположен в ромбовидной ямке дна четвертого желудочка, входящего в состав ретикулярной формации;
- оказывает активирующее восходящее влияние на кору больших полушарий: раздражение ретикулярной формации вызывает «реакцию пробуждения», а на электроэнцефалограмме – десинхронизацию альфа-ритма и ориентировочный рефлекс;
- регулирует цикл «сон-бодрствование»: перерезка головного мозга ниже ретикулярной формации вызывает картину бодрствования, выше – сна;
- оказывает влияние на сенсорные системы мозга: на остроту слуха, зрения, обонятельные ощущения (повреждение ретикулярной формации приводит к усилению сенсорных импульсов);
- нейроны ретикулярной формации продолговатого, среднего мозга и таламуса реагируют на болевые раздражения от мышц и внутренних органов и при этом создается ощущение тупой боли.

ЛЕКЦИЯ 7

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

План:

1. Структура коры больших полушарий переднего мозга.
2. Цитоархитектоника и миелоархитектоника коры больших полушарий головного мозга.
3. Строение неокортекса.
4. Модуль – структурно-функциональная единица коры больших полушарий головного мозга.
5. Локализация функций в коре больших полушарий.
6. Электрическая активность коры головного мозга.
7. Гематоэнцефалический барьер.
8. Цереброспинальная жидкость (ЦСЖ, ликвор).

7.1. Структура коры больших полушарий переднего мозга

Кора больших полушарий – наиболее молодой в филогенетическом отношении отдел мозга, отвечающий за организацию поведения животного и человека. Представляет собой слой серого вещества толщиной 1,3-4,5 мм, состоящий из нейронов (10-14 млрд) и глиальных клеток, выполняющих трофическую, защитную, опорную и разграничительную функции. Кора имеет складки, образующие *извилины и борозды*, которые увеличивают площадь серого вещества головного мозга. У человека площадь поверхности коры равна 1468-1670 см².

Участки коры больших полушарий, отличающиеся друг от друга особенностями расположения и строения клеток и волокон, а также функциональным значением, называются *полями*. Они представляют собой места высшего анализа и синтеза нервных импульсов. Резко очерченные границы между полями отсутствуют.

Для коры характерно расположение клеток (цитоархитектоника) и волокон (миелоархитектоника) слоями.

Кора больших полушарий регулирует вегетативные функции организма, в ней представлены все безусловные рефлексy.

Деятельное состояние коры больших полушарий является одним из основных условий выработки условных рефлексов.

Кора больших полушарий способна, в отличие от нижележащих структур мозга, длительно, в течение всей жизни сохранять следы поступившей информации, т.е. участвовать в механизмах долговременной памяти.

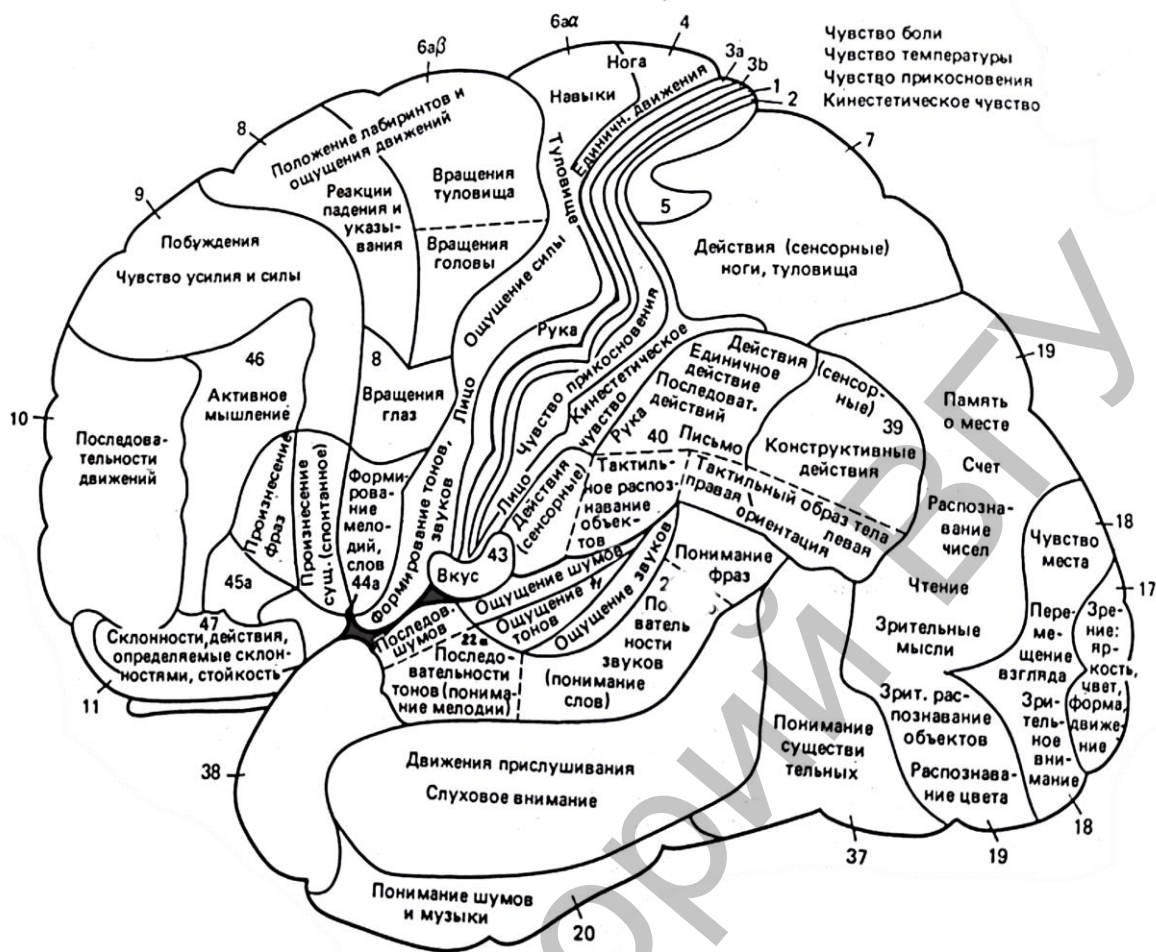


Рис. 7.1 – Функциональные и цитоархитектонические поля Бродмана (указаны цифрами)

Филогенетическое деление коры больших полушарий

Всю кору больших полушарий принято разделять на 4 типа:

Древняя кора (*палеокортекс, paleopallium*) – включает поясную извилину, гиппокамп и миндалину.

Старая кора (*архикортекс, archipallium*) – включает участки коры возле обонятельных луковиц и обонятельные тракты, расположенные на нижней поверхности лобной доли, обонятельные бугорки с обонятельными центрами.

Новая кора (*неокортекс, изокортекс, neocortex*) – хорошо развита у млекопитающих и человека, имеет шестислойное строение.

Межуточная кора (*mesopallium*) – располагается между старой и новой, а также древней и новой корой.

Участки старой и древней коры, имеющей 2-слойное и 3-слойное строение располагаются на медиальной и нижней поверхностях полушарий. Поверхность неокортекса у человека занимает 95,6%, старой 2,2%, древней 0,6%, межуточной 1,6%.

7.2. Цитоархитектоника и миелоархитектоника коры больших полушарий головного мозга

Различают пять типов нейронов коры больших полушарий:

1. *Пирамидные клетки* (80-90% всех нейронов) – имеют вытянутое треугольное тело, вершина которого обращена к поверхности коры. От вершины и боковых поверхностей тела отходят дендриты, заканчивающиеся в различных слоях серого вещества, от основания – аксоны, образующие ветвления в пределах данного участка коры или поступающие в белое вещество и в другие отделы мозга. Аксоны покрыты большим количеством синаптических структур – шипиков. Размеры пирамидных клеток варьируют от 10 до 140 мкм. *Мелкие пирамидные нейроны* представляют собой вставочные нейроны, аксоны которых связывают отдельные участки коры одного полушария (ассоциативные нейроны) или двух полушарий (комиссуральные нейроны). Эти клетки встречаются в разных количествах во всех слоях коры. *Крупные пирамидные нейроны* участвуют в образовании пирамидных путей.

2. *Звездчатые клетки* – имеют короткие дендриты и аксон, обеспечивают связи между нейронами самой коры.

3. *Веретенообразные клетки* – образуют вертикальные или горизонтальные связи нейронов разных слоев коры.

4. *Паукообразные клетки.*

5. *Горизонтальные клетки.*

Распределение нейронов различается в определенных областях коры. На основании этого Бродманом выделено 53 цитоархитектонических поля.

Возбуждающим медиатором пирамидных клеток может быть *глутамат* или *аспартат*, тормозным – гамма-аминомасляная кислота (ГАМК). Часть нейронов выделяет *норадреналин* и *дофамин*, другая — *ацетилхолин*.

7.3. Строение неокортекса

В двигательной зоне неокортекса выделяют 6 слоёв:

1. *Молекулярный (плексиформный) слой* – содержит небольшое количество мелких ассоциативных клеток веретеновидной формы, аксоны которых проходят параллельно поверхности мозга в составе тангенциального сплетения нервных волокон молекулярного слоя. Основная масса волокон этого сплетения представлена ветвлениями дендритов нейронов нижележащих слоёв – пирамидных нейронов и волокнами неспецифических ядер зрительного бугра, регулирующих уровень возбудимости коры больших полушарий.

2. *Наружный зернистый (наружный гранулярный) слой* – образован звездчатыми нейронами и мелкими нейронами округлой, угловатой и пирамидальной формы. Дендриты этих клеток поднимаются в молекулярный слой.

Аксоны уходят в белое вещество, или, образуя дуги, поступают в тангенциальное сплетение волокон молекулярного слоя. Звездчатые клетки ответственны за циркуляцию возбуждения в коре, т.е. кратковременную память.

3. *Наружный пирамидный слой* является самым широким и особенно хорошо развит в прецентральной извилине. Величина пирамидных клеток последовательно увеличивается в направлении от наружной к внутренней зоне слоя с 10 до 40 мкм. Верхушечный дендрит располагается в молекулярном слое. Боковые дендриты образуют синапсы со смежными клетками этого слоя. Аксон, отходящий от основания мелкой пирамидной клетки, остаётся в пределах коры; от крупной – формирует миелиновое ассоциативное или комиссуральное волокно, идущее в белое вещество.

4. *Внутренний зернистый слой* образован мелкими звездчатыми клетками, на которых заканчиваются специфические таламо-кортикальные афферентные пути анализаторов, и большим количеством горизонтальных волокон. В некоторых полях коры развит очень сильно (в зрительной зоне коры), в других участках он может отсутствовать (в прецентральной извилине).

5. *Ганглионарный слой (внутренний слой крупных пирамидных клеток)* образован крупными пирамидными клетками. В области прецентральной извилины находятся гигантские клетки (120x80 мкм), описанные впервые В.А. Бецем в 1874 году. *Клетки Беца* содержат крупные глыбки хроматофильного вещества. Верхушечные дендриты достигают поверхностных слоев, а аксоны образуют главную часть кортико-спинальных и кортико-нуклеарных пирамидных путей и оканчиваются на мотонейронах мозгового ствола и спинного мозга. Перед выходом из коры аксоны от гигантских клеток Беца дают коллатерали, посылающие импульсы в саму кору, в полосатое тело, красное ядро, ретикулярную формацию, ядра моста и нижних олив. Ядра моста и нижних олив передают сигнал в мозжечок. Помимо коллатералей пирамидных путей, существуют волокна, идущие непосредственно от коры к промежуточным ядрам: хвостатому телу, красному ядру, ядрам ретикулярной формации ствола мозга и др.

6. *Полиморфный слой* – представлен клетками веретенообразной и треугольной формы, аксоны которых образуют кортикоталамические пути. Внешняя зона этого слоя содержит более крупные клетки, внутренняя – более мелкие, лежащие на большом расстоянии друг от друга. Аксоны клеток полиморфного слоя уходят в белое вещество в составе эфферентных путей головного мозга. Дендриты достигают молекулярного слоя коры.

Миелоархитектоника коры полушарий головного мозга

Нервные волокна коры полушарий головного мозга подразделяют на три группы: *ассоциативные волокна* – связывают отдельные участки коры одного полушария, *комиссуральные волокна* — соединяют кору двух полушарий, *проекционные волокна* – соединяют кору с ядрами низших отделов центральной нервной системы.

Нервные волокна образуют тангенциальные сплетения на уровне молекулярного, внутреннего зернистого и ганглионарного слоёв. Вступая в синаптические связи с нейронами коры, горизонтальные волокна обеспечивают широкое распространение в ней нервного импульса.

7.4. Модуль – структурно-функциональная единица коры больших полушарий головного мозга

Модуль – вертикальная колонка диаметром примерно 300 мкм. В неокортексе человека находится примерно 3 млн модулей. Каждая колонка отвечает за определенный вид информации. Она связана с соседними колонками реципрокными отношениями – возбуждение одной приводит к торможению соседних.

Модуль разделяется на два микромодуля диаметром менее 100 мкм. Аксоны пирамидных нейронов модуля проецируются на три модуля той же стороны и через мозолистое тело посредством комиссуральных волокон на два модуля противоположного полушария.

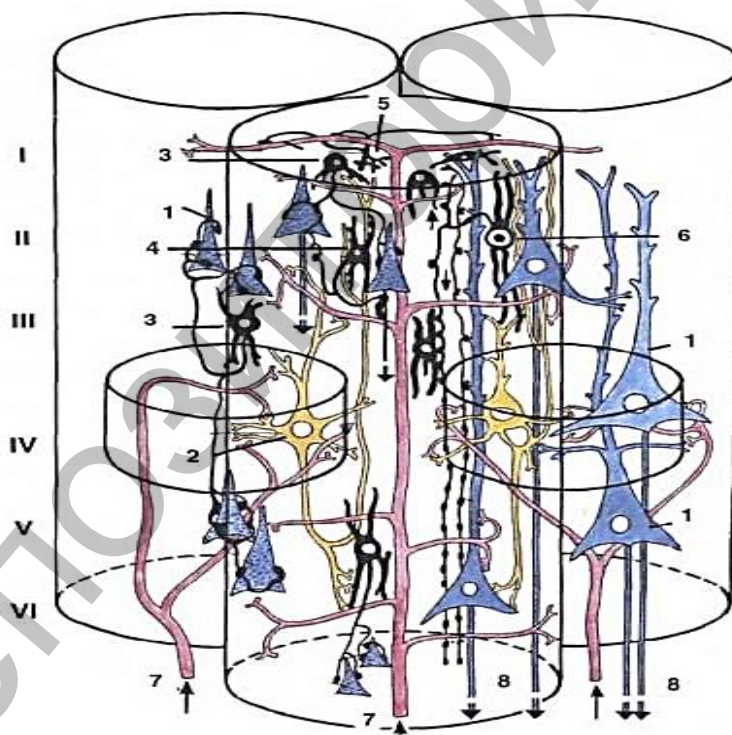


Рис. 7.2 – Модуль коры больших полушарий головного мозга:
 I – VI – слои коры; 1 – пирамидные нейроны, 2 – звездчатые нейроны,
 3 – корзинчатые нейроны, 4 – аксо-аксональные клетки,
 5 – клетки, образующие тормозные синапсы на афферентных волокнах,
 6 – клетки, образующие тормозные синапсы на тормозных нейронах,
 7 – афферентные волокна, 8 – эфферентные волокна

Модуль организован вокруг кортико-кортикального волокна, представляющего собой аксон пирамидной клетки 3-го слоя (наружного пирамидного) того же полушария (ассоциативное волокно), либо от пирамидных клеток противоположного (комиссуральное). Кортико-кортикальные волокна образуют окончания во всех слоях коры, и, достигая 1-го слоя, дают горизонтальные ветви, выходящие далеко за пределы модуля.

Модуль включает два таламо-кортикальных волокна – специфических афферентных волокна, оканчивающихся в 4-ом слое коры на шипиковых звёздчатых нейронах и отходящих от основания дендритах пирамидных нейронов.

Тормозная система модуля представлена тремя типами нейронов:

1. *Клетки с аксональной кисточкой* образуют в 1-ом слое множественные тормозные синапсы на горизонтальных ветвях кортико-кортикальных волокон.

2. *Корзинчатые нейроны* – тормозные нейроны, образующие синапсы на телах пирамидных клеток.

3. *Аксональные нейроны* – пирамидные нейроны 2-го и 3-го слоёв, тормозящие кортико-кортикальные волокна, но не проекционные волокна нейронов 5-го слоя.

Система угнетения тормозных нейронов представлена *клетками с двойным букетом дендритов*, которые располагаются во 2-ом и 3-ем слоях и растормаживают пирамидные нейроны в микромодуле (в колонке диаметром 50-100 мкм).

7.5. Локализация функций в коре больших полушарий

В коре больших полушарий принято выделять 4 зоны: *сенсорные*, *двигательные* (моторные), *ассоциативные*.

Сенсорные зоны включают центральные отделы всех анализаторов:

– *зрительного анализатора* – в затылочной доле коры (в поле 17 заканчивается центральный зрительный путь, информирующий о наличии и интенсивности зрительного сигнала, в полях 18 и 19 – о цвете, форме, размерах и качестве предмета);

– *слухового анализатора* – в височной доле коры (извилина Гешля, поля 41 и 42 участвуют в восприятии и анализе слуховых раздражений, организации слухового контроля речи);

– *вестибулярного анализатора* – в височной доле коры;

– *кожного анализатора, болевой и температурной чувствительности* – на задней центральной извилине, в верхней части которой представлены нижние конечности, в средней — туловище, в нижней — руки и голова;

– *соматической чувствительности*, связанной с оценкой воздействия на рецепторы кожи, веса и свойств поверхности, формы и размера предмета – в коре теменной доли;

– обонятельного и вкусового анализаторов – в гиппокампальной извилине.

Моторные зоны – находятся в лобных долях в области передней центральной извилины мозга, раздражение которой вызывает двигательную реакцию. Моторные зоны разделяют на две области:

Первичная двигательная область – представлена корой прецентральной извилины (поле 4), на нижнюю треть которой лицо, на среднюю треть – рука, на верхнюю треть извилины проецируется туловище и таз; а также корой на медиальной поверхности полушария в области передней части парацентральной доли, представляющую собой двигательную зону коры нижних конечностей.

Вторичная моторная область – расположена впереди от первичной двигательной зоны (поле 6). Её раздражение вызывает вращение туловища и глаз с подниманием контралатеральной руки. К полю 6 примыкает поле 8 (лобное глазодвигательное), раздражение которого сопровождается поворотом головы и глаз в сторону, противоположную раздражаемой. Стимуляция различных участков двигательной коры вызывает сокращение соответствующих мышц на противоположной стороне.

Двигательные механизмы речи связаны с нижней лобной извилиной (поле 44) в левом полушарии. Раздражение этой области может вызвать вокализацию, но не членораздельную речь, а также прекращение речи, если человек говорил. Поражение этой области приводит к моторной афазии – невозможности говорить.

Ассоциативная кора занимает примерно 80% всей поверхности коры больших полушарий. Она образована нейронами, обладающими *полисенсорностью* (способностью отвечать на сенсорную и моторную информацию) и *пластичностью* (способностью к перестройкам в зависимости от поступающей информации), и, окружая каждую проекционную зону, обеспечивает взаимосвязь между сенсорными и моторными областями коры, а также интеграцию различной сенсорной информации и формирование программы целенаправленного поведения.

Ассоциативная кора больших полушарий подразделяется на три области:

1. *Теменная ассоциативная область* – участвует в формировании субъективного представления об окружающем пространстве и теле самого организма.

2. *Височная область* – участвует в речевой функции посредством слухового контроля речи, в зрительной оценке пространства, способности читать и писать. С височной корой связывают функцию памяти и сновидений.

3. *Лобные ассоциативные поля* – принимают участие в формировании программы сложных поведенческих актов в ответ на воздействие внешней среды на основе сенсорных сигналов всех модальностей.

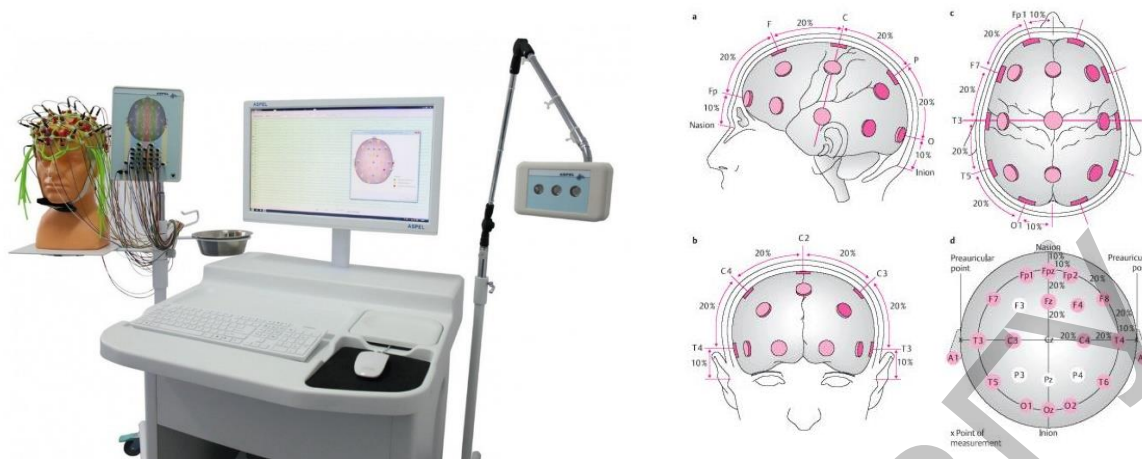


Рис. 7.4 – Международная методика наложения электродов

Вызванные потенциалы (ВП) – колебания потенциала, возникающие в нейронах коры головного мозга и подкорковых структур в ответ на раздражение рецепторов, периферических нервов, сенсорных трактов и ядер.

Первичные ответы – это вызванные потенциалы, возникающие в ограниченном участке коры (фокусе максимальной активности), латентный период которых составляет 6-8 мс.

Вторичные вызванные потенциалы имеют более длительный латентный период и охватывают обширную область коры.

Ритмы электроэнцефалограммы характеризуются частотой, амплитудой, формой и длительностью.

Частота ритма ЭЭГ определяется количеством колебаний в секунду, ее записывают соответствующим числом и выражают в герцах (Гц). Поскольку ЭЭГ представляет собой вероятностный процесс, на каждом участке записи встречаются волны различных частот, поэтому в заключение приводят среднюю частоту.

Амплитуда – размах колебаний электрического потенциала на ЭЭГ, её измеряют от пика предшествующей волны до пика последующей волны в противоположной фазе; оценивают амплитуду в микровольтах (мкВ).

Альфа-ритм регистрируется когда человек находится в условиях физического и умственного покоя — лежа или сидя в удобном кресле, с расслабленной мускулатурой и закрытыми глазами, при отсутствии внешних раздражений. Частота 8-13 Гц, амплитуда 50 мкВ.

Считается, что в затылочной и теменной долях коры альфа-ритм имеет наибольшую амплитуду и характеризуется большим постоянством: затылочный альфа-ритм возникает в зрительной зоне коры, он, как правило, отсутствует или слабо выражен у слепых; теменной альфа-ритм называется роландическим, так как связан с активностью роландической области, в которой находится корковый конец проприорецептивного (двигательного) анализатора.

Колебания, похожие на альфа-ритм человека, регистрируются в сходных условиях у лабораторных животных и называются альфаподобными ритмами.

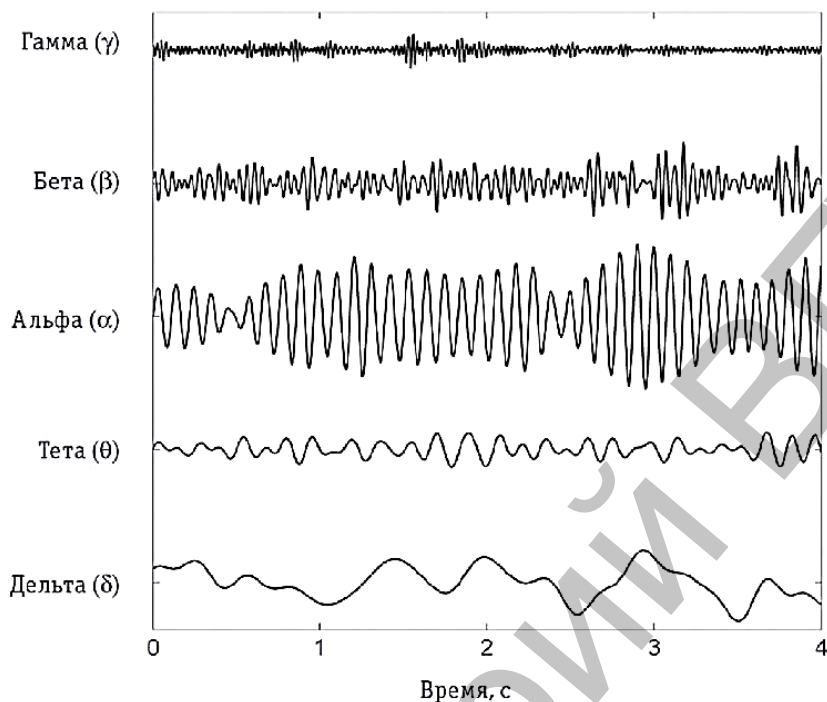


Рис. 7.5 – Ритмы электроэнцефалограммы

Бета-ритм регистрируется при открытых глазах при действии раздражителя или переходе к какой-либо деятельности, а также при активном мышлении, переживании, опасении. Частота 14-30 Гц, амплитуда 25 мкВ. Возникновение этого ритма называется *реакцией десинхронизации ЭЭГ*. Наиболее выражен в лобных и несколько меньше в теменных отделах коры; в затылочной области возникает при нанесении различных, особенно световых, раздражений, при умственной работе, при решении арифметической задачи, при эмоциональном возбуждении и т. п.

Роландический ритм также сменяется бета-ритмом при различных раздражениях, но особенно резко на него влияют проприорецептивные раздражения, возникающие при движении конечностей.

Тета-ритм возникает при переходе от бодрствования ко сну, во время сна со сновидениями и при различных патологических условиях: при гипоксии и умеренно глубоком наркозе. Частота 4-8 Гц, амплитуда 100-300 мкВ.

Дельта-ритм регистрируется при глубоком сне без сновидений, при глубоком наркозе, гипоксии, различных патологических процессах в коре больших и полушарий, а также характерен для состояния очень глубокой медитации. Частота 0,5-3,5 Гц., амплитуда 100-300 мкВ.

Гамма-ритм – регистрируется при максимальной концентрации внимания, осознании и инсайте. Частота 40-150 Гц (иногда до 500 Гц), амплитуда ниже 2-10 мкВ. Если амплитуда превышает 15 мкВ, то это сви-

детельствует о наличии нарушения деятельности головного мозга, в результате которого снижаются когнитивные способности.

Существуют теории, связывающие этот ритм с работой сознания.

Электроэнцефалограмма при смерти мозга.

После смерти коры на ЭЭГ регистрируется полная утрата генерируемых мозгом потенциалов – электрическое молчание мозга.

Редко временная и обратимая утрата электрической активности мозга может наблюдаться сразу после прекращения деятельности сердца и остановки дыхания, при передозировке угнетающих ЦНС веществ, а также при глубокой гипотермии. Электрическое молчание мозга в этих ситуациях не свидетельствует о необратимом прекращении деятельности коры мозга.

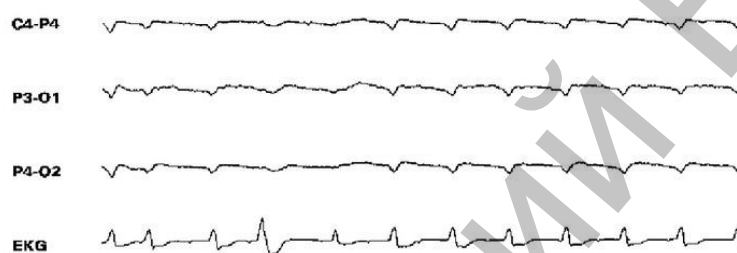


Рис. 7.6 – Электrocеребральное молчание

У людей, находящихся в хроническом вегетативном состоянии с сохраненной функцией ствола мозга, может наблюдаться изоэлектрическая ЭЭГ, вероятно, отражающая необратимую смерть неокортекса.

7.7. Гематоэнцефалический барьер

Термин «гематоэнцефалический барьер» (от гр. *haima* — кровь, *en-серhalon* — мозг) предложен Л.С. Штерн и Р.Готье в 1921 г.

Особенности строения гематоэнцефалического барьера. В эндотелиальных клетках капилляров мозга отсутствуют поры и фенестры. Соседние клетки черепицеобразно накладываются одна на другую, а в области их стыков находятся замыкательные пластинки. Базальная мембрана имеет трехслойное строение и содержит мало перicyтов.

Между кровеносным сосудом и нейроном располагаются клетки нейроглии – астроциты. Их отростки формируют вокруг капилляра футляр, что исключает проникновение веществ в мозговую ткань, минуя глиальные элементы. В непосредственной близости с нейронами находятся перинейрональные глиоциты.

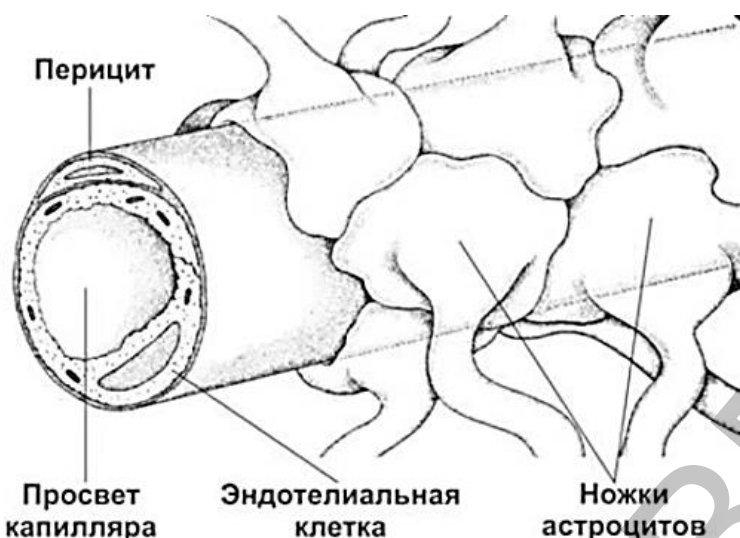


Рис. 7.7 – Схема строения гематоэнцефалического барьера

Внеклеточное пространство, входящее в состав ГЭБ, заполнено основным аморфным веществом из мукополисахаридов и мукопротеинов.

Функции гематоэнцефалического барьера:

- является *гистогематическим барьером*, отгораживающим непосредственную питательную среду тканей мозга от универсальной внутренней среды – крови;
- работает как *селективный фильтр*: *не пропускает* из крови в нервную ткань адреналин, норадреналин, ацетилхолин, дофамин, серотонин, гамма-аминомасляную кислоту, пенициллин, стрептомицин, билирубин, *пропускает*: морфий, атропин, бром, стрихнин, кофеин, эфир, уретан, алкоголь и гамма-оксимасляную кислоту;
- регулирует поступление из крови в цереброспинальную жидкость и нервную ткань циркулирующих в крови веществ;
- задерживает поступление в нервную ткань из крови различных веществ, могущих оказать повреждающее действие на мозг;
- поддерживает состав и постоянство цереброспинальной жидкости (при изменении состава крови константы цереброспинальной жидкости не меняются).

Факторы, повышающие проницаемость гематоэнцефалического барьера:

- нарушение анатомической структуры мозга;
- введение некоторых лекарственных препаратов (антибиотиков) вместе с гиалуронидазой или гистамином;
- длительная бессонница и голодание;
- усиленная мышечная работа (переутомление);
- низкая (34°C) или высокая температура тела ($42-43^{\circ}\text{C}$);
- алкалоз (рН до 7,7) и ацидоз (рН до 6,6);
- введение гипер- и гипотонических растворов в кровь;
- наркоз (эфир, уретан, хлоралгидрат) – повышает проницаемость барьера для сахара.

7.8. Цереброспинальная жидкость (ЦСЖ, ликвор)

Ликвор образуется сосудистым сплетением, элементами мягкой мозговой оболочки, эпендимой желудочков мозга, клетками паренхимы мозга, а также нейронами и глиальными клетками. Суточное количество ликвора варьирует от 100 до 150 мл, а при травмах черепа – до 1000 мл.

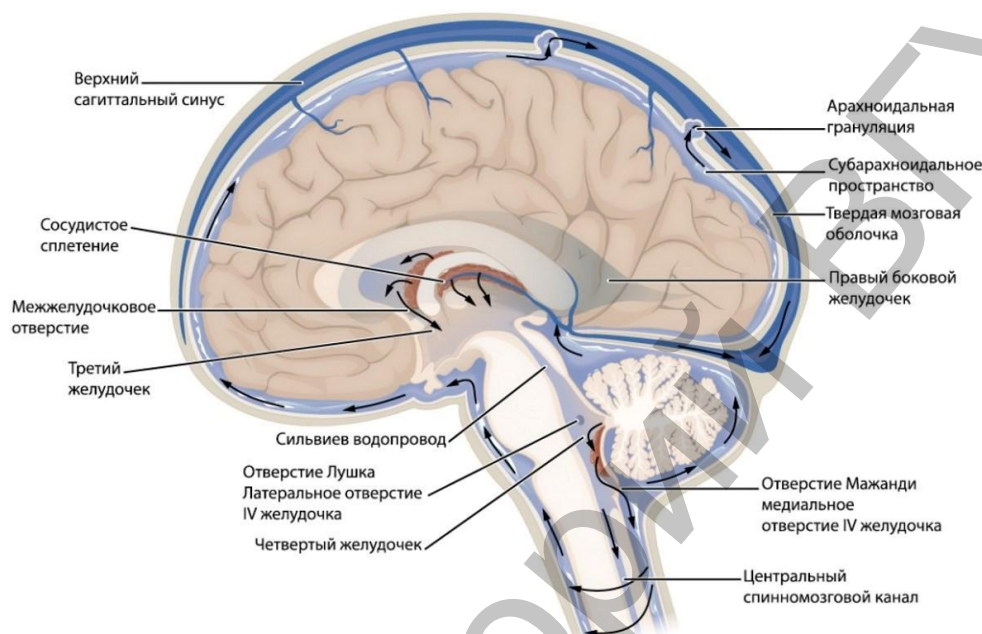


Рис. 7.8 – Ликвородинамика

Свойства ликвора:

давление – в горизонтальном положении составляет 100-200 мм вод.ст. (увеличивается при нарушении гематоэнцефалического барьера, при опухолях, отеке мозга и заболеваниях сердечно-сосудистой системы);
удельный вес – колеблется от 1001 до 1012;
pH – изменяется в пределах 7,35 — 7,8.

Состав ликвора (обновляется 5-10 раз в сутки) – вода (90%) и сухой остаток (10%): – *органические вещества*: белок (отношение между глобулинами и альбуминами равно 0,2-0,3 – коэффициент Кафки), остаточный азот, глюкоза, холестерин, аминокислоты, мочеви́на, моченая кислота, гормоны (АКТГ, гонадотропин, меланофорный гормон, окситоцин, вазопрессин и медиатор ацетилхолин); – *неорганические вещества*: хлориды, железо, калий, кальций, магний и др.; *форменные элементы* (лимфоциты).

Ликвородинамика. Из боковых и III-го желудочков мозга ликвор через отверстие Мажанди и Лушки поступает в IV желудочек и в подмозжечковые цистерны, оттуда в цистерны основания мозга на его выпуклую поверхность, подпаутинное пространство и в центральный канал спинного мозга, затем через венозный синус оттекает в кровь.

ЛЕКЦИЯ 8

ФИЗИОЛОГИЯ АВТОНОМНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

План:

1. Особенности строения и значение автономной нервной системы.
2. Расположение ганглиев и строение проводящих путей автономной нервной системы.
3. Рефлекторная дуга автономной нервной системы.
4. Отделы автономной нервной системы
 - 4.1. Симпатическая нервная система
 - 4.2. Парасимпатическая нервная система
 - 4.3. Метасимпатическая нервная система

8.1. Особенности строения и значение автономной нервной системы

Автономная нервная система – отдел нервной системы организма, регулирующий деятельность внутренних органов, желез внутренней и внешней секреции, кровеносных и лимфатических сосудов.

Синонимы: вегетативная нервная система, ганглионарная нервная система, органная нервная система, висцеральная нервная система, чревная нервная система, *systema nervosum autonomicum*, PNA.

Общее значение автономной нервной системы:

- приспособливает работу внутренних органов к изменениям окружающей среды,
- обеспечивает гомеостаз (постоянство внутренней среды организма),
- участвует во многих поведенческих актах, осуществляемых под управлением головного мозга, влияя на физическую и психическую деятельность человека.

Особенности строения автономной нервной системы:

- очаговость локализации вегетативных ядер в центральной нервной системе;
- скопление тел эффекторных нейронов в виде узлов (ганглиев) на периферии в составе вегетативных сплетений (поэтому спинной мозг лишь косвенно управляет их импульсами);
- двухнейронность нервного пути от вегетативного ядра в центральной нервной системе к иннервируемому органу;
- волокна в автономной нервной системе выходят не сегментарно, как в соматической нервной системе, а из трёх отстоящих друг от друга ограниченных участков мозга: черепного, груднопоясничного и крестцового.

Отделы автономной нервной системы:

1. Центральный отдел:

- парасимпатические ядра 3, 7, 9 и 10 пар черепных нервов, лежащие в мозговом стволе (краниобульбарный отдел),
- ядра, залегающие в сером веществе трёх крестцовых сегментов спинного мозга (сакральный отдел);
- симпатические ядра, расположенные в боковых рогах грудопоясничных сегментов спинного мозга (тораколюмбальный отдел).

2. Периферический отдел:

- автономные нервы, ветви и нервные волокна, выходящие из головного и спинного мозга;
- автономные сплетения;
- узлы (ганглии) автономных сплетений;
- симпатический ствол (правый и левый) с его узлами, межузловыми и соединительными ветвями и симпатическими нервами;
- концевые узлы парасимпатической части автономной нервной системы.

8.2. Расположение ганглиев и строение проводящих путей автономной нервной системы

Нейроны ядер центрального отдела автономной нервной системы – **первые эфферентные нейроны** на пути от центральной нервной системы к иннервируемому органу.

Нервные волокна, образованные отростками первых эфферентных нейронов, – **предузловые (преганглионарные) волокна**: идут до узлов периферической части автономной нервной системы и заканчиваются синапсами на клетках этих узлов, имеют миелиновую оболочку белого цвета, выходят из мозга в составе корешков соответствующих черепных нервов и передних корешков спинномозговых нервов.

Вегетативные узлы (ганглии):

- входят в состав симпатических стволов (есть у большинства позвоночных, кроме круглоротых и хрящевых рыб),
- входят в состав крупных вегетативных сплетений брюшной полости и таза,
- располагаются в области головы,
- располагаются в толще или возле органов пищеварительной и дыхательной систем, а также мочевого аппарата, которые иннервируются автономной нервной системой,
- содержат тела вторых (эфферентных) нейронов, их отростки – **послеузловые (постганглионарные) нервные волокна**.

Постганглионарные нервные волокна: безмиелиновые (серого цвета), медленно проводят возбуждение и характеризуются большим рефрактерным периодом и большей хронаксией.

8.3. Рефлекторная дуга автономной нервной системы

Рефлекторная дуга автономной нервной системы представлена тремя нейронами:

1. *Афферентное звено рефлекторной дуги* – это чувствительный нейрон, тело которого располагается в спинномозговых узлах и в чувствительных узлах черепных нервов, дендрит (рецептор) начинается в органах и тканях, аксон в составе задних корешков спинномозговых нервов или чувствительных корешков черепных нервов направляется к соответствующим ядрам в спинной или головной мозг.
2. *Эфферентное звено* состоит из двух нейронов:
первый (вставочный) нейрон – располагается в вегетативных ядрах ЦНС, находится между афферентным звеном рефлекторной дуги и вторым (эфферентным) нейроном эфферентного пути;
второй нейрон – располагается в периферических узлах автономной нервной системы, его аксон направляется к органам и тканям в составе органических вегетативных или смешанных нервов.

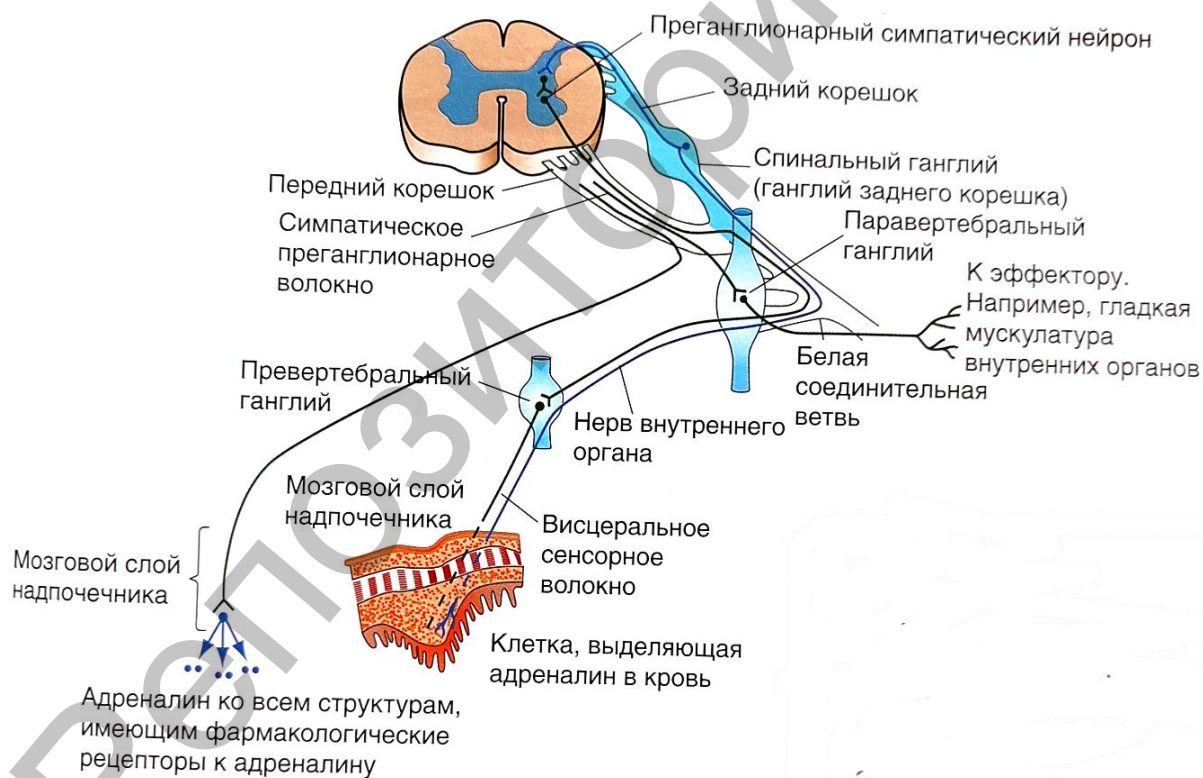


Рисунок 8.1 – Рефлекторная дуга симпатического рефлекса

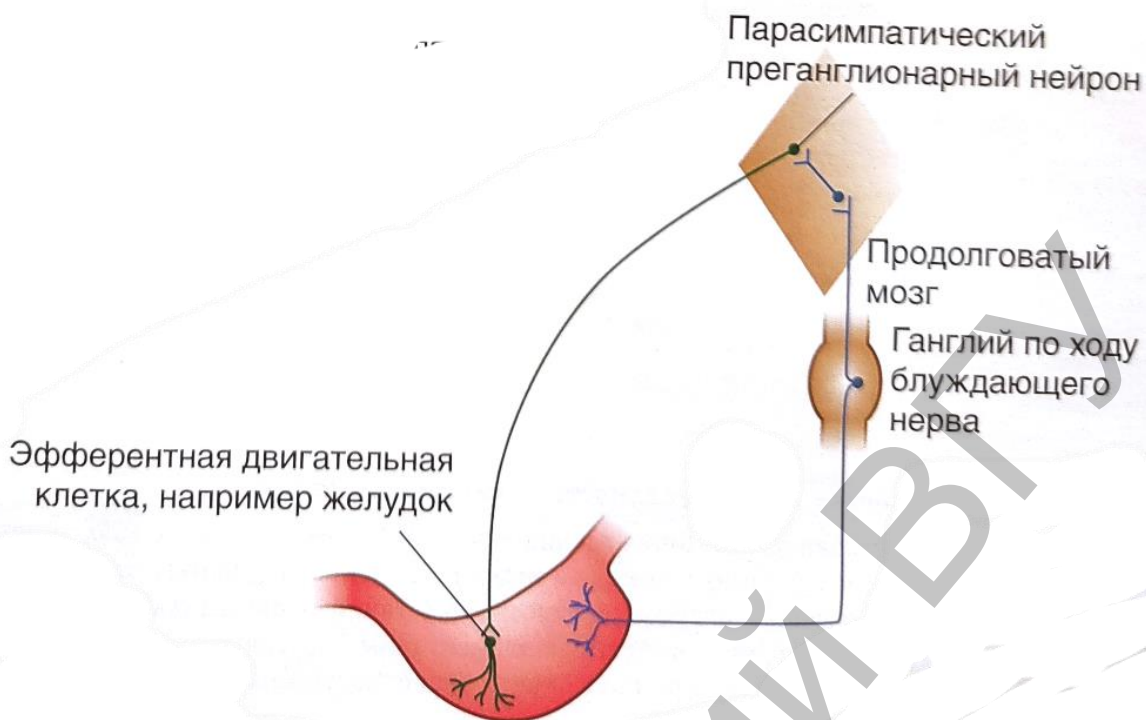


Рисунок 8.2 – Рефлекторная дуга парасимпатического рефлекса

8.4. Отделы автономной нервной системы

На основании топографии вегетативных ядер и узлов, различий в длине аксонов первого и второго нейронов эфферентного пути, а также особенностей функции автономная нервная система подразделяется на симпатическую, парасимпатическую и метасимпатическую.

В большинстве случаев действие парасимпатической и симпатической систем противоположно. Различное связано со спецификой выделяемых ими нейромедиаторов и со спецификой рецепторов, имеющих на пресинаптических и постсинаптических мембранах нейронов автономной нервной системы и их клеток-мишеней.

Для оценки деятельности автономной нервной системы используется показатель – *индекс Кердо*, который вычисляется по формуле:

$$\text{Индекс Кердо} = 100 \times (1 - \text{диастолическое давление/пульс}).$$

Если значение этого индекса больше нуля, то преобладают возбуждающие симпатические влияния в деятельности автономной нервной системы (симпатотония), если меньше нуля, то – тормозные парасимпатические (ваготония), если равен нулю, то между этими влияниями функциональное равновесие.

Нейромедиаторы и клеточные рецепторы автономной нервной системы.

Преганглионарные нейроны обоих отделов автономной нервной системы в качестве основного нейромедиатора выделяют ацетилхолин, который действует на никотиновые рецепторы ацетилхолина на постсинаптической мембране постганглионарных (эффекторных) нейронов.

Постганглионарные нейроны симпатического отдела выделяют в качестве медиатора норадреналин, который действует на адренорецепторы клеток-мишеней.

Постганглионарные нейроны парасимпатического отдела выделяют в качестве медиатора ацетилхолин, который действует на мускариновые рецепторы клеток-мишеней.

При действии ацетилхолина на мускариновые рецепторы симпатических нейронов выделение норадреналина в их синапсах блокируется, а при действии на никотиновые рецепторы – стимулируется.

На пресинаптических мембранах симпатических нейронов преобладают мускариновые рецепторы, и активация парасимпатических нервов снижает уровень выделения норадреналина из симпатических нервов.

При действии на адренорецепторы на пресинаптических мембранах постганглионарных нейронов парасимпатического отдела норадреналина выделение ацетилхолина блокируется.

Таким образом, *симпатические и парасимпатические нервы взаимно ингибируют друг друга.*

8.4.1. Симпатическая нервная система (с греч.- чувствительный, сочувственный) – часть автономной нервной системы, ганглии которой расположены на значительном расстоянии от иннервируемых органов. Активируется при стрессовых реакциях, для неё характерно генерализованное влияние.

Название «симпатическая нервная система» впервые было употреблено в 1732 г, и использовалось для обозначения всей автономной нервной системы. Впоследствии этим термином стали называть только её часть нервной.

Делится на *центральную*, расположенную в спинном мозге, и *периферическую*, включающую многочисленные соединённые друг с другом нервные ветви и узлы.

Центры симпатической системы находятся в боковых рогах грудного и поясничного сегментов.

Симпатические волокна выходят из спинного мозга на протяжении от 1-11 грудного до 2-4 поясничного участка. По своему ходу симпатические волокна отделяются от двигательных соматических и далее в виде белых соединительных ветвей вступают в узлы пограничного симпатического ствола.

Периферическая часть образована нейронами с их отростками, располагающимися в околопозвоночных и удаленных от спинного мозга предпозвоночных узлах. Основным медиатором выделяемым преганглио-

нарными волокнами является ацетилхолин, а постганглионарными волокнами – норадреналин. Симпатические волокна иннервируют все органы.

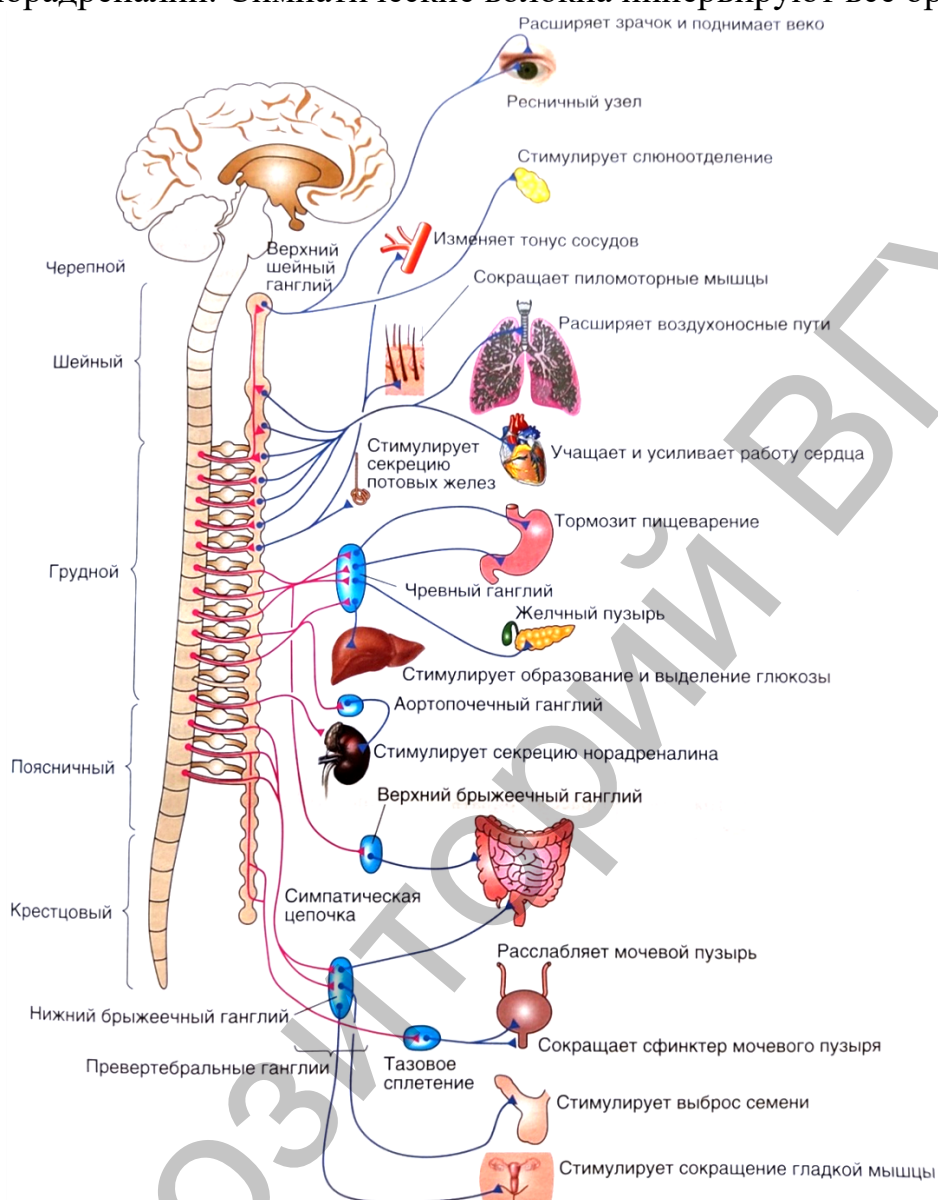


Рисунок 8.3 – Симпатическая нервная система и её влияние на органы

8.4.2. Парасимпатическая нервная система – часть автономной нервной системы, связанная с симпатической нервной системой и функционально ей противопоставляемая.

Термин предложен Д.Ленгли в конце XIX – начале XX века. Означает «околосимпатическая».

Ганглии мелкие, диффузно расположены в толще или на поверхности внутренних органов или на подходах к ним.

Преганглионарные волокна длинные, а постганглионарные – короткие.

Центральный отдел включает ядра головного мозга и крестцового отдела спинного мозга. Головной отдел подразделяют на среднемозговую и продолговатомозговую части.

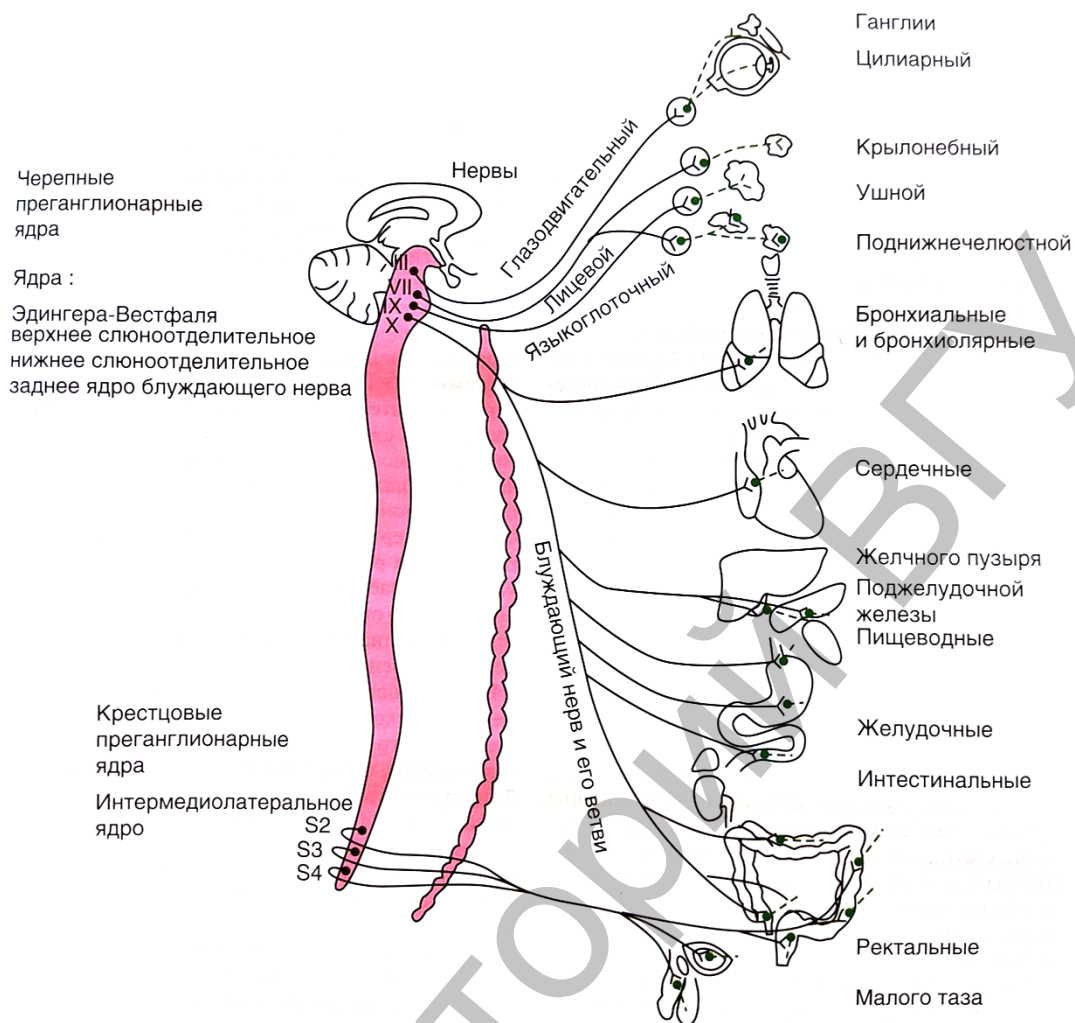


Рисунок 8.4 – Парасимпатическая нервная система и её влияние на органы

Среднемозговая часть представлена ядром Якубовича-Эдингера-Вестфала, расположенным вблизи передних бугров четверохолмия на дне Сильвиева водопровода. Преганглионарные волокна от ядра Эдингера-Вестфала выходят в составе глазодвигательного нерва, и заканчиваются на эффекторных клетках ресничного ганглия (*gangl. ciliare*). Постганглионарные волокна вступают в глазное яблоко и идут к аккомодационной мышце и сфинктеру зрачка.

В продолговатомозговую часть входят ядра VII, IX, X черепно-мозговых нервов:

- VII (лицевой) нерв через поднижнечелюстной ганглий иннервирует подчелюстную и подъязычную слюнные железы, а переключаясь в крылонебном ганглии – слезные железы и слизистую носа;
- IX (языкоглоточный) нерв через околоушной ганглий иннервирует околоушные слюнные железы;
- X (блуждающий) нерв с афферентными и эфферентными парасимпатическими волокнами включает чувствительные и двигательные соматиче-

ские, и эфферентные симпатические волокна, иннервирует практически все внутренние органы до ободочной кишки.

Ядра спинномозгового центра располагаются в боковых рогах серого вещества в области II-IV крестцовых сегментов спинного мозга. Отвечают за иннервацию ободочной кишки и органов малого таза.

8.4.3. Метасимпатическая нервная система – комплекс микроганглионарных образований (интрамуральных ганглиев) и соединяющих их нервов, а также отдельные нейроны и их отростки, расположенные в стенках внутренних органов, которые обладают сократительной активностью. Термин предложен А.Д. Ноздрачевым в конце XX века.

Метасимпатическая нервная система характеризуется высокой степенью относительной независимости от центральной нервной системы и отсутствием ядерной структуры.

Регулирует работу эффекторных аппаратов стенок полых висцеральных органов: гладкие мышцы; секреторный, всасывающий и экскреторный эпителий; капиллярная сеть; местные эндокринные образования; местные иммунные образования.

С точки зрения органной принадлежности выделяют энтеро-метасимпатическую, кардио-метасимпатическую, уретро-метасимпатическую, везикуло-метасимпатическую и метасимпатическую систему матки (в области шейки).

Функции метасимпатической нервной системы: – передаёт влияния центральной нервной системы на объекты управления (за счёт того, что с ней могут контактировать симпатические и парасимпатические волокна); – обеспечивает передачу возбуждения с экстраорганной нервной системы на ткань органа и является посредником между симпатической и парасимпатической нервными отделами и тканью органа; – регулирует органную кровоток; – имеет непосредственное отношение к организации регулирующих влияний на мембранное пищеварение; – благодаря наличию в системе всех компонентов рефлекторных дуг, внутренние органы могут работать без участия центральной нервной системы.

ЛЕКЦИЯ 9

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ. СОМАТОВИСЦЕРАЛЬНАЯ СЕНСОРНАЯ СИСТЕМА

План:

1. Структура и основные функции сенсорных систем.
2. Рецепторы.
3. Соматовисцеральная сенсорная система.
 - 3.1. Кожная механорецепция.
 - 3.2. Терморецепция.
 - 3.3. Проприоцепция.
 - 3.4. Интероцепция.
 - 3.5. Ноцицепция.
 - 3.6. Центральные проекции соматовисцерального анализатора.

9.1. Структура и основные функции сенсорных систем

Сенсорные системы (анализаторы) – специализированные части нервной системы, включающие следующие компоненты:

- периферические рецепторы (*сенсорные органы или органы чувств*);
- отходящие от рецепторов нервные волокна (*проводящие пути*);
- клетки центральной нервной системы, сгруппированные вместе (*сенсорные центры или ядра*);
- клетки не сгруппированные в ядра (*диффузные нервные элементы*).

Эти компоненты составляют три отдела сенсорных систем: периферический, проводниковый и центральный.

Уровень сенсорной системы – это область мозга, в которой находится сенсорный центр или ядро и осуществляется переключение нервных волокон.

В коре больших полушарий находятся наивысшие уровни сенсорных систем или *первичные проекционные зоны анализаторов*. Вокруг первичных проекционных зон находятся *вторичные сенсорные зоны и ассоциативные поля*.

Основные функции сенсорных систем

1. *Рецепция* – преобразование энергии внешнего стимула в нервный сигнал (рецепторный потенциал или электрический импульс).
2. *Кодирование* – трансформирование нервного сигнала в импульсную активность или потенциалы действия нейронов.
3. *Перекодирование* – передача импульсной активности нейронов сенсорным ядрам, на клетках которых происходит переключение нервных волокон и преобразование нервного сигнала.
4. *Анализ свойств сигнала*.

5. *Идентификация свойств сигнала.*
6. *Классификация сигнала.*
7. *Опознание сигнала (принятие решения)* – выражается в двигательной или вегетативной реакции организма, по характеристикам которой оценивается конечный результат анализа и синтеза раздражителей.

Идентификация и классификация связаны с синтезом сведений о сигнале и требуют участия вторичных сенсорных и ассоциативных зон.

9.2. Рецепторы

Рецепторы – специализированные чувствительные образования, воспринимающие и преобразующие раздражения из внешней и внутренней среды организма в специфическую активность нервной системы.

Классификация рецепторов:

1. *По виду адекватного раздражителя:* – механорецепторы, – фоторецепторы, – терморецепторы, – хеморецепторы.
2. *По модальности или качеству вызываемых раздражителями ощущений:* – слуховые, – зрительные, – обонятельные, – вкусовые, – тактильные, – температурные, – болевые (ноцицептивные).
3. *По дальности расположения воспринимаемого стимула:* – дистантные (слух, зрение), – контактные (осязание, обоняние, вкус).
4. *По характеру взаимодействия раздражителей:*
 - экстерорецепторы – воспринимают раздражения внешних агентов;
 - интерорецепторы – реагируют на раздражители внутренней среды;
 - проприорецепторы (рецепторы опорно-двигательного аппарата, являются разновидностью интерорецепторов).
5. *По месту приложения раздражителя:*
 - первичночувствующие (тактильные, обонятельные, интеро- и проприорецепторы) – трансформируют энергию стимула в нервную активность непосредственно в сенсорном нейроне, и по его аксону без промежуточного преобразования нервная активность передаётся к сенсорному ядру (на первый сенсорный уровень);
 - вторичночувствующие (зрительные, слуховые, вестибулярные, вкусовые) - представляют собой высокоспециализированные эпителиальные клетки, к которым подходят нервные волокна периферического сенсорного ганглия, образуя с клетками синаптические контакты.
6. *По функциональной характеристике:*
 - мономодальные (слух, зрение) – все вторичночувствующие, некоторые первичночувствующие;
 - бимодальные (тактильное чувство + боль; тактильное чувство + температура) - некоторые первичночувствующие;
 - полимодальные;

– спонтанноактивные – фиксируют действие стимула на фоне шума усилением или уменьшением частоты разряда *

**Спонтанная активность* (фоновая импульсация) - результат выделения квантов медиатора в области рецепторно-нервного соединения при отсутствии стимула. Рецепторы без спонтанной активности (молчащие), имеют самый низкий порог, и, следовательно, наиболее чувствительны.

Свойства рецепторов:

1. *Чувствительность рецептора* – это способность воспринимать раздражитель, характеризующаяся минимальной величиной стимула, вызывающего возбуждение рецептора или абсолютным порогом чувствительности. Чувствительность рецептора выше чем чувствительность сенсорной системы.

2. *Порог чувствительности* – величина, обратно пропорциональная чувствительности.

3. *Адаптация рецептора* – снижение уровня его возбуждения под действием постоянно действующего раздражителя. По способности к адаптации выделяют *слабо адаптирующиеся рецепторы* (служат для сигнализации об истинных, абсолютных и мгновенных величинах стимулов) и *быстро и полно адаптирующиеся рецепторы* (служат для сигнализации об изменениях стимула на фоне внешнего или внутреннего шума).

При адаптации рецепторов к постоянно действующему стимулу, они теряют некоторое количество информации о нём (например, о продолжительности действия). Чувствительность адаптированного рецептора к изменениям стимула возрастает и любое усиление стимула действует на адаптированный рецептор как новый раздражитель.

Преобразование энергии внешнего стимула в рецепторах и передача его результатов в сенсорные ядра мозга обеспечивается двумя функционально различными процессами: генераторный потенциал (ГП) и рецепторный потенциал (РП или ПД).

Рецепторный потенциал – возникает при действии внешнего стимула на рецептор. При достижении рецепторным потенциалом порогового значения возникает нервный импульс или распространяющееся возбуждение – ***генераторный потенциал***.

В первичночувствующих рецепторах рецепторный и генераторный потенциалы не имеют различий, так как нервный импульс возникает в самой чувствительной части мембраны и распространяется по аксону к первому сенсорному уровню.

Во вторичночувствующих рецепторах изменение рецепторного потенциала рецептора приводит к выделению медиатора в синаптическую щель между ним и окончанием нейрона и развивается генераторный потенциал на мембране нейрона. Генераторный потенциал зависит от силы и длительности стимула, стационарно удерживается в преобразующем

участке нервного окончания и распространяется с затуханием. При достижении порогового уровня генераторный потенциал запускает распространяющиеся импульсы сенсорного нейрона.

Передача нервной активности от рецепторов к сенсорным ядрам. Наиболее точным, надёжным и быстрым является *импульсный способ передачи*, так как импульс (или потенциал действия) превышает по величине различные колебания электрических потенциалов нервной системы, а ток, создаваемый потенциалом действия, превышает минимальный ток, необходимый для его проведения.

Чем сильнее стимул, тем больше импульсов передаётся по волокну. Скорость проведения импульса в толстых сенсорных волокнах больше чем в тонких.

Интенсивность стимула кодируется двумя способами: *число импульсов в единицу времени* (чем выше интенсивность раздражения, тем выше частота импульсации, может достигать 2000 имп/с) и *число нервных волокон, вовлечённых в реакцию*. Возможно сочетание обоих способов кодирования.

9.3. Соматовисцеральная сенсорная система

Классификация рецепторов соматовисцерального анализатора:

1. *По месту расположения:* – кожные рецепторы, – проприорецепторы (мышечные и суставные), – интерорецепторы (висцеральные).
2. *По воспринимаемому раздражителю (по функциям):* – механорецепторы, – терморецепторы, – хеморецепторы, – ноцицепторы (рецепторы боли).

Общие свойства рецепторов соматовисцерального анализатора: не образуют сенсорные органы, а распространены по всему телу; афферентные волокна рецепторов СВС не образуют высокоспециализированные нервы, а входят в многочисленные нервы тела и центральные тракты.

9.3.1. Кожная механорецепция

Тактильные ощущения – ощущения давления или прикосновения, которые вызываются в чувствительных тактильных точках кожи (высокая концентрация точек на коже кончиков пальцев и на губах, низкая – на коже плеч, бёдер и спины).

Пространственный порог различения – мера пространственного различения кожей тактильных стимулов: минимальное расстояние между двумя тактильными стимулами, при которых они воспринимаются как отдельные (ППР кончика языка, пальцев и губ равен 1-3 мм, ППР на спине, плечах и бёдрах составляет 50-100 мм).

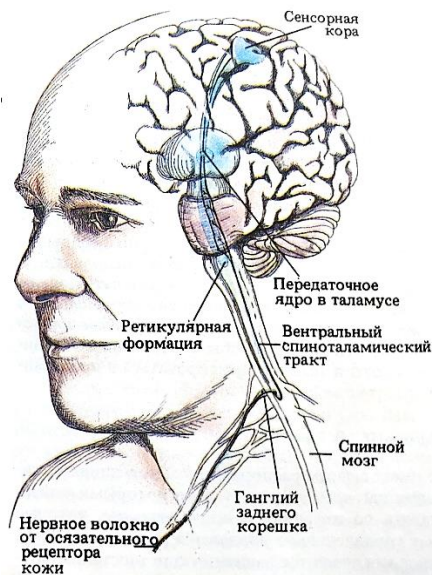


Рис. 9.1 – Тактильный анализатор человека

Тактильные рецепторы:

1. *Инкапсулированные механорецепторы* – иннервируются миелинизированными афферентными волокнами, имеющими диаметр 5-12 мкм и проводящими импульсы со скоростью 30-70 м/с.
2. *Свободные нервные окончания* – нейроны, немиелинизированные аксоны которых проводят импульсы с невысокой скоростью (1 м/с); реагируют импульсом на пороговый уровень интенсивности (считаются пороговыми датчиками, которые отмечают наличие стимула в определенном месте кожи); участвуют в передаче информации о слабых (околопороговых) движущихся по коже стимулах и имеют отношение к ощущению щекотки.

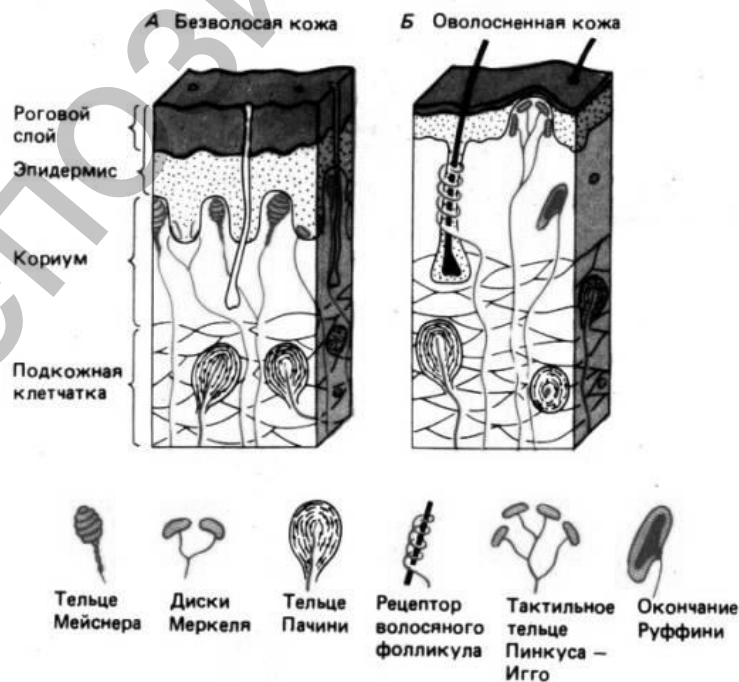


Рис. 9.2. Рецепторы кожи

9.3.2. Терморцепция

Терморцепция (температурное чувство) – ощущения тепла и холода, которые вызываются в температурных точках тела (рецепторах кожи, чувствительных к холоду и теплу).

Терморцепторы:

1. Периферические терморцепторы

- представляют собой свободные нервные окончания;
- *рецепторы холода* (у человека): располагаются в эпидермисе и непосредственно под ним, связаны с тонкими миелинизированными волокнами, на 1 см² кожи кисти 1-5 точек холода;
- *рецепторы тепла* располагаются в верхнем и среднем слоях собственно кожи на 1 см² кожи кисти 0,4 точки тепла;
- при постоянной температуре кожи терморцепторы тонически раздражаются с частотой, зависящей от температуры – статическая реакция;
- при изменении температуры кожи терморцепторы изменяют (понижают или поднимают) частоту разряда – динамическая реакция;
- нечувствительны к нетепловым стимулам;
- обладают малыми рецептивными полями (1 мм² и менее) и каждое афферентное волокно обслуживает только одну точку тепла или холода, а скорость проведения приблизительно от 0,4 м/с до 20 м/с;
- пространственный порог различения для холодных стимулов ниже, чем для тепловых (ППР на бедре для тепловых стимулов в продольном направлении равен 26 см, а в поперечном – 9 см; а для холодных соответственно 16,5 см и 2,9 см);
- отвечают на изменения температуры окружающей среды и участвуют в регуляции температуры тела.

2. Центральные терморцепторы:

- располагаются в гипоталамусе;
- участвуют в регуляции температуры тела: нагревание вызывает одышку и потоотделение, а охлаждение вызывает сужение сосудов и дрожь.

Ощущения, появляющиеся при изменении температуры кожи, определяются:

- *исходной температурой кожи*: при низких температурах кожи (20°C) порог для появления ощущения тепла высокий, а для появления ощущения холода – низкий; при высоких температурах кожи тепловые пороги уменьшаются, а холодные – увеличиваются;
- *условиями стимуляции*: одна и та же температура может вызвать и ощущение тепла, и ощущение холода (исходная температура кожи 32°C и нагревание на 0,5°C вызывает ощущение тепла; исходная температура кожи 33°C и охлаждение на 0,5°C вызывает ощущение холода, но в обоих случаях конечная температура кожи будет равна 32,5°C);

- *скоростью изменения температуры кожи*: если она превышает $0,1^{\circ}\text{C}$ в секунду (6°C в минуту), это почти не влияет на пороги ощущения тепла и холода; при снижении скорости изменения температуры оба показателя возрастают;
- *площадью кожи, на которую действует стимул*: интенсивность ощущений возрастает с увеличением стимулируемой площади.

9.3.3. Проприоцепция

Проприорецепция – совокупность способностей организма ориентироваться в положении своих конечностей по их отношению друг к другу, воспринимать собственные движения и оценивать сопротивление совершаемым движениям.

Свойства проприоцепции:

- ощущение положения конечностей базируется на информации об углах в каждом суставе;
- ощущение движения базируется на информации о направлении и скорости движения при изменениях суставного угла;
- ощущение усилия базируется на способности проприоцепторов оценивать величину мышечного усилия, необходимого для совершения определённого движения, а также для сохранения некоторого положения сустава при действии сопротивления движению;
- адаптации подвержены незначительно.

Проприоцепторы:

- *мышечные веретёна* – в мышцах;
- *органы Гольджи* – в сухожилиях;
- в суставных сумках – *свободные нервные окончания* (связанные с немиелинизированными нервными волокнами), рецепторы типа окончаний Руффини, органов Гольджи и телец Пачини (связаны с миелинизированными нервными волокнами).

Общее представление о положении тела формируется у человека в результате процесса интеграции информации от рецепторов различных мышц, сухожилий и суставов. Этот процесс начинается на уровне подкорковых ядер и в нём используется информация о планируемой активности мышц и о последующем движении.

9.3.4. Интероцепция

Интероцепция – восприятие стимулов, поступающих из внутренней среды организма, от органов и тканей.

Интерорецепторы – свободные нервные окончания или сложные инкапсулированные структуры.

Классификация интероцепторов с учётом функционального назначения и механизма возбуждения:

- *механорецепторы* – находятся в кровеносных и лимфатических сосудах, в сердце, в лёгких, в мышцах и сухожилиях и других структурах, способных под влиянием механического раздражения растягиваться и деформироваться;
- *хеморецепторы* – находятся в аортальном и каротидном клубочках, в слизистых оболочках пищеварительного тракта и органов дыхания, в серозных оболочках;
- *осморецепторы* – реагируют на изменения концентрации активных веществ в крови и внеклеточной жидкости (разновидность хеморецепторов);
- *терморецепторы* – находятся в верхних отделах пищеварительного тракта.

9.3.5. Ноцицепция

Ноцицептивная чувствительность – восприятие стимулов, вызывающих ощущение боли.

Ноцицепторы – свободные нервные окончания с тонкими миелинизированными нервными волокнами (проводят возбуждение со скоростью 11 м/с и обуславливают начальную боль) или с немиелинизированными нервными волокнами (проводят возбуждение со скоростью 1 м/с и обуславливают отставленную боль).

Классификация ноцицепторов:

1. *Кожные ноцицепторы* (механочувствительные и механотермочувствительные).
2. *Ноцицепторы внутренних органов*, образованных гладкими мышцами (механочувствительные, реагирующие на пассивное растяжение или на активное напряжение гладких мышц; хемочувствительные – реагируют на химические вещества и соединения).

Функции боли: информирует организм об опасности, о нарушениях в процессах, протекающих в различных органах и тканях, т.к. вызывается повреждающими, вредными для организма стимулами; используется в постановке диагноза заболевания.

Классификация видов боли и их локализация.

1. **Соматическая боль:**

- *Поверхностная боль (кожа): первая начальная боль* – имеет острый характер, быстро исчезает с прекращением стимуляции, латентный период приблизительно равен 0,2 с.; *вторая начальная или отставленная боль* - возникает после первой при высоких интенсивностях стимуляции, латентный период приблизительно составляет 0,5-1 с., имеет тупой или ноющий характер, ощущается как более диффузная, исчезает медленно, иногда ей сопутствует тошнота и другие негативные реакции организма (покалывание, пощипывание).

- *Глубокая боль* (мышцы кости, суставы, соединительная ткань) – тупая, плохо локализуется, иррадирует в окружающие структуры, сопровождается неприятными ощущениями, тошнотой, сильным потоотделением, падением артериального давления (мышечные судороги, головная боль).
2. *Висцеральная боль* (внутренние органы) – тупая, плохо локализуется, иррадирует в окружающие структуры, сопровождается неприятными ощущениями, тошнотой, сильным потоотделением, падением артериального давления (язва, аппендицит, почечные и печёночные колики).
3. *Проецируемая боль* – возникает при ударе по нерву, проходящему у самой поверхности кожи (локтевой нерв), что вызывает распространение неприятных ощущений на участки, обслуживаемые этим нервом (на предплечье и кисть); при пережатии спинальных нервов в местах их вхождения в спинной мозг в результате повреждения межпозвонковых хрящевых дисков. Аfferентные импульсы в ноцицептивных волокнах вызывают болевые ощущения, которые проецируются в область, связанную с травмируемым спинальным нервом.
4. *Отражённая боль* – болевое ощущение не во внутренних органах, от которых поступают болевые сигналы, а в расположенных на некотором расстоянии от больного органа поверхностных областях или отдельных участках кожи (стенокардия), которые называются дерматомы. *Механизм возникновения отражённой боли*: некоторые кожные болевые аfferенты и болевые аfferенты, идущие от внутренних органов, при вхождении в один и тот же сегмент спинного мозга конвергируют на один и тот же нейрон. Возбуждение таких клеток на периферии интерпретируется человеком как боль.

Субъективные ощущения боли зависят от интенсивности стимула, от состояния эмоциональной, мотивационной и волевой сферы.

Факторы уменьшения боли: отвлечение внимания, стресс, гипноз, экстремальные ситуации и др.

Адаптация к боли в физиологическом смысле не существует: болевые пороги при повторном раздражении не изменяются, а наблюдается сенсбилизация (повышение чувствительности) участка, стимулируемого болевым раздражителем.

Понижение болевого порога – *гипералгезия*.

Повышение болевого порога – *гипалгезия*.

Полная потеря болевой чувствительности – *аналгезия*.

9.3.6. Центральные проекции соматовисцерального анализатора

Аfferентация, связанная с тонкими механическими ощущениями – вибрацией, оценкой положения и движения суставов, осязанием мелких шероховатостей поверхностей проводится по волокнам задних столбов (пучки Голля и Бурдаха) до их ядер под самым основанием чере-

па; отсюда отходит новая группа аксонов, образующих медиальную петлю, которая после пересечения средней линии в области ствола мозга заканчивается в вентро-базальной группе ядер таламуса; здесь начинается группа аксонов, которые заключаются в первичной соматической проекционной зоне коры головного мозга.

Афферентация, связанная с ощущениями плохо локализуемого давления, температуры и боли – проводится в составе передне-бокового пучка по спинно-таламическому и спино-ретикуло-таламическому путям в неспецифические ядра таламуса, откуда широко проецируется в разные области коры.

Нейроны соматической проекционной зоны делятся на группы:

- реагирующие на движение волос;
- реагирующие на раздражение поверхности кожи (быстро адаптируются);
- реагирующие на раздражение глубоких тканей (быстро адаптируются);
- реагирующие на стационарную стимуляцию (медленно адаптируются);
- реагирующие на движение и положение суставов (связаны с проприорецепторами);
- реагирующие на вибрацию.

Участки тела с наиболее обильной рецепцией имеют большой объём проекций в центрах мозга (рука, рот, язык).

Афферентация от висцеральных рецепторов передаётся по аксонам с медленной скоростью проведения, проходящим в задних и вентролатеральных столбах спинного мозга, в различные ядра ствола мозга и таламуса (задне-вентральное и хвостатое ядро), в мозжечок.

Интероцептивные ощущения по интенсивности в норме находятся на околопороговых уровнях, при различных нарушениях внутренней среды организма чувствительность увеличивается.

Афферентация от болевых рецепторов передается в мозг с помощью двух систем: медиальной (ответственна за стойкую тоническую боль) и латеральной.

Медиальная система боли: проходит через центральные участки ствола мозга и передаёт сигналы в лимбическую систему головного мозга, а завершается в таламической области; состоит из мелких волокон, проводит сигналы медленно; передаёт диффузные неприятные ощущения.

Латеральная система боли: состоит из нервных трактов, проецирующихся в соматосенсорную кору головного мозга; отвечает за сенсорное качество боли (характер ощущения) – укол, жжение и т.д.; активность системы быстро затухает, поэтому физическая боль кратковременна и подвергается торможению со стороны других структур.

Нормальные болевые ощущения возможны только при условии корректной работы корковых и подкорковых отделов центральной нервной системы, относящихся к ноцицептивной чувствительности. При нарушении процесса переработки болевых сигналов ЦНС, чувствительность не исчезает, а видоизменяются болевые ощущения.

ЛЕКЦИЯ 10

ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

План:

1. Зрительная сенсорная система.
2. Слуховая сенсорная система.
3. Вестибулярная сенсорная система.
4. Обонятельная сенсорная система.
5. Вкусовая сенсорная система.

10.1. Зрительная сенсорная система

Зрительный анализатор – совокупность защитных, оптических, рецепторных и нервных структур, воспринимающих и анализирующих световые раздражители.

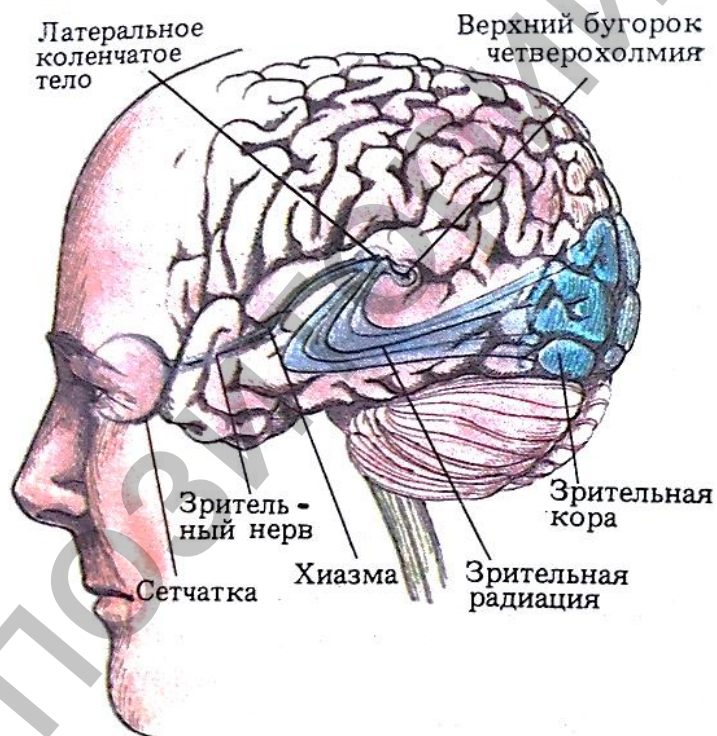


Рис. 10.1 – Зрительный анализатор человека

1. Периферический отдел зрительного анализатора:

Оптическая система глаза – совокупность структур (линз), формирующая на сетчатке перевернутое и уменьшенное изображение рассматриваемых предметов. Оптическую систему глаза образуют роговица, передняя и задняя камеры, заполненные водянистой влагой, радужная оболочка, окружающая зрачок, хрусталик, стекловидное тело.

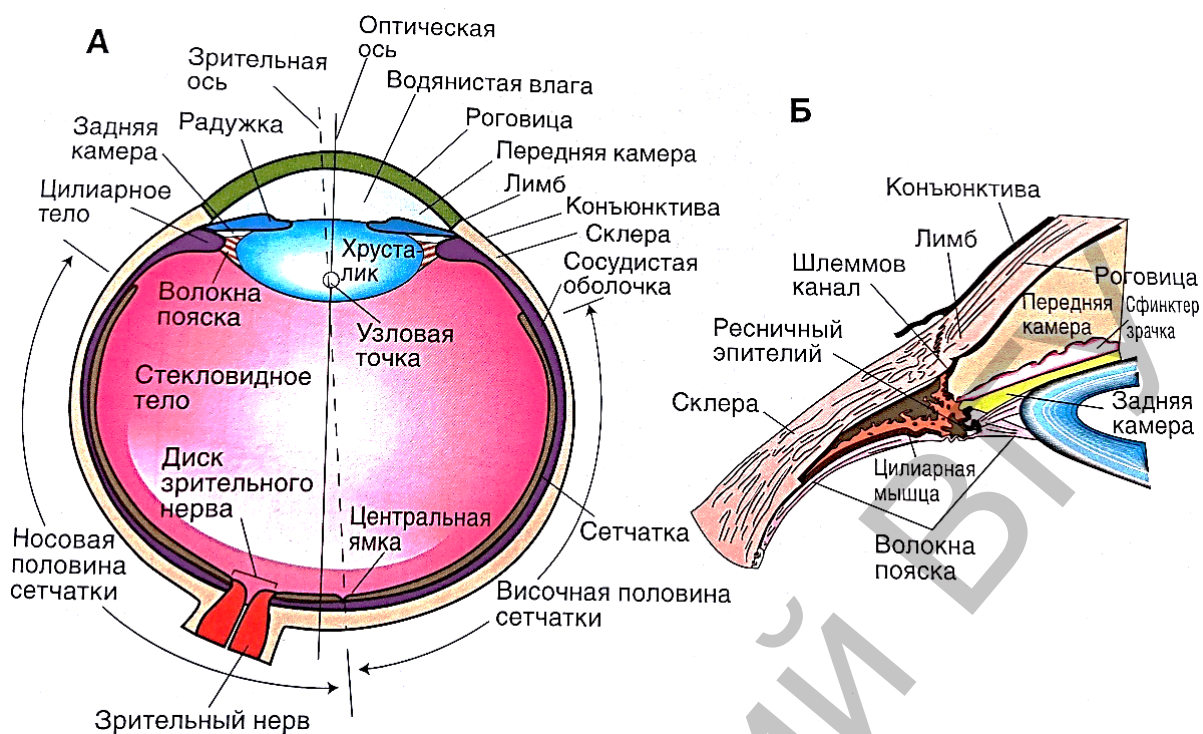


Рис. 10.2 – Схема строения глаза человека:
 А – горизонтальное сечение правого глаза,
 Б – передняя часть глаза в области лимба
 (соединения роговицы и склеры)

Преломляющая сила оптической системы выражается в *диоптриях*.

Индексы преломления компонентов глаза в сравнении с воздухом (1,0003): роговица – 1,376; водянистая влага передней камеры глаза – 1,336; хрусталик – 1,386; стекловидное тело – 1,336.

Фоторецепторный аппарат глаза – сетчатка, включает фоторецепторные клетки: палочки и колбочки.

Палочки (110-125 млн.) ответственны за сумеречное зрение, содержат зрительный пигмент *родопсин*, располагаются по периферии сетчатки.

Колбочки (6-7 млн.) локализованы в центре сетчатки и содержат 3 типа зрительных пигментов, которые воспринимают лучи синей части спектра (*йодопсин*), зелёной (*хлоролаб*) и красной (*эритролаб*).

Участок сетчатки с наибольшей концентрацией колбочек (150 тыс/мм²) – *центральная ямка* – это область лучшего восприятия света.

В ответ на действие кванта света в палочках и колбочках запускается ряд фотохимических реакций, связанных с распадом фотопигментов и их последующим ресинтезом, проходящим в темноте.

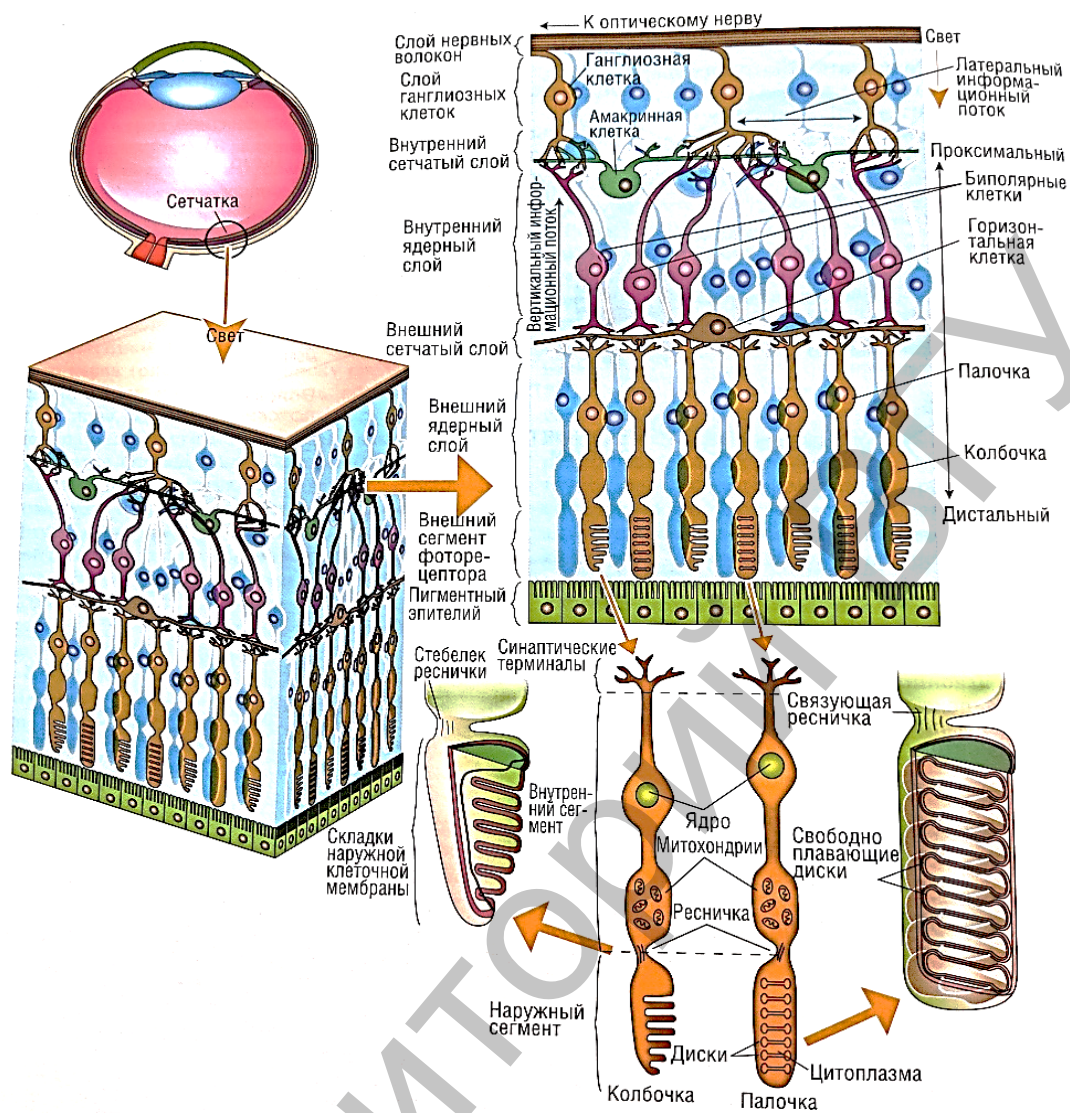


Рис. 10.3 – Зрительная рецепция

2. Проводниковый отдел зрительного анализатора.

Фоторецепторные клетки сетчатки контактируют с биполярными клетками (первый нейрон зрительного анализатора), которые образуют синаптические контакты с ганглиозными клетками (второй нейрон). Аксоны ганглиозных клеток (800 тыс.) образуют зрительный нерв. Место выхода зрительного нерва из сетчатки – *слепое пятно*.

В области основания черепа часть волокон зрительных нервов (500 тыс.) переходит на противоположную сторону. Затем оба зрительных тракта, состоящих уже из перекрещенных и оставшихся волокон, направляются в *подкорковые центры зрительного анализатора*: латеральные коленчатые тела, верхние бугры четверохолмия, подушку зрительного бугра, супрахиазмальные ядра гипоталамуса, ядра глазодвигательного нерва.

3. Центральный отдел зрительного анализатора.

Представлен клетками первичной и вторичной зрительных зон, расположенных затылочной доле коры больших полушарий.

4. Вспомогательный аппарат зрительного анализатора.

Включает структуры, обеспечивающие защитные функции: слёзная железа, веки, ресницы, брови.

Глаза, свойственные представителям различных типов животных, представлены на рисунке:

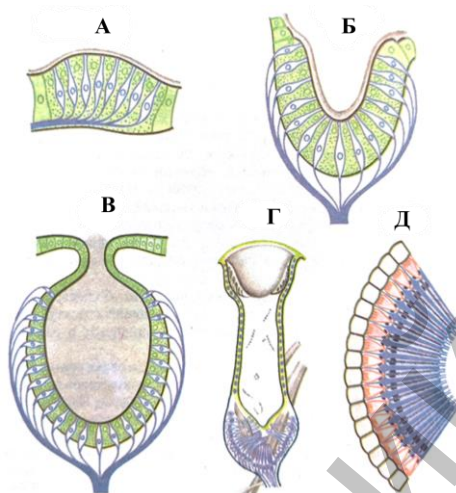


Рис. 10.4 – Типы глаз у животных: А – кишечнополостные, Б – брюхоногие моллюски, В – ямкообразный глаз головоногих моллюсков (наутилус), Г – камерный глаз головоногих моллюсков, Д – сложный фасеточный глаз насекомых.

Свет и его характеристики

Свет – это электромагнитное излучение с различными длинами волн. Способность видеть объекты связана с отражением света от их поверхности. Цвет предмета зависит от того, какую часть спектра он отражает или поглощает.

Характеристики светового стимула:

- *частота* – величина, обратная длине волны, определяет окраску света;
- *интенсивность* – определяет яркость света (диапазон интенсивностей, воспринимаемых глазом человека – 10^{16}).

Показатели зрения

1. Диапазон, воспринимаемых частот или длин волн света.

Длина волны, нм	Психологический коррелят
400	фиолетовый
450	синий
500	зелёный
550	жёлто-зелёный
600	оранжевый
700	красный

2. Диапазон интенсивностей световых волн от порога восприятия до болевого порога.

Интенсивность, дБ	Психологический коррелят
160	болевого порог
140	солнечный свет
80	белая бумага при свете настольной лампы
60	экран телевизора
40	наименьшее освещение, при котором различимы цвета

3. Острота зрения (пространственная разрешающая способность) – минимальное различимое глазом угловое расстояние между двумя точками (объектами).

4. Временная разрешающая способность – зависимость пороговой интенсивности света от длительности его воздействия. Эта связь сохраняется лишь при коротких длительностях стимулов – до 20 мс, а при 20-250 мс и выше она исчезает и решающим фактором восприятия света становится интенсивность.

5. Критическая частота мелькания – частота вспышек, при которой ряд последовательных вспышек воспринимается как непрерывный свет. При средней интенсивности света КЧМ равен 16-20 в 1 сек. Чем выше частота вспышек, тем выше КЧМ. Высота вспышек и КЧМ связаны: процесс суммации обеспечивает плавное слияние последовательных изображений в непрерывный поток зрительных впечатлений.

6. Порог световой чувствительности и адаптации – наименьшая интенсивность света, которую человек способен увидеть 10^{-10} - 10^{-11} эрг/с. На величину ПСЧ влияет процесс адаптации – изменение чувствительности зрительной системы в зависимости от исходной освещённости.

При низкой интенсивности света в окружающей среде развивается *темновая адаптация* и чувствительность зрения возрастает. Длительность полной темновой адаптации равна 30 мин.

При высокой интенсивности света в окружающей среде развивается *световая адаптация*, заканчивающаяся через 15-60 с.

Различия темновой и световой адаптации связаны со скоростью химических процессов распада и синтеза пигментов сетчатки.

7. Способность к восприятию цветов.

Восприятие цвета зависит для монохроматических лучей (с одной длиной волны) от длины волны света, попадающего в глаз.

Существует 3 основных цвета: красный – 700 нм, зелёный – 546 нм, синий – 435 нм; в результате смешивания основных цветов получается любой другой цвет. Белый цвет содержит все длины световых волн.

Цветовое зрение

Цветовое зрение объясняется на основе предположения о существовании в сетчатке фоторецепторов с 3-мя типами пигментов, обеспечивающих восприятие волн синей, зелёной и красной части спектра.

Цветовая слепота (дальтонизм) – нарушение восприятия света, связанное с отсутствием определённого гена в X-хромосоме.

Типы цветовой слепоты:

- *протанопия* – отсутствие чувствительности к красному цвету;
- *дейтеранопия* – отсутствие чувствительности к зелёному цвету;
- *тританопия* – отсутствие чувствительности к синему цвету;
- *монохроматия* – полная цветовая слепота.

Стереоскопия

Стереоскопия – восприятие глубины. В основе стереоскопии лежит *диспаратность двух изображений* – небольшие геометрические различия в изображениях, фиксируемых разными глазами при бинокулярном зрении. Диспаратность тем выше, чем ближе находится рассматриваемый объект. Следовательно, на больших расстояниях между стимулом и глазом глубина изображения не воспринимается.

Аномалии рефракции

При *нормальной рефракции* параллельные лучи от далеко расположенных предметов собираются в центральной ямке сетчатки.

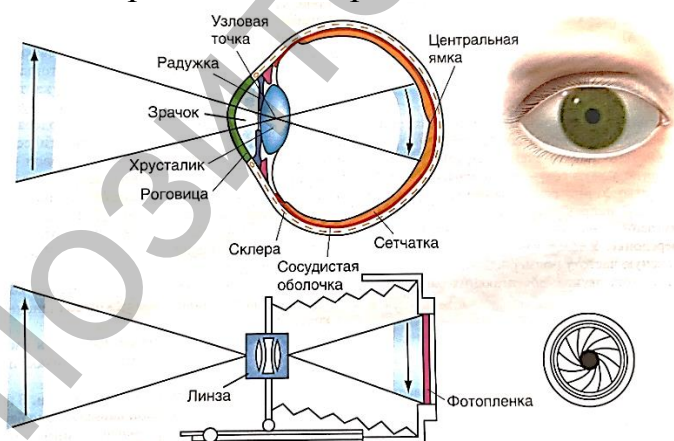


Рис. 10.5 – Сходство между оптическими системами глаза и фотоаппарата

При *миопии* (близорукости) лучи от далеко расположенных предметов фокусируются впереди сетчатки. В результате близкие предметы видятся хорошо, а удалённые – расплывчато. Миопия возникает при большой длине глазного яблока и высокой преломляющей силе.

При *метропии* (дальнозоркости), обусловленной малой длиной глазного яблока и снижением преломляющей способности, лучи от далеко расположенных предметов фокусируются за сетчаткой. В результате чётко воспринимаются удалённые предметы, а близкие расплывчато.

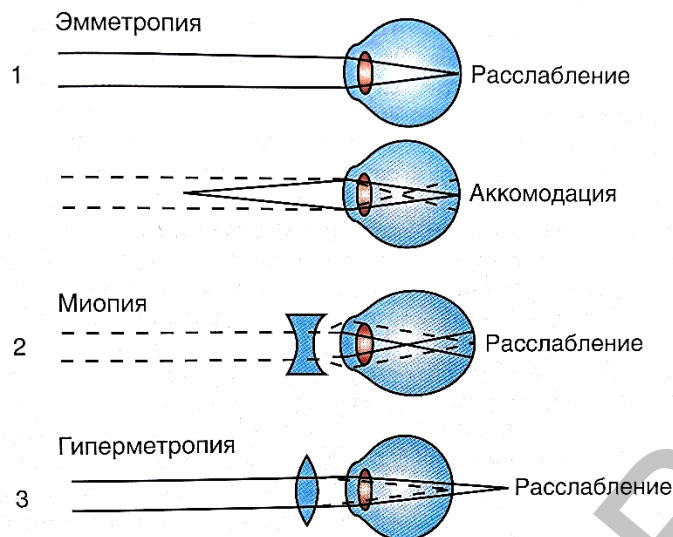


Рис. 10.6 – Аккомодация и её нарушения

С возрастом хрусталик теряет эластичность, что приводит к развитию *пресбиопии* (старческой дальнозоркости).

10.2. Слуховая сенсорная система

Структура слухового анализатора. Слуховой анализатор воспринимает *звуковые сигналы*, представляющие собой колебания воздуха с разной частотой и силой, трансформирует механическую энергию этих колебаний в нервное возбуждение, которое субъективно воспринимается как *звуковое ощущение*.

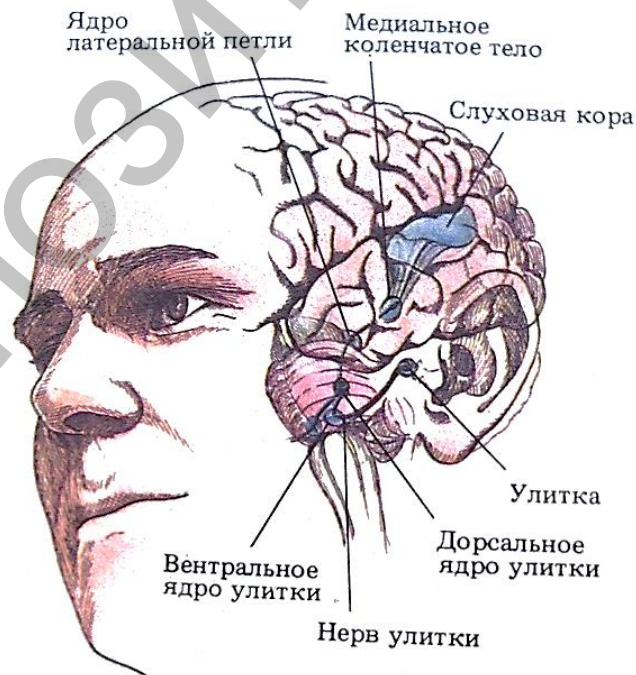


Рис. 10.7 – Слуховой анализатор человека

1. Периферическая часть слухового анализатора или орган слуха состоит из трех основных отделов: звукоулавливающий аппарат (наружное ухо), звукопередающий аппарат (*среднее ухо*), звуковоспринимающий аппарат (*внутреннее ухо*).

Наружное ухо состоит из ушной раковины, наружного слухового прохода и барабанной перепонки. Наружное ухо выполняет защитную функцию, охраняя отдельные структуры уха от механических и температурных воздействий, обеспечивает постоянную температуру и влажность, необходимую для сохранения упругих свойств барабанной перепонки.

Ушная раковина улавливает звуковые колебания, концентрирует их и направляет в наружный слуховой проход.

Наружный слуховой проход проводит звуковые колебания к барабанной перепонке и играет роль резонатора, собственная частота колебаний которого составляет 3000 Гц. При действии на ухо звуковых колебаний, близких по своим значениям к 3000 Гц, давление на барабанную перепонку увеличивается.

Барабанная перепонка — малоподвижная и слаборастяжимая мембрана конической формы с вершиной, направленной в полость среднего уха, и площадью 66-69,5 мм². Основная функция барабанной перепонки — передача звуковых колебаний в среднее ухо.

Среднее ухо содержит цепь соединенных между собой косточек: *молоточка, наковальни и стремечка*. Рукоятка молоточка прикреплена к барабанной перепонке, основание стремечка — к овальному окну. Благодаря передаточной функции слуховых косточек давление звука в области круглого окна улитки увеличивается в 20 раз.

В среднем ухе находятся две мышцы: мышца, натягивающая *барабанную перепонку* и прикрепленная к ручке молоточка, и *стапедиальная*, прикрепленная к стремечку. За счет сокращения этих мышц происходит уменьшение амплитуды колебаний барабанной перепонки и снижение коэффициента передачи уровня звукового давления на область внутреннего уха. Эти мышцы выполняют защитную функцию при действии звуковых колебаний больше 90 дБ и действующих длительное время. При резких внезапных звуках (удар в колокол) этот механизм не срабатывает.

Сокращения стапедиальной мышцы происходят при жевании, глотании, зевании, во время речи и пения, при этом низкочастотные звуки подавляются, а высокочастотные проходят к внутреннему уху. В полости среднего уха давление приближается к атмосферному, это необходимо для нормальных колебаний барабанной перепонки. Уравновешиванию давления (при глотании) способствует специальное образование — *евстахиева труба*, которая соединяет носоглотку с полостью среднего уха.

Внутреннее ухо соединено со средним с помощью овального окна, в котором неподвижно укреплено основание стремечка. Состоит из костного и

лежащего в нем перепончатого лабиринтов, в котором находятся *вестибулярный* (преддверие и полукружные каналы) и *слуховой аппараты* (улитка).

Улитка

Улитка имеет длину 3,5 мм, что составляет 2,5 завитка. Она разделена двумя мембранами: основной и *мембраной Рейснера* на три хода или лестницы: *барабанную*, *среднюю* и *вестибулярную*. Вестибулярная и барабанная лестницы соединены между собой через *геликотрему*. Обе эти лестницы заполнены *перилимфой*, сходной по химическому составу со спинномозговой жидкостью и содержащей много ионов натрия.

Средняя лестница изолирована и заполнена *эндолимфой*, богатой ионами K^+ и напоминающей по своему составу внутриклеточную жидкость. Это обуславливает положительный заряд эндолимфы по отношению к перилимфе.

Основание барабанной лестницы сообщается со средним ухом с помощью еще одного отверстия – *круглого окна*, закрытого тонкой мембраной.

Кортиев орган – собственно звуковоспринимающий аппарат. Расположен на основной мембране средней лестницы и содержит рецепторы – внутренние и наружные волосковые клетки, несущие только стереоцилии. Внутренние волосковые клетки (у человека около 3500) располагаются в один ряд. Наружные волосковые клетки располагаются в три ряда, их приблизительно 12000. Слуховые рецепторы – вторичночувствующие.

Над кортиевым органом находится *текториальная (покровная) мембрана* – желеобразная масса, соединенная с кортиевым органом и с внутренней стенкой улитки. Стереоцилии наружных и, вероятно, внутренних волосковых клеток контактируют с текториальной мембраной. При движении основной мембраны покровная мембрана сгибает волоски рецепторных клеток, воздействуя в большей степени на наружные волосковые клетки, чем на внутренние. В результате деформации волосков возникает возбуждение волосковых клеток,

Сосудистая полоска – область с высокой метаболической активностью и хорошим кровоснабжением, располагается на наружной стороне средней лестницы. Она обеспечивает улитку энергией и регулирует состав эндолимфы.

Некоторые диуретики блокируют не только ионные насосы почечных канальцев, но и влияют на ионные насосы сосудистой полоски, оказывая ототоксическое побочное действие, и могут приводить к глухоте.

Основная мембрана состоит из эластических волокон. Вблизи овального окна у основания улитки она составляет всего 0,04 мм, а по направлению к вершине она расширяется и у геликотремы равна 0,5 мм. Основная мембрана слабо натянута, что создает условия для колебательных движений в зависимости от воздействия на нее звуковых волн различной частоты. Во-

слуховой, или кохлеарный, нерв (VIII пара черепно-мозговых нервов). Кохлеарный нерв проходит в продолговатый мозг и заканчивается на клетках кохлеарных ядер (2-й нейрон). Нервные волокна от кохлеарных ядер в составе боковой петли доходят до верхней оливы (3-й нейрон). Одна часть волокон латеральной петли достигает среднего мозга — ядер нижних бугров четверохолмия, другая — медиального коленчатого тела зрительных бугров, где происходит переключение и находится четвертый нейрон. Далее волокна в составе слуховой радиации заканчиваются в центральной части слухового анализатора – в коре верхней части височной доли большого мозга.

В спиральном ганглии происходит пространственно раздельное представление низких и высоких частот.

Нижние бугры четверохолмия отвечают за ориентировочный рефлекс (поворот головы в сторону источника звука).

3. Центральный отдел слухового анализатора. Височная доля коры больших полушарий принимает участие в переработке звуковой информации в процессе дифференцировки звуков, и отвечает за бинауральный слух.

Механизм передачи звуковых колебаний

Звуковые колебания, воздействуя на систему слуховых косточек среднего уха, приводят к колебательным движениям мембраны овального окна, которая, прогибаясь, вызывает волнообразные перемещения перилимфы в вестибулярной и через геликотрему – в барабанной лестницах. Колебания перилимфы доходят до круглого окна и приводят к смещению его мембраны по направлению к среднему уху. Движения перилимфы верхней и нижней лестниц (каналов) передаются на вестибулярную мембрану, а затем на полость среднего канала, приводя в движение эндолимфу и базилярную мембрану.

Если на ухо действуют низкочастотные звуки (до 1000 Гц), то, происходит смещение базилярной мембраны на всем её протяжении.

При действии высокочастотных колебаний происходит перемещение укороченного по длине колеблющегося столба жидкости ближе к овальному окну и наиболее жёсткому и упругому участку базилярной мембраны. Вследствие смещений последней волоски рецептивных клеток контактируют с текториальной мембраной. При этом реснички волосковых клеток деформируются. В результате энергия звуковых колебаний трансформируется в электрический разряд (нервный импульс) волосковых клеток.

Помимо воздушной проводимости существует *костная проводимость звука* (костями черепа). Ощущение звука возникает когда вибрирующий предмет (камертон) прикладывают к сосцевидному отростку височной кости и звуковые колебания распространяются непосредственно через череп.

Определение костной проводимости звука позволяет выявить патологию внутреннего уха.

Механизм восприятия звуков различной частоты

Существуют две теории восприятия звуков.

1. Резонансная теория слуха Г.Д.Гельмгольца (1885 г.).

Базиллярная мембрана состоит из отдельных волокон (струн резонатора), настроенных на звуки определенной частоты. Так, звуки высокой частоты принимаются короткими волокнами базилярной мембраны, расположенными ближе к основанию улитки, низкой частоты — длинными волокнами вершины улитки.

2. Теория места — основана на различной способности волосковых клеток, расположенных в разных местах базилярной мембраны, воспринимать звуки разной частоты. Повреждение отдельных участков базилярной мембраны с волосковыми клетками приводит к повышению порога восприятия звуков определенной частоты.

Слуховая адаптация

Понижение слуховой чувствительности, развивающееся в процессе длительного действия звука большой интенсивности или после его прекращения — *слуховая адаптация*. Она обусловлена изменениями в периферических и центральных отделах слухового анализатора.

Ухо, адаптированное к тишине, обладает более низким порогом слуховой чувствительности. При длительном действии звуков большой интенсивности (громкая музыка, работа в шумных цехах) порог слуховой чувствительности повышается.

Пространственный слух

Способность человека и животного локализовать источник звука в пространстве называется *пространственным слухом*.

Пути осуществления слуховой ориентации: а) определение местоположения самого звучащего объекта (*первичная локализация*), б) с помощью отраженных от различных объектов звуковых волн (*эхолокация*).

Эхолокация помогает ориентироваться в пространстве некоторым животным (дельфинам, летучим мышам), а также людям, потерявшим зрение. Пространственное восприятие звука возможно при наличии бинаурального слуха, т.е. способности определить местонахождение источника звука одновременно правым и левым ухом.

Пределы слышимости, острота слуха

Человеческое ухо различает звуки по *высоте или частоте* звуковых колебаний от 20 до 16000 Гц, по *громкости* (силе звуковых колебаний, его амплитуде) и по *тембру* (окраске звука).

Частоты выше 16000 Гц называются *ультразвуковыми*, а ниже 20 Гц — *инфразвуковыми*. Для речи, хорошо воспринимаемой человеческим ухом,

характерен диапазон от 200 до 3000 Гц – это *речевая зона*. С возрастом чувствительность к высоким частотам снижается (старческая тугоухость).

Частота звука определяет *абсолютный порог слышимости* или минимальную силу слышимого звука. В области 1000-4000 Гц слух человека максимально чувствителен. Звуки выше 16 000 — 20 000 Гц вызывают неприятные ощущения давления и боли в ухе. Это верхний предел слышимости.

Единицей громкости звука является *бел* – это десятичный логарифм отношения действующей интенсивности звука J к его пороговой интенсивности J_0 . В практике обычно используют в качестве единицы громкости *децибел (дБ)*, т.е. 0,1 бела. Максимальный порог громкости, вызывающий болевые ощущения, равен 130-140 дБ.

Определяется порог слышимости с помощью метода *аудиометрии*.

10.3. Вестибулярная сенсорная система

Вестибулярный анализатор воспринимает и анализирует изменения положения головы и тела в пространстве, а также направление движения тела.

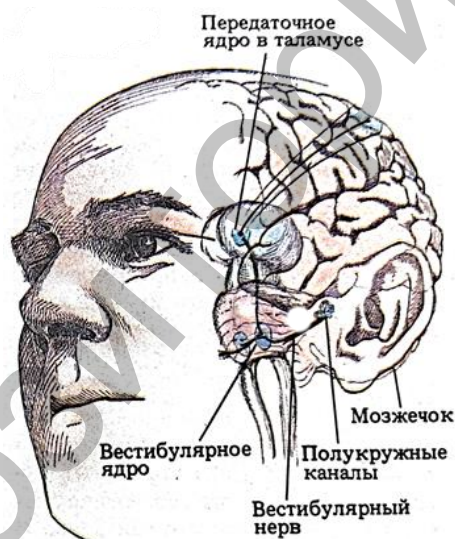


Рис. 10.10 – Вестибулярный анализатор

1. Периферический отдел образует *вестибулярный аппарат*, который находится в костном лабиринте пирамиды височной кости и состоит из *преддверия* и *трёх полукружных каналов*.

Преддверие состоит из мешочка и маточки. В каждом мешочке имеются макулы – небольшие возвышения, содержащие отолитовый аппарат.

Отолитовый аппарат – скопление рецепторных клеток колбообразной и цилиндрической формы, покрытых отолитовой мембраной – желеобразно массой, состоящей из мукополисахаридов и кристаллов кальция.

Вестибулорецепторы являются вторичночувствующими и на своей свободной поверхности содержат 60-80 тонких волосков или *стереоцилий*,

и один толстый – *киноцилий*. Возбуждение рецепторов происходит при перемещении желеобразной массы, которая отклоняет стереоцилии, погруженные в неё. Смещение стереоцилиев в сторону киноцилия вызывает возбуждающий эффект, в противоположную сторону – тормозной.

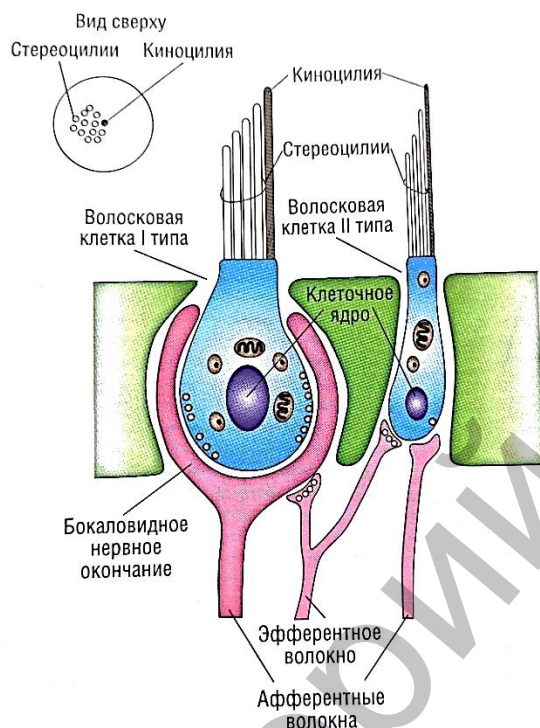


Рис. 10.11 – Вестибулярные волосковые клетки

Отолитовый аппарат преддверия воспринимает прямолинейное движение, ускорение, замедление, наклоны головы и тела, тряску и качку.

Рецепторный аппарат полукружных каналов реагирует на вращательные движения вокруг своей оси, их угловое ускорение или замедление.

2. Проводниковый отдел включает: *1-й нейрон* – биполярные клетки, расположенные в вестибулярном ганглии. Периферические отростки этих клеток контактируют с рецепторными, а центральные в составе вестибулярного нерва (VIII пара черепно-мозговых нервов) идут в вестибулярные ядра продолговатого мозга, содержащие *2-й нейрон*. Из них импульсы поступают к таламическим ядрам (*3-й нейрон*), мозжечку, ядрам глазодвигательных мышц, к вестибулярным ядрам противоположной стороны, к мотонейронам шейного отдела спинного мозга, а через вестибуло-спинальный тракт – к мотонейронам мышц-разгибателей, к ретикулярной формации и гипоталамусу.

3. Центральный отдел находится в задней постцентральной извилине коры больших полушарий, куда по таламокортикальным путям поступает информация о положении тела в пространстве; и впереди от центральной извилины – сюда через вестибуло-мозжечково-таламический тракт поступает информация о поддержании тонических реакций, связанных с оценкой позы.

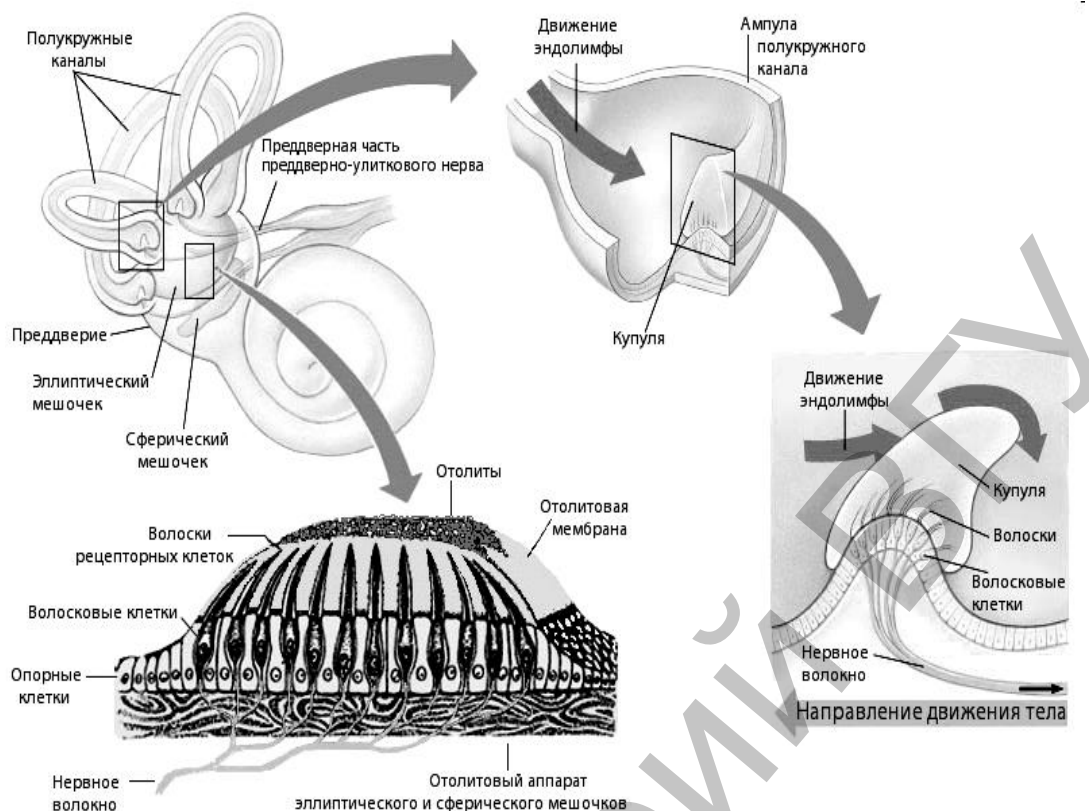


Рис. 10.12 – Периферический отдел вестибулярного анализатора

Чувствительность вестибулярного анализатора

Порог различения ускорения при прямолинейном движении – 2-20 см/с; порог различения вращения при угловом ускорении – 2-3 градуса/с; порог различения наклона головы в сторону – приблизительно 1 градус, вперёд-назад – приблизительно 1,5-2 градуса. При нарушении деятельности вестибулярного анализатора развиваются различные формы болезни движения.

10.4. Обонятельная сенсорная система

Обонятельный анализатор обеспечивает восприятие и распознавание запахов, пахучих веществ, содержащихся в воздухе.

1. Периферический отдел располагается в задней части носового хода и представляет собой эпителий, включающий обонятельные рецепторные клетки, опорные и базальные клетки. Сверху обонятельный эпителий покрыт слоем слизи.

Рецепторная клетка, являясь первично-чувствующей, имеет дендрит с ресничками, погруженными в слой слизи. Движение ресничек обеспечивают захват молекул пахучих веществ и контакт с ними. Генерирование рецепторного потенциала возникает после взаимодействия молекулы пахучего вещества со специализированными белками, встроенными в мембрану рецептора (по принципу ключ к замку).

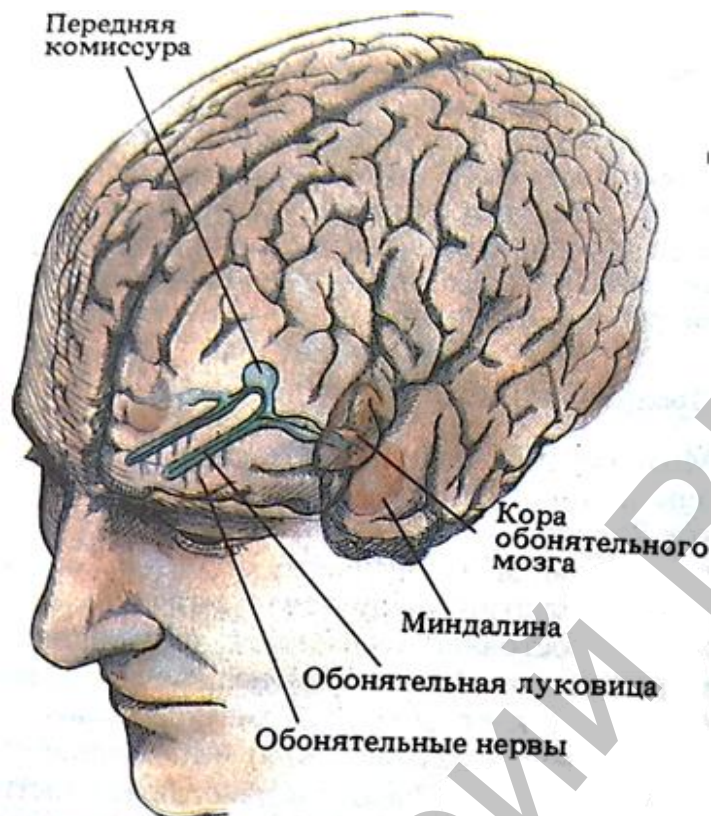


Рис. 10.13 – Обонятельный анализатор человека

2. Проводниковый отдел. Аксоны рецепторных клеток объединяются в пучок и направляются к обонятельной луковице, где находятся вторые нейроны. От клеток обонятельной луковицы пучки обонятельного тракта направляются в различные структуры мозга: миндалину, гипоталамус, ретикулярную формацию, в обонятельную луковицу противоположной стороны, орбитофронтальную кору, препериформную кору и периформную долю.

3. Центральный отдел располагается в передней части грушевидной доли в области гиппокампа.

Восприятие веществ с резким запахом вызывает *защитные рефлексы* (чихание) или остановку дыхания. Молекулы таких веществ воздействуют на свободные окончания волокон тройничного нерва (V пара черепно-мозговых нервов), расположенные в слизистой носа. Замыкаются такие рефлексы в продолговатом мозге.

Классификация запахов (Ж. Эймур, 1962)

Ольфактивные вещества, раздражающие обонятельные рецепторы (запах гвоздики, лаванды, аниса, бензола и др.).

Ольфактивные вещества, раздражающие обонятельные рецепторы и окончания тройничного нерва (запах камфары, эфира, хлороформа и др.).

Первичные (основные) запахи: камфароподобный, цветочный, мускусный, мятный, эфирный, гнилостный, острый.

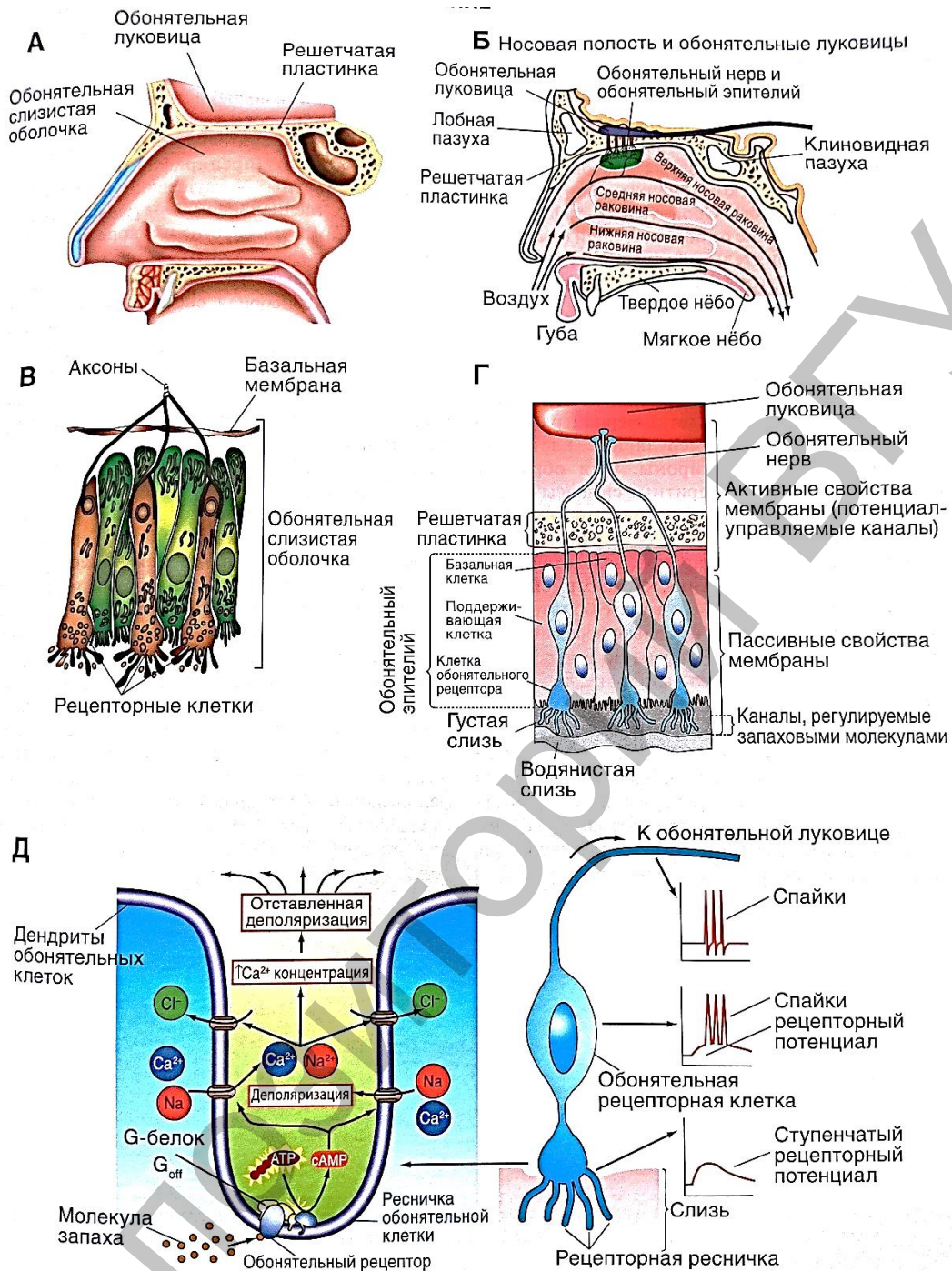


Рис. 10.14 – Обонятельная рецепция

Характеристики обоняния

Адаптация к действию пахучего вещества зависит от продолжительности его действия, его концентрации и скорости потока воздуха через носовую полость.

Острота обоняния определяется минимальным количеством пахучего вещества, которое ощущается как определённый запах – порогом обонятельной чувствительности. На остроту обоняния влияют влажность и температура воздуха, состояние слизистой носа, возраст.

Аномалии обоняния:

- понижение остроты обоняния – *гипоосмия*,
- повышение остроты обоняния – *гиперосмия*,
- потеря обонятельной чувствительности – *аносмия*,
- неправильное восприятие запахов – *паросмия*,
- обонятельные галлюцинации при отсутствии пахучих веществ – *агнозия*.

10.5. Вкусовая сенсорная система

Вкусовой анализатор обеспечивает восприятие и анализ пищевых веществ, определяет качество пищи.

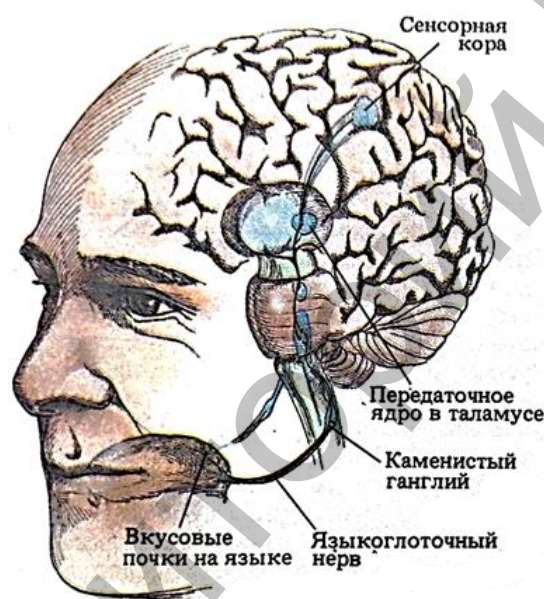


Рис. 10.15 – Вкусовой анализатор

1. Периферический отдел представлен вкусовыми (рецепторными) клетками, которые располагаются во вкусовых луковицах, локализованных во вкусовых сосочках языка и в виде отдельных включений на задней стенке глотки, мягком нёбе, миндалинах, гортани, надгортаннике.

Генерация рецепторного потенциала вызывается взаимодействием молекулы вещества с рецепторным белком клеточной мембраны.

2. Проводниковый отдел. Возникший потенциал действия передаётся по волокнам барабанной струны (ветвь лицевого нерва, VII пара), языкоглоточного (IX пара) и языкоглоточноверхнегортанного (X пара) черепно-мозговых нервов в продолговатый мозг, в ядро солитарного нерва. Затем в составе медиальной петли нервные импульсы достигают вентральных ядер таламуса, а из них направляются в центральный отдел.

3. Центральный отдел представлен латеральной частью постцентральной извилины и гиппокампом.

Вкусовые рецепторы

Расположенные на разных участках языка, воспринимают четыре «первичных» вкусовых ощущения: кончик языка воспринимает главным образом сладкий вкус, корень – горький, средняя часть – кислый, боковые части – солёный и кислый.

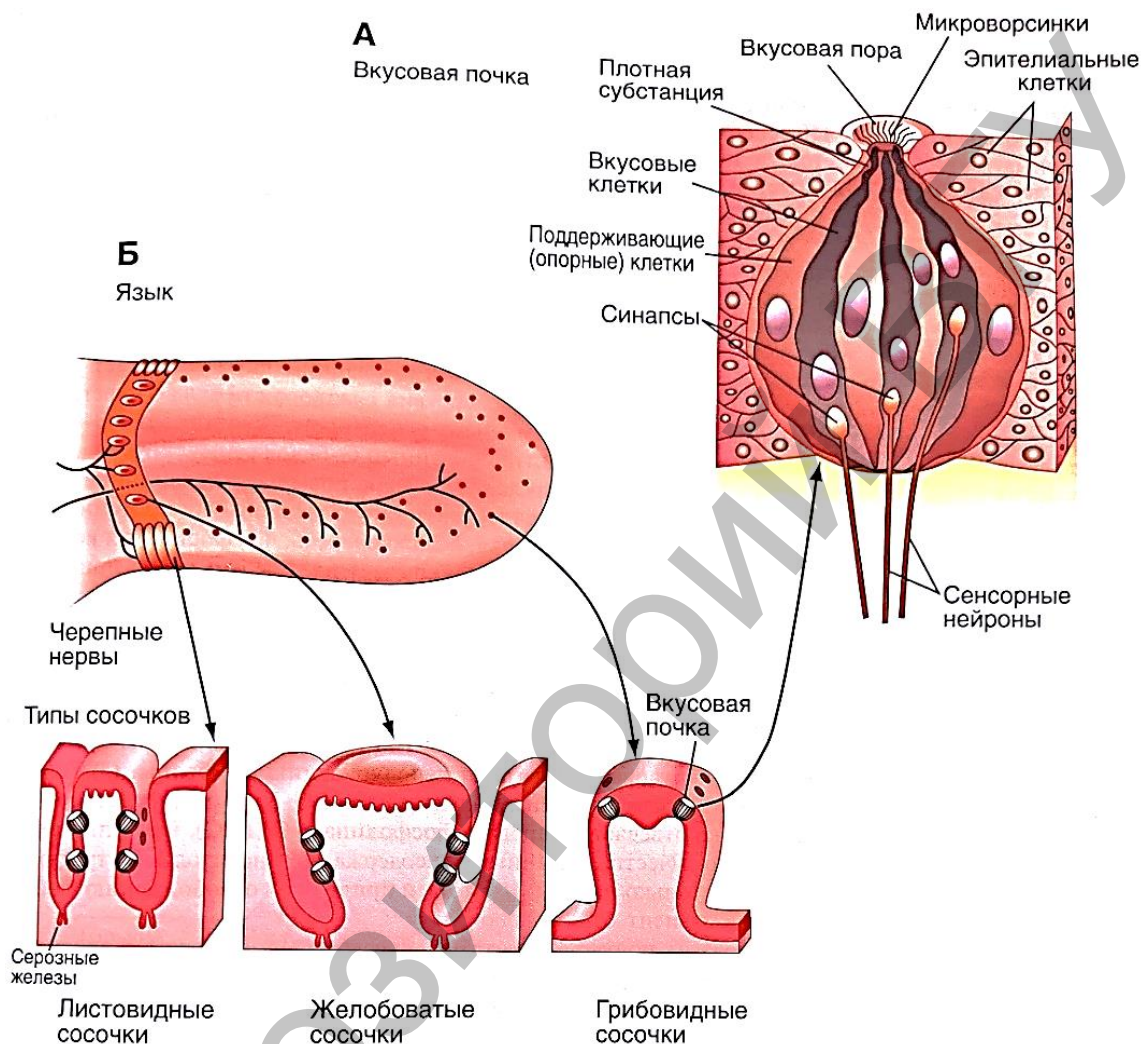


Рис. 10.16 – Вкусовая рецепция

Характеристики вкусового восприятия

Адаптация к сладкому и солёному вкусу развивается быстрее, чем к горькому и кислому.

Аномалии восприятия вкуса: полная потеря вкусового восприятия – *агевзия*; понижение вкусового восприятия – *гипогевзия*; повышение вкусового восприятия – *гипергевзия*; извращение вкуса – *парагевзия*.

ЛЕКЦИЯ 11

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

План:

1. Высшая нервная деятельность и её основа.
2. Условные рефлексы.
3. Учение о доминанте.
4. Сигнальные системы.
5. Нейрофизиологические основы психической деятельности.
 - 5.1. Восприятие.
 - 5.2. Внимание.
 - 5.3. Воля.
 - 5.4. Память.
 - 5.5. Мышление.
 - 5.6. Сознание и неосознаваемые психические процессы.
6. Речь и межполушарная асимметрия.
7. Поведение. Факторы организации поведения.
 - 7.1. Потребности.
 - 7.2. Мотивации.
 - 7.3. Эмоции.
8. Типы высшей нервной деятельности человека.
 - 8.1. Донервные теории индивидуальности.
 - 8.2. Теория И.П. Павлова о типах высшей нервной деятельности.
9. Обучение.
10. Особенности сна человека.

11.1. Высшая нервная деятельность и её основа

Высшая нервная деятельность (ВНД) – деятельность высших отделов центральной нервной системы, обеспечивающая наиболее совершенное приспособление организма к окружающей среде. Структурной основой ВНД являются кора больших полушарий, подкорковые ядра переднего мозга и образования промежуточного мозга.

Термин «высшая нервная деятельность» ввёл российский физиолог И.П. Павлов. Согласно созданного им учения о высшей нервной деятельности, в её основе лежат условные и сложные безусловные рефлексы.

Безусловные рефлексы – осуществляются врождёнными, наследственно закрепленными нервными путями, являются врождёнными, видовыми и наследственными. Подразделяют на три группы:

- *витальные рефлексы* – обеспечивают сохранение индивидуума (пищевой, питьевой, оборонительный, регуляции цикла сон-бодрствование, экономии сил);
- *ролевые рефлексы* – возникают только при взаимодействии с особями своего вида (половой, родительский, эмоциональный, резонанса или сопереживания, территориальный, иерархический);
- *рефлексы саморазвития* – обращены к будущему (исследовательский, имитационный, игровой, рефлекс преодоления или свободы).

Инстинкты – врождённые комплексы двигательных актов или последовательности действий, реализация которых зависит от функционального состояния организма, определяемого доминирующей потребностью, и сложившейся в данный момент ситуации.

Инстинкты возникают в критические или чувствительные периоды развития организма. Причинами реализации инстинкта являются внешние (средовые) и внутренние (гуморальные) раздражители, которые называются пусковыми, ключевыми или релизерами, на которые организмы реагируют независимо от индивидуального опыта врождённым поведенческим актом.

Структуру сложного инстинктивного поведения представляют:

- *стереотипные реакции*,
- *пластичные формы реагирования* – механизмы внутренней активности,
- *собственная инициатива выбора поведения* – проявляется в активном поиске организмом необходимых пусковых ситуаций и выборе наиболее эффективных способов для выполнения поведенческого акта.

Отличительными особенностями инстинктов являются:

- *цепной характер реакции* – заключается в том, что завершение одного рефлекса служит сигналом начала следующего рефлекса;
- *зависимость от гормональных и метаболических факторов* (например, возникновение полового и родительского инстинктов связано с циклическими изменениями функционирования половых желез, а пищевой инстинкт зависит от изменений обмена веществ, которые развиваются при отсутствии пищи);
- *обладают многими свойствами доминанты*;
- *связь с удовлетворением потребностей* (у человека – витальных, социальных и идеальных потребностей).

11.2. Условные рефлексы

Условные рефлексы – это индивидуальные, приобретённые системные приспособительные реакции организма, возникающие на основе

образования в центральной нервной системе временной связи между условным раздражителем и безусловно-рефлекторным актом.

Правила образования условных рефлексов:

- индифферентный (условный) раздражитель должен совпадать во времени с безусловным раздражителем, вызывающим соответствующий безусловный рефлекс;
- действие условного раздражителя должно несколько предшествовать действию безусловного;
- условный раздражитель должен быть физиологически более слабым по сравнению с безусловным раздражением и не вызывающим значительной реакции;
- нормальное, деятельное состояние головного мозга;
- должны быть исключены другие виды деятельности как ответной реакции на посторонние раздражения.

Классификация условных рефлексов:

В зависимости от наличия или отсутствия подкрепления:

- *положительные* (подкрепляемые),
- *отрицательные* (тормозные или неподкрепляемые).

В соответствии с биологическими потребностями:

- *витальные*,
- *зоосоциальные*,
- *рефлексы саморазвития*.

В зависимости от деятельности организма:

- *двигательные*,
- *вегетативные*.

По особенностям подкрепления:

- *условные рефлексы первого порядка* (подкрепляются безусловным рефлексом),
- *условные рефлексы второго порядка* (подкрепляются ранее выработанным устойчивым условным рефлексом),
- *условные рефлексы третьего порядка* и т.д.

В зависимости от источника условного сигнала:

- *экстероцептивные: дистантные* (зрительные, слуховые, обонятельные) и *контактные* (вкусовые, тактильные, температурные),
- *интероцептивные* – сигнал из внутренних органов становится условным сигналом к изменениям в вегетативной сфере или двигательной деятельности всего организма (механические, химические, осмотические, температурные, желудочные, сердечные, лёгочные, маточные).

По характеру условного раздражения:

- *натуральные* – образуются на естественные признаки безусловного раздражения,
- *искусственные* – совпадающие по времени с моментом подкрепления.

По соотношению во времени действия условного раздражителя и без-условного подкрепления:

- *наличные* – при возникновении условный раздражитель и подкрепление совпадают во времени,
- *следовые* – при возникновении условный раздражитель и подкрепление отделены временным интервалом.

Торможение условных рефлексов

Внешнее или безусловное торможение – срочное подавление текущей условно-рефлекторной деятельности под влиянием посторонних для неё раздражителей, вызывающих какой-либо безусловный рефлекс. То есть, причина возникновения торможения лежит вне структуры самого тормозного рефлекса.

Внешнее торможение является врождённым и осуществляется благодаря явлениям отрицательной индукции. Его стабильность определяется физиологической силой рефлекторного акта, ставшего его причиной (например, оборонительный безусловный рефлекс «сильнее» пищевого).

Падение или полное исчезновение эффекта на действие сверхсильного раздражителя называется *запредельным* или *охранительным* торможением. Оно охраняет клетки мозга от избыточного расходования энергетических ресурсов и зависит от функционального состояния нервной системы и возраста. Крайний случай запредельного торможения – *оцепенение*.

Внутреннее или условно-рефлекторное торможение возникает при неподкреплении условного раздражителя безусловным, развивается медленно, причина возникновения находится внутри центральных нервных структур самих условных рефлексов.

Основные черты внутреннего торможения:

- развивается при неподкреплении раздражителя;
- поддаётся тренировке, т.е. заторможенный условный рефлекс может самопроизвольно восстанавливаться;
- способность к проявлениям условного торможения зависит от индивидуальных свойств нервной системы (у возбудимых индивидуумов оно вырабатывается труднее и медленнее);
- зависит от физиологической силы безусловного рефлекса, подкрепляющего положительный условный сигнал;
- зависит от прочности ранее выработанного условного рефлекса;
- может взаимодействовать с безусловным торможением.

Значение внутреннего торможения:

- препятствует осуществлению организмом биологически нецелесообразных реакций;
- обеспечивает лучшее соответствие реакции организма внешним условиям, более совершенное приспособление его к окружающей среде;
- лежит в основе анализа и синтеза раздражителей;

– тренировка условного торможения необходима для формирования и воспитания различной сложности поведенческих навыков.

Виды внутреннего торможения:

1. *Угасательное торможение* – развивается при отсутствии подкрепления условного сигнала безусловным. Его величина и скорость выработки зависят напрямую от прочности условного рефлекса и частоты неподкрепления, от физиологической силы и вида безусловного рефлекса.

2. *Дифференцировочное торможение* – возникает при систематическом предъявлении условного раздражителя без сочетания с безусловным раздражителем в ситуации, в которой другие сходные условные раздражители подкрепляются и вызывают условную реакцию. При этом неподкрепляемый дифференцировочный раздражитель, вызывавший условную реакцию при первых предъявлениях, перестаёт её вызывать.

3. *Запаздывательное торможение* – вырабатывается путём отставления подкрепления от начала действия положительного условного раздражителя.

4. *Условный тормоз* – возникает, если какой-либо раздражитель постоянно подкрепляется безусловным раздражителем, а комбинация условных раздражителей остаётся без подкрепления. Изначально комбинация раздражителей вызывает такой же условный рефлекс, как и изолированное применение одного раздражителя (генерализация). Затем эта комбинация утрачивает своё положительное сигнальное значение, а один раздражитель сохраняет способность вызывать условный рефлекс. То есть, происходит дифференцировка действия комбинации и изолированного условного раздражителя. При этом добавочный раздражитель начинает тормозить условные рефлексы на любые условные раздражители, с которыми никогда до этого не сочетался. Такой раздражитель называется *условным тормозом*.

Растормаживание – взаимодействие условного и безусловного торможения, в результате которого происходит перестройка привычного комплекса поведенческих реакций к новой жизненной ситуации.

11.3. Учение о доминанте

Доминанта (от лат. *dominans, dominantis* – господствующий) – временно господствующий очаг возбуждения в центральной нервной системе, создающий скрытую готовность организма к определённой деятельности при одновременном торможении других рефлекторных актов.

Учение о доминанте создал российский физиолог А.А. Ухтомский в 1911-1923 гг. Согласно ему, доминанта определяет вероятность возникновения той или иной рефлекторной реакции в ответ на текущее раздражение.

Свойства доминанты:

- повышенная возбудимость,
- стойкость возбуждения,
- инертность возбуждения,

- способность к суммированию возбуждения,
- способность тормозиться и растормаживаться.

Стадии развития доминанты:

- 1) безразличное привлечение к себе всевозможных рецепций в качестве поводов возбуждения;
- 2) образование условного рефлекса – выработка адекватного раздражителя для данной доминанты;
- 3) связь данной доминанты с данным рецептивным содержанием (когда внутреннее содержание и внешний образ вызывают и подкрепляют исключительно друг друга).

11.4. Сигнальные системы

Сигнальная система – система условно- и безусловно-рефлекторных связей высшей нервной системы животных (человека) и окружающего мира. Термин введен российским физиологом И.П. Павловым. Различают первую и вторую сигнальные системы.

Первая сигнальная система – состоит из непосредственных воздействий раздражителей внутренней и внешней среды на органы чувств, развита практически у всех животных и человека. Морфологический субстрат 1-ой сигнальной системы – вся кора головного мозга за исключением мозгового отдела речевого анализатора.

Вторая сигнальная система – система речи или система условно-рефлекторных связей на речевой раздражитель в виде слов, обозначающих различные предметы, явления окружающего мира и их отношения, присутствует только у человека. Формируется на базе первой сигнальной системы и в нормальных условиях регулирует её деятельность

Вторая сигнальная система функционирует как *речедвигательный* анализатор, состоящий из трёх отделов:

- *периферический* – рецепторы звукопроизносящих органов (мышцы ротовой полости, гортань),
- *проводниковый* – трёхнейронный: 1- в черепно-мозговых ганглиях; 2 - в образованиях ствола мозга; 3 - в зрительных буграх,
- *мозговой* – в левом полушарии (у праворуких) – состоит из трёх компонентов: *моторный центр Брока* (расположен в нижних отделах лобной доли, куда проецируются мышцы звукопроизносящего аппарата), *сенсорный центр Вернике* (локализован в височной доле и обеспечивает восприятие речи), *центр восприятия письменной речи* (находится в затылочной области коры головного мозга).

Особенности второй сигнальной системы:

- высокая степень иррадиации возбуждения;
- высокая частота протекания условных рефлексов и их быстрая перестройка;
- лёгкость возникновения процессов торможения.

11.5. Нейрофизиологические основы психической деятельности

11.5.1. Восприятие

Восприятие – такая форма психического отражения окружающего мира при непосредственном воздействии предметов и явлений на органы чувств, результатом которого является создание субъективных психических образов.

В процессе восприятия происходит объединение отдельных ощущений в целостный комплекс, являющийся продуктом совместной деятельности сенсорных и ассоциативных систем мозга. Восприятие начинается с рецепторов и заканчивается в высших отделах центральной нервной системы. Анализ сенсорной информации осуществляется в соответствующих проекционных зонах коры мозга, а в ассоциативных зонах коры информация сопоставляется с хранящимися в памяти образами, в результате чего происходит её узнавание.

Виды восприятия: *слуховое, зрительное, кинетическое.*

Качественные характеристики восприятия:

- *константность* – заключается в относительной неизменности образов предметов (формы, цвета, величины и пр.) при изменении условий восприятия;
- *избирательность* – обеспечивает выделение из всего комплекса воздействующих раздражителей лишь основных и наиболее значимых в зависимости от психологических особенностей личности, информации, хранящейся в памяти, мировоззрения, направленности его внимания, интересов и целей, временных психических состояний.

11.5.2. Внимание

Внимание – способность сосредоточиться на объектах восприятия, являющаяся проявлением волевой деятельности.

Характеристики внимания: *концентрация* (степень сосредоточенности на объекте); *объём* (количество объектов, которое может быть воспринято и запечатлено одновременно; равен объёму непосредственного запоминания, или кратковременной памяти); *устойчивость* (длительность удержания объекта в поле внимания); *распределённость* (удержание в поле внимания одновременно несколько различных объектов); *переключаемость* (способность сознательно переносить внимание с одного объекта на другой).

Виды внимания: *непроизвольное (пассивное) внимание* – в его основе лежит безусловный исследовательский рефлекс «что такое?»); *произвольное (активное) внимание* – возникает вследствие сознательно поставленной цели и требует определенных волевых усилий.

11.5.3. Воля

Воля – сознательное, целенаправленное управление человеком своей деятельностью.

Этапы волевого процесса:

- побуждение,
- осознание цели,
- стремление достичь цели,
- осознание возможностей достижения цели,
- борьба мотивов и выбор,
- принятие одного из возможных решений,
- осуществление принятого решения.

Сила воли – волевое управление поведением; необходимое звено в процессах воспитания и самовоспитания личности, направленное на повышение уровня концентрации внимания, формирования самосознания, развития воображения, позволяющего ставить жизненные цели, достижение которых невозможно без использования волевых качеств личности.

11.5.4. Память

Память – способность организма, воспринимая воздействия извне, закреплять, сохранять и в последующем воспроизводить вызываемые этими воздействиями изменения функционального состояния и структуры.

Формы памяти:

- *генетическая* (наследственная, определяется синтезом ДНК и РНК),
- *иммунологическая* (наследственная и приобретённая, определяется формированием антител в ответ на действие антигена),
- *нейрологическая* (нервная, обусловлена деятельностью нейронов).

У человека нервная память основана на свойстве нервной системы длительно сохранять информацию о событиях внешнего мира и реакциях организма на эти события. Выделяют *непроизвольную* память, проявляющуюся в тех случаях, когда не ставится специальная цель запомнить тот или иной материал, и *произвольную* память, связанную с сознательным, целевым запоминанием материала, что требует применения специальных приёмов и волевых усилий со стороны человека.

Характеристики памяти:

- *объем* запоминаемой информации,
- *длительность* хранения запоминаемой информации,
- *полнота и точность воспроизведения* памятных следов – зависит от действующих в данный момент доминант и установок личности.

В зависимости от длительности сохранения информации выделяют четыре вида памяти:

1. Сенсорная память – основана на том, что после электрического ответа рецепторной клетки на внешнее воздействие, возникающие следовые процессы продолжают некоторое время уже после прекращения действия реального раздражителя.

Длительность сохранения следов в сенсорной памяти обычно не превышает 500 мс, а стирание следа происходит за 150 мс (зрительный образ при мигании, чтении).

Сенсорная память является произвольной. У человека она не зависит от воли и не может быть подвергнута сознательному контролю.

2. Кратковременная (краткосрочная, первичная) память – характеризуется сохранением полученной информации на время, необходимое для решения сиюминутных практических задач. В её основе лежит временное повышение проводимости в синапсах в результате многократного циркулирования импульсации (реверберации) по замкнутой системе нейронов лобных и теменных долей мозга.

Длительность хранения информации – несколько секунд. Объём кратковременной памяти у человека при случайном запоминании равен 7 ± 2 единицы, т.е. не связанные логически между собой слова после их однократного предъявления воспроизводятся в количестве 7 ± 2 .

При многократном воздействии значимого для организма раздражителя происходит формирование стабильной временной связи и фиксация обобщённого образа, информация о котором переводится в промежуточную, а затем в долговременную память.

3. Промежуточная память является переходным периодом от кратко- к долговременной памяти. Она длится минуты и часы, и в её основе лежат изменения структурных и ферментных белков, концентрации нейромедиаторов и их перемещение.

4. Долговременная (долгосрочная) память. В основе формирования долговременной памяти лежит синтез макромолекул – нуклеиновых кислот и белков, обусловленный активацией генетического аппарата нервной клетки, следствием чего являются изменения в мембранах нейронов и межнейронных связях.

Этапы формирования долговременной памяти: формирование энграммы → сортировка и выделение новой информации → долговременное хранение значимой для организма информации.

Долговременная память делится на вторичную и третичную.

В основе **вторичной долговременной памяти** лежат ассоциации, т.е. взаимодействия между отдельными элементами и явлениями, которые могут храниться от нескольких минут до нескольких лет. Особенно быстро и прочно закрепляются события, имеющие жизненно важное значение для

организма, воздействие которых сопровождалось проявлением сильных эмоций. Информация забывается при длительном неиспользовании.

Третичная долговременная память представлена навыками, постоянно сопровождающими жизнь организма: у человека это способность к чтению и письму, профессиональные навыки. Эта информация практически не забывается. В образовании долговременной памяти участвуют структуры гиппокампа.

Формы долговременной памяти (по характеру запоминаемого материала):

1. *Образная память* характеризуется сохранением в памяти однажды воспринятого жизненно важного объекта.
2. *Эмоциональная память* воспроизводит пережитое ранее эмоциональное состояние, при повторном действии раздражителей. Этот вид памяти формируется быстро под влиянием любых сенсорных воздействий, характеризуется произвольностью запоминания и воспроизведения информации.
3. *Условно-рефлекторная память* проявляется в воспроизведении двигательных и секреторных реакций спустя длительное время после образования.
4. *Словесно-логическая или семантическая память* представляет собой память на словесные раздражители, обозначающие как внешние сигналы, так и переживания человека и его собственные действия.

Для каждого человека характерно преобладание определённого типа памяти, обуславливающего различный тип восприятия человеком окружающего мира.

11.5.5. Мышление

Мышление – обобщённое отражение человеком предметов и явлений в их закономерных связях и отношениях; синтез интеллектуальных и психофизиологических процессов, единство осознанного и неосознаваемого.

Виды мышления:

1. *Наглядно-действенное* или *практическое* (в форме предметных действий).
2. *Наглядно-образное* (в форме образов) или *эмоциональное* (оценочное).
3. *Словесно-логическое* (в форме отвлечённых понятий) или *абстрактное*.
4. *Практическое* и *теоретическое* – по характеру решаемых задач.
5. *Репродуктивное* (*воспроизводящее*) и *продуктивное* (*творческое*) – по степени новизны продукта мышления.

Понятие – основной элемент мышления, проявляющийся в отражении в сознании наиболее общих и существенных свойств и качеств предметов и явлений.

Мыслительные операции: анализ, синтез, сравнение, обобщение, абстракция, конкретизация, образование представлений и понятий, формирование суждений и умозаключений.

11.5.6. Сознание и неосознаваемые психические процессы

Сознание – функция человеческого мозга, представляющая собой специфическую форму отражения действительности. Сознать – значит оперировать знаниями, которые с помощью второй сигнальной системы (слов, математических символов, образов художественных произведений) могут быть переданы другим людям.

Обязательное условие функционирования сознания – сохранение связей между областями коры, необходимыми для осознания любого внешнего раздражителя, и моторно-речевыми зонами левого полушария. Осознать означает возможность дать словесный отчёт об условной реакции.

К неосознаваемым психическим процессам относятся:

1. **Досознательное** – биологические потребности, выражающиеся в безусловных рефлексах, инстинктах и генетически обусловленных свойствах темперамента.
2. **Подсознание** – всё то, что ранее уже было осознано и вновь может стать осознаваемым в определённых условиях. Это различные автоматизированные навыки, глубоко усвоенные нормы поведения, мотивационные конфликты, вытесненные из сферы сознания. Подсознание предохраняет человека от излишних энергетических трат, защищает от стресса.
3. **Сверхсознание** или **интуиция**. Нейрофизиологической основой интуиции является трансформация следов памяти и формирование из них новых комбинаций, создание новых временных связей, порождение аналогий. Направление развития интуиции определяется доминирующей потребностью. Интуиция связана с процессами творчества, которые не контролируются сознанием, и является источником новой информации, гипотез.

11.6. Речь и межполушарная асимметрия

Речь – исторически сложившаяся форма общения людей посредством языковых конструкций, создаваемых на основе определённых правил. Процесс речи предполагает формирование и формулирование мыслей языковыми (речевыми) средствами, и восприятие языковых конструкций и их понимание.

Функции речи:

- *коммуникативная*,
- *регулирующая* (реализуется в сознательных формах психической деятельности),
- *программирующая* (выражается в построении смысловых схем речевого высказывания, грамматических структур предложений, в переходе от замысла к внешнему развёрнутому высказыванию).

Свойства речи: *содержательность; понятность; выразительность; действенность.*

В зависимости от формы общения, речевая деятельность делится на *устную* (подразумевающую говорение и слушание) и *письменную* (письмо и чтение).

Группы структур мозга с различными функциями в отношении речевой деятельности:

- *передние отделы левого полушария* – обеспечивают динамическую организацию речевого высказывания,
- *задние отделы левого полушария* – формируют коды речи: фонематический, артикуляционный, семантический,
- *правое полушарие* – определяет возможность узнавания человеком предметов, но не обеспечивает ему способность называть их.

Язык – это система знаков, включающая слова с их значениями, и набор правил, по которым строятся предложения.

Слово – разновидность знака, объективным свойством которого является его значение, которое представляет собой отношение слова к обозначаемому в реальной действительности объекту независимо от того, как он представлен в индивидуальном сознании.

Левое полушарие участвует в основном в аналитико-синтетических процессах и является базой логического мышления.

Правое полушарие отвечает за определённые навыки в обращении с пространственными сигналами и невербальным материалом, за способность к зрительному и тактильному распознаванию предметов и является базой конкретно-образного и интуитивного мышления. С ним связаны музыкальные способности.

В норме оба полушария работают в тесном взаимодействии, дополняя друг друга. *Доминантность левого полушария* в обработке речевых сигналов формируется к 10 годам. *Специализация правого полушария* в функции ориентации в пространстве возникает у мальчиков в возрасте от 6 лет, у девочек – после 13 лет.

На соотношении активности двух полушарий российский физиолог И.П. Павлов выделил специфические человеческие *типы нервной системы*:

- 1. Художественный тип** – характеризуется преобладанием активности первой сигнальной системы над второй. Люди имеют «правополушарное» образное мышление, охватывая действительность целиком, не разделяя её на части.
- 2. Мыслительный тип** – характерно преобладание активности второй сигнальной системы над первой. Люди имеют «левополушарное» абстрактное мышление.
- 3. Средний тип** – характерно уравновешенное функционирование двух сигнальных систем.

11.7. Поведение. Факторы организации поведения

Поведение представляет собой такую форму жизнедеятельности, которая, будучи направленной на удовлетворение имеющейся у организма потребности для обеспечения самосохранения и саморазвития в непрерывно изменяющихся условиях окружающей среды, организуется в результате переработки информации, поступающей из внешнего пространства и внутренней среды самого организма.

Основные формы поведения:

- *наследуемые* – безусловные рефлексы и инстинкты,
- *приобретенные* – индивидуальные поведенческие адаптации, образованные путём обучения.

Функциональная единица индивидуального приобретаемого поведения – взаимодействие доминанты и условного рефлекса, обеспечивающее необходимые и достаточные для организации целенаправленного поведения факторы: его активный, творческий характер (доминанта) и точное соответствие объективной реальности (упроченный, высокоспециализированный условный рефлекс).

Согласование характера поведения с его точным соответствием объективной реальности осуществляется системой обратных связей, которые обеспечивают биологическую целесообразность, адекватность и адаптивность поведенческих реакций.

11.7.1. Потребности

Потребности – специфическая сила организма, обеспечивающая его связь с внешней средой для самосохранения и саморазвития.

Отклонения во внутренней среде, которые компенсируются с помощью гомеостатического механизма управления не являются биологической потребностью.

За каждой потребностью в онтогенезе закрепляется тот или иной способ удовлетворения, то есть потребность предполагает существование предметов, удовлетворяющих её (пища, особи другого пола, продукты производственной деятельности и культуры человека). Потребности развиваются через развитие объектов их удовлетворения.

Классификация потребностей:

1. Первичные потребности:

- *витальные* (их удовлетворение обеспечивает поддержание жизнедеятельности);
- *социальные* (потребность во взаимодействии);
- *идеальные* (потребность в новизне, в компетентности). В каждой из этих трёх групп выделяются потребности сохранения и развития, а в группе социальных – потребности «для себя» (права) и «для других» (обязанности).

Удовлетворению любой из перечисленных потребностей способствуют исходно самостоятельные *потребности в вооружённости* (средствами, знаниями, умениями) и *потребности преодоления препятствий на пути к цели* (воля).

2. Высшие функциональные потребности возникают за счёт сдвига потребности на содержание деятельности (потребность в труде, художественном творчестве) и отличны от биологических функциональных потребностей (сон, физическая нагрузка).

Возникновение истинной биологической потребности происходит в тканях организма, сигнализация о ней генерализуется в специальных высокочувствительных рецепторах. Восприятие потребности происходит нервным и гуморальным путём, а информация направляется в специальные подкорковые отделы мозга (прежде всего, в ядра гипоталамуса), возбуждение которых и связанных с ними центров формирует состояние мотивации.

11.7.2. Мотивации

Мотивации (от англ. *motive* – побуждение) – физиологический механизм активирования хранящихся в памяти энграмм тех внешних объектов, которые способны удовлетворить имеющуюся у организма потребность, и тех действий, которые способны привести к её удовлетворению.

Энграмма (от греч. *en* – находящийся внутри, и *gramma* – запись) – многонейронная система, являющаяся материальным субстратом связи следов сигнального и подкрепляющего воздействия.

Виды мотиваций:

- 1. Первичные мотивации** (низшие, инстинктивные или висцеральные) – представляют собой голод, жажду, страх, половое чувство, состояния, побуждающие к мочеиспусканию, дефекации и т.д.
- 2. Вторичные мотивации** (высшие, возникающие по законам условного рефлекса) – приобретаются в течение индивидуальной жизни и строятся на основе генетически заданных потребностей.

В определённый момент времени доминирует та мотивация, в основе которой лежит наиболее важная биологическая потребность. Сила потребности отражается в величине мотивационного возбуждения структур лимбической системы и определяет его доминантный характер. *Консервативный характер доминирующей мотивации* заключается в её инертности, устойчивости, длительности, *динамический* – в непрерывном подборе необходимого, имеющего непосредственную связь, из множества новых подкрепляющих впечатлений.

Мотивационное возбуждение формирует в гипоталамусе первичный очаг повышенной возбудимости, обладающий свойствами доминантного очага. Благодаря этому доминантному очагу быстро образуются условно-рефлекторные связи с теми или иными факторами окружающей среды

(вторичные очаги), которые по своей функциональной значимости сравнимы с эндогенными механизмами самого мотивационного состояния. Возбуждение, поступающее в мозг при подкреплении, адресуется к различным нейронам и оставляет след в их деятельности, формируя сложную нейродинамическую систему. С ней и происходит сравнение параметров достигнутых результатов.

Биохимической основой формирования мотиваций являются нейромедиаторы (ацетилхолин, серотонин, дофамин, норадреналин), гормоны, нейрогормоны и нейропептиды. В формировании различных биологических мотиваций участвуют одни и те же нейромедиаторы, но в различных комбинациях в разных структурах мозга, что свидетельствует о специфической нейрхимической интеграции конкретного мотивационного возбуждения.

11.7.3. Эмоции

Эмоции (от франц. *emotion*, от лат. *emoveo, emovere* – возбуждать, волновать) представляют собой такую форму психического отражения, которая в виде непосредственного переживания отражает не объективные явления, а субъективное к ним отношение. Но, не все субъективные переживания относятся к эмоциям. К эмоциональным процессам относят аффекты, собственно эмоции и предметные чувства.

Аффекты (от лат. *affektus* – переживание, душевное волнение) – сильные и относительно кратковременные эмоциональные переживания, сопровождающиеся резко выраженными двигательными и висцеральными проявлениями. У человека аффекты вызываются биологически значимыми и социальными факторами и возникают в ответ на уже фактически наступившую ситуацию.

Собственно эмоции – представляют собой длительное состояние, иногда лишь слабо проявляющееся во внешнем поведении. Они выражают оценочное личностное отношение к складывающейся или возможной ситуации и поэтому способны предвосхищать реально не наступившие ситуации и события. Собственно эмоции возникают на основе представлений о пережитых или воображаемых ситуациях.

Предметные чувства – выражают устойчивые эмоциональные отношения, возникающие как специфическое обобщение эмоций и связанные с представлением или идеей о некотором объекте – конкретном или отвлечённом (любовь к человеку, любовь к родине).

Функции эмоций:

- *отражательная* или *оценочная* – выражается в обобщённой оценке событий;
- *побуждающая*;
- *подкрепляющая* (реальным подкреплением для выработки условного рефлекса является награда и её получение ассоциируется с возникновением

- ем положительных эмоций, либо низкая вероятность удовлетворения потребности или повторные неудачи в достижении цели вызывают торможение неэффективной деятельности и поиски новых, более успешных способов достижения цели);
- *переключательная* (обнаруживается при конкуренции мотивов, в результате которой определяется доминирующая потребность: страх – чувство долга, страх – стыд);
 - *коммуникативная* (мимические и пантомимические движения являются средством сообщения не столько мыслей, сколько эмоций, и позволяют человеку передавать свои переживания другим людям, информировать их о своём отношении к явлениям, объектам).

Физиологическое выражение эмоций осуществляется в двигательных реакциях и в уровне тонического напряжения мышц. На эмоциональное поведение влияют миндалина, лобная и височная кора головного мозга, гипоталамус и поясная извилина. Основой возникновения эмоций является активация различных групп биологически активных веществ в их сложном взаимодействии.

Степень выраженности эмоций зависит от типологических особенностей человека, от силы действующей мотивации и волевых качеств личности.

11.8. Типы высшей нервной деятельности человека

Тип высшей нервной деятельности, или темперамент (в переводе с греч. на лат. «*temperamentum*» – смесь) – совокупность индивидуальных особенностей психики и поведения человека.

Темперамент представляет собой совокупность формальных, динамических характеристик поведения: интенсивность, скорость, темп, эмоциональные особенности.

Основными свойствами темперамента являются общая активность, эмоциональность и устойчивость.

Темперамент складывается из общих свойств нервной системы, которые характеризуются экстра- и интраверсией, эмоциональной стабильностью, подвижностью или инертностью нервных процессов.

Экстравертам свойственна обращённость личности на окружающий мир, они импульсивны, инициативны, гибки в поведении, общительны и легко адаптируются социально. *Интроверты* фиксируют интересы личности на явлениях собственного внутреннего мира, им свойственны необщительность, замкнутость, социальная пассивность, склонность к самоанализу и затруднения социальной адаптации.

Темперамент является результатом взаимодействия наследственного и средового факторов. При этом среда действует на человека опосредованно через свойства его темперамента (например, темперамент ребёнка провоцирует поведение взрослых).

11.8.1. Донервные теории индивидуальности

1. Учение Гиппократ о четырёх видах темпераментов.

Греческая медицина основана на признании в организме человека 4-х основных материй: крови, лимфы, желчи, чёрной желчи. Смесь этих жидкостей определяет индивидуальное своеобразие организма, а основные типы темперамента получили названия по тем жидкостям, которые согласно учению преобладали у человека:

- *сангвинистический* (связан с преобладанием крови – лат. sanguis);
- *холерический* (с преобладанием желчи – лат. chole);
- *меланхолический* (с преобладанием чёрной желчи – лат. melaina chole);
- *флегматический* (с преобладанием слизи, лимфы – лат. phlegma).

2. Теория Э. Кречмера о связи психических особенностей человека с его конституцией:

- люди с *пикническим телосложением* (широкая грудь, коренастая фигура, крупная голова, выступающий живот) имеют *циклоидный темперамент* (адекватная реакция на внешние стимулы, открытость, естественность, плавность движений, настроение меняется от весёлого – у маниакальных субъектов, до мрачного – у депрессивных);
- люди с *астеническим телосложением* (длинная и узкая грудная клетка, длинные конечности, удлинённое лицо, слабая мускулатура) обладают *шизоидным темпераментом* (замкнутость, уход в себя, неадекватность реакций внешним воздействиям, настроение меняется от аффективности и раздражительности до бесчувственности и равнодушия).

3. Концепция У. Шелдона о соответствии темпераментов трём типам соматической конституции:

- *эндоморфный тип* (мягкость и округлость внешнего облика, слабое развитие костной и мышечной системы) характеризуется темпераментом с чувственными устремлениями (любовь к комфорту, мышечная расслабленность, наслаждение едой, душевная теплота в общении);
- *мезоморфный тип* (развитая костно-мышечная система, атлетичность, сила) темпераментом со склонностью к риску (потребность в физических упражнениях, активность, властолюбие, безразличие к боли, агрессивность);
- *этоморфный тип* (хрупкость телосложения) с темпераментом со склонностью к одиночеству (сдержанность, общая заторможенность, скрытность, пугливость).

11.8.2. Теория И.П. Павлова о типах высшей нервной деятельности

Данная теория связывает типы темперамента, выделяемых Гиппократом, со свойствами нервной системы – силой, уравновешенностью, подвижностью возбудительного и тормозного процессов:

- сангвиник – *сильный, уравновешенный, подвижный*;
- флегматик – *сильный, уравновешенный, инертный*;
- холерик – *сильный, неуравновешенный*;
- меланхолик – *слабый, неуравновешенный тип нервной системы*.

Типы отличаются по адаптивным способностям и устойчивости к невротизирующим агентам.

Сангвиник имеет одинаково сильные процессы возбуждения и торможения с хорошей их подвижностью, что обеспечивает высокие адаптивные возможности и устойчивость в условиях трудных ситуаций. Такой человек характеризуется живостью, быстрой возбудимостью и лёгкой сменяемостью эмоций (при их малой глубине и силе).

Флегматик – человек с сильными процессами возбуждения и торможения и с плохой их подвижностью. Возникающие затруднения при переключении с одного вида деятельности на другой определяют медлительность и спокойствие. Для такого человека присуще слабое внешнее выражение чувств и эмоций.

Холерик характеризуется сильным процессом возбуждения и отстающим по силе тормозным. Вследствие этого он отличается быстротой действий, горячностью, сильными, быстро возникающими эмоциями, сопровождающимися яркими выразительными движениями (жестами, мимикой), порывистостью поступков. Тормозный процесс поддается тренировке. Данный тип ВНД легко подвержен нарушениям.

Меланхолику свойственны слабость обоих нервных процессов – возбуждения и торможения, следствием чего является склонность человека впадать в угнетённое, подавленное настроение и выраженность у него глубоких и длительных внутренних переживаний. Тип так же, как и предыдущий, подвержен неврозам и плохо приспособляется к условиям окружающей среды.

11.9. Обучение

Обучение представляет собой процесс, состоящий в появлении адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта. Различают: *неассоциативное (стимул-зависимое) обучение, ассоциативное (эффeкт-зависимого) обучение, когнитивное обучение*.

Формы неассоциативного обучения:

1. *Суммационная реакция* – в основе этой формы обучения лежит *сенситивизация* (повышение чувствительности нервной ткани к раздражающим агентам) и *фасилитация* (облегчение запуска именно данной реакции).

2. *Импринтинг (запечатление)* – это комплекс поведенческих адаптаций новорожденного, которые обеспечивают первичную связь между ним и родителями и как бы замыкают цепь преобразований эмбрионального периода, позволяя реализовать новорожденному уже сформированные механизмы восприятия и реагирования. Особенности импринтинга: приурочен к ограниченному (критическому или чувствительному) периоду жизни; необратим, то есть, возникнув в критический период, он не уничтожается последующим жизненным опытом и сохраняется на всю жизнь; происходит в тот период, когда соответствующее поведение ещё не развито, то есть обучение путём импринтирования не требует подкрепления; запечатлеваются не индивидуальные, а видоспецифические характеристики жизненно важного объекта; является примером долговременной образной памяти, возникшей без биологического подкрепления после однократного воздействия раздражителя.

3. *Подражание* представляет собой имитацию, в результате которой организм выполняет действия путём непосредственного наблюдения за действиями других особей.

4. *Привыкание* состоит в относительно устойчивом ослаблении реакции вследствие многократного предъявления раздражителя, не сопровождающегося каким-либо подкреплением. Привыкание зависит от специфичности стимула, силы раздражения и состояния организма. Наиболее распространённой формой привыкания является ориентировочный рефлекс.

Формы ассоциативного обучения:

1. *Классические условные рефлексы* – условные рефлексы первого порядка, обеспечивающие первичную ориентацию организма по признакам окружающей среды с самого начала любого поведенческого акта и адаптацию к внешней среде.

2. *Инструментальные условные рефлексы* – условные рефлексы второго порядка, строящиеся на основе активной целенаправленной деятельности. Сущность инструментальной деятельности заключается в изменении взаимоотношений организма со средой, что происходит либо при смене его положения в пространстве (локомоторная деятельность), либо при воздействии организма на окружающие предметы (манипуляторная деятельность).

Формы когнитивного обучения:

1. *Образное (психонервное) поведение.* Психонервная активность интегрирует элементы внешней среды в одно целое переживание, производящее целостный образ. Для этого достаточно однократного воздействия среды на организм. Психонервный комплекс образа легко воспроизводится под влиянием только одного компонента внешней среды или раздражения, напоминающего эту среду. Это воспроизведение может происходить спустя длительное время после начального восприятия жизненно важной ситуации. Двигательная активность организма при репродукции образа зависит от условий его формирования и давности возникновения, а также его жизненного значения и пространственных признаков ситуации.

2. *Элементарная рассудочная деятельность* обеспечивает отбор той информации о структурной организации среды, которая необходима для построения программы наиболее адекватного акта поведения в данных условиях.

3. *Вероятностное прогнозирование* представляет собой предвосхищение будущего, основанное на вероятностной структуре прошлого опыта и информации о наличной ситуации. Прогнозы организма призваны оптимизировать результаты его действия. Формы вероятностного прогнозирования:

- прогнозирование разных форм независимых от субъекта событий;
- прогнозирование своих ответных активных действий;
- прогнозирование целенаправленных действий в соответствии с их частотой в прошлом опыте, с их актуальной значимостью и предполагаемым результатом;
- использование гипотез о наиболее вероятных действиях своих активных партнёров;
- прогнозирование действий и целей с учётом собственных энергетических затрат.

Интеллект (от лат. *intellectus* – познание, понимание, постижение) – относительно устойчивая структура умственных способностей личности. Интеллект характеризует познавательно-рациональную сторону мыслительных процессов человека, то есть систему умственных операций, связанных с решением задач, с эффективностью индивидуального подхода к ситуации, требующей быстрой познавательной активности и действия в соответствии с ней.

Интеллектуальные способности человека определяются биологически (генетически) и социально (историческими условиями жизни индивида), а их показателем развития служит *коэффициент интеллекта – IQ*. Интеллект считается нормальным при IQ равном 90-110%. Если IQ не превышает 24%, то дефект интеллекта считается глубоким, если IQ равен 25-39% – тяжёлым, 40-54% – умеренным и 55-69% – лёгким. При IQ равном 70-89%, состояние интеллекта оценивается как пограничное между нормой и патологией.

11.10. Особенности сна человека

Сон – состояние значительного ослабления связей с внешним миром.

Сон и внутреннее торможение по своей природе являются единым процессом. Однако, внутреннее торможение во время бодрствования охватывает лишь отдельные группы клеток, а во время сна торможение распространяется по всей коре больших полушарий и на нижележащие отделы головного мозга.

Поддержание состояния сна связано с функцией ретикулярной формации передних отделов ствола мозга. Ретикулярная формация, получая сигналы из всех сенсорных систем по неспецифическим афферентным волокнам, оказывает генерализованное активирующее влияние на кору больших полушарий. Возникновение сна определяется структурами задней части ретикулярной формации ствола мозга, таламусом и гипоталамусом.

Признаки сна:

- снижение уровня сознания;
- зевание;
- понижение чувствительности анализаторов;
- урежение дыхания и сердцебиения;
- снижение секреторной деятельности слюнных и слёзных желёз (жжение глаз, слипание век).

Для оценки глубины сна используется электроэнцефалограмма, по особенностям которой выделяются следующие *стадии сна*:

1. стадия перехода от бодрствования ко сну (состояние расслабленного бодрствования);
2. стадия засыпания;
3. поверхностный сон (человек не различает слабые внешние раздражители);
4. умеренно глубокий сон;
5. глубокий сон;
6. сон с быстрым движением глаз (сон с БДГ).

Первые пять стадий объединяются в *медленный сон* (медленноволновой, ортодоксальный или синхронизированный), шестая стадия называется *быстрым сном* (быстроволновым, парадоксальным или десинхронизированным), характерным признаком которого являются быстрые движения глаз, легко наблюдаемые через сомкнутые веки спящего. Остальная мускулатура в фазу быстрого сна, как и во время медленного сна, практически атонична, хотя иногда возникают судорожные сокращения мышц лица и пальцев.

Соотношение быстрого и медленного сна с возрастом изменяется. У грудного ребёнка быстрый и медленный сон на протяжении фаз примерно равны, а с 5 лет формируются соотношения, свойственные взрослому человеку: 20-25% – быстрый сон, 75-80% – медленный сон.

На протяжении ночи последовательность стадий сна повторяется в среднем 3-5 раз. Максимальная глубина сна (5 стадия сна) в каждом цикле постепенно убывает, и к утру становится очень короткой или вовсе отсутствует. Сон с БДГ (6 стадия) повторяется примерно через 1,5 часа и длится в среднем 20 минут.

Продолжительность сна зависит от возраста. У новорожденного она составляет 20 ч. в сутки, к концу первого года сокращается до 13 ч., у детей 2 года равна 12 ч., 9 лет – 10 ч., 13-15 лет – 9 ч., 16-18 лет – 8 ч. в сутки.

Значение сна:

1. *Сон обеспечивает отдых организма.* Лишение человека медленного сна приводит к повышенной возбудимости и нарушениям поведения.
2. *Сон играет важную роль в процессах метаболизма.* Медленный сон способствует восстановлению внутренних органов, так как в эту фазу происходит освобождение соматотропного гормона гипофиза, участвующего в биосинтезе белков в периферических тканях. Парадоксальный сон восстанавливает пластические свойства нейронов головного мозга, усиливает процессы в клетках нейроглии, обеспечивающих нейроны питательными веществами и кислородом. Потребность в медленном сне для всех людей практически одинакова, а в парадоксальном сне – различна.
3. *Сон способствует переработке и запоминанию информации.* Во время парадоксального сна из памяти исключается вся второстепенная информация. Если какая-то информация заучивается непосредственно перед засыпанием, то спустя 8 ч. она вспоминается лучше.
4. *Биологическое значение сна* связано с приспособлением к изменению освещённости. Активность всех систем снижается в определённые часы согласно режиму сна и отдыха, и возрастает к моменту пробуждения.

Сновидения

Сновидения – образные представления, воспринимаемые как реальная действительность, субъективное переживание которых иногда происходит при пробуждении.

Сны возникают во время сна с БДГ. Если человека разбудить во время стадии сна с БДГ или сразу после её окончания, он легко вспоминает содержание только что увиденного сна. Проснувшись в фазе медленного сна, человек часто не помнит сновидений. В то же время в медленном сне наблюдаются сноговорение, снохождение и ночные кошмары.

Физиологические механизмы сновидения обеспечиваются активным взаимодействием во время быстрого сна лимбических, стволовых и неокортикальных образований.

Факторы, побуждающие сновидения: предшествующая сну деятельность; раздражители, действующие на организм во время сна; избыточная импульсация от внутренних органов.

Гипноз представляет собой искусственно вызванный сон, при котором происходит торможение деятельности нервных центров в отдельных участках коры. Это обеспечивает сохранение рабочего напряжения мускулатуры и сохраняет возможность движения.

Речевая связь с гипнотизёром может быть изолированной, когда человек реагирует лишь на слова гипнотизёра, и генерализованной, при которой в контакт с гипнотизируемым может вступить любое лицо.

Стадии гипноза:

1. *Сонливость.* На этой стадии человек может противостоять словесному внушению и открыть глаза.
2. *Гипнотоксия или лёгкий сон.* Человек уже не может открыть глаза и подчиняется внушениям, не противоречащим его личным установкам.
3. *Сомнабулизм или глубокий сон.* На этой стадии человек полностью подчинён гипнотизёру и ничего не помнит после пробуждения.

Гипнабельность – подверженность гипнозу. Степень и вид внушаемости зависит от возраста, пола, здоровья, интеллекта и пр. Гипнотизированию поддаются дети после 7-летнего возраста, т.е. после развития процесса концентрации торможения и появления рядом с заторможенными участками активных («сторожевых» пунктов). У загипнотизированного резко уменьшены или вовсе отсутствуют кожные и двигательные условные рефлексы, но способность к выработке новых условных рефлексов сохраняется.

Во время гипноза существенно *меняется высшая нервная деятельность человека:* ему можно внушить отсутствие слуха, зрения, осязания, боли, другой возраст, различные эмоциональные состояния и вызвать иллюзии (извращённое восприятие реальных предметов и явлений) и галлюцинации (восприятие несуществующих предметов и явлений). Во время сеанса гипноза можно воздействовать на интеллектуальные, моральные и этические чувства, на сферу его внимания, но нельзя изменить личность человека вопреки его социальным и индивидуальным убеждениям.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная литература

1. Даринский, Ю.А. Физиология человека и животных: учебник / Ю.А. Даринский. - М.: Изд. Центр «Академия». 2013
2. Физиология человека и животных. Тестовые задания : учеб. пособие для студентов учреждений высш. образования по биол. спец. / под ред. А. П. Солодкова, И. М. Прищепы ; Министерство образования РБ, Учреждение образования "Витебский государственный университет имени П. М. Машерова". — Витебск : ВГУ имени П. М. Машерова. 2014
3. Смирнов, В.М. Физиология человека / В.М. Смирнов. - М.: Медицина. 2007
4. Кубарко, А.И. Нормальная физиология: практикум в 2-х частях / А.И. Кубарко. - Минск: БГМУ. 2007
5. Судаков, К.В. Физиология. Основы и функциональные системы: курс лекций / К.В. Судаков. - М.: Медицина. 2008
6. Физиология человека. Задачи и упражнения / Под ред. Ю.И. Савченко-ва. Ростов на Дону.: Феникс; Красноярск: издательские проекты. 2007
7. Физиология человека и животных: Курс лекций / Прищепа И.М. Витебск: Издательство УО «ВГУ им. П.М. Машерова»2006
8. Физиология человека. В 4 т. / Под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. М.: Мир. 2006.
9. Ноздрачёв, А.Д. Начала физиологии: учебник / А.Д. Ноздрачёв. - СПб.: Издательство «Лань».2005
10. Физиология человека / Агаджанян Н.А., Телль Л.З., Циркин В.И., Чеснокова С.А. М.: Медицинская книга, Н.Новгород: Изд-во НГМА. 2003
11. Гурин, В.Н. Физиология человека и животных / В.Н. Гурин. - Минск: БГУ. 2002.
12. Основы физиологии человека: учебник /Агаджанян Н.А., Власова И.Г., Ермакова Н.В., Торшин В.И. М.: Изд-во РУДН. 2000.
13. Ноздрачёв, А.Д. Общий курс физиологии человека и животных / А.Д. Ноздрачёв. – М.: Высшая школа. 1996

Дополнительная литература

1. Физиология человека и животных : учебно-методическое пособие / [сост.: Г. А. Захарова, А. П. Солодков] ; М-во образования РБ, УО "Витебский гос. ун-т им. П. М. Машерова", Каф. анатомии и физиологии. — Витебск : Изд-во УО "ВГУ им. П. М. Машерова".2010
2. Физиология человека и животных : практикум для студ. биол. фак. спец. 1-33 01 01 "Биоэкология" (заоч. форма обучения) / [авт.-сост.: А. П. Солодков, М. В. Шилина] ; М-во образования РБ, УО "ВГУ им. П. М. Машерова", Каф. анатомии и физиологии человека. — Витебск : УО "ВГУ им. П. М. Машерова".2010

3. Частная физиология центральной нервной системы, физиология высшей нервной деятельности : справочные материалы / [сост.: Г. А. Захарова] ; М-во образования Республики Беларусь, Учреждение образования "Витебский государственный университет имени П. М. Машерова". — Витебск : ВГУ имени П. М. Машерова. 2015
4. Физиология эндокринной системы : справочные материалы / [сост. Г. А. Захарова] ; М-во образования Республики Беларусь, Учреждение образования "Витебский государственный университет имени П. М. Машерова". — Витебск : ВГУ имени П. М. Машерова. 2016
5. Захарова Г.А. Физиология висцеральных систем : справочные материалы / Г.А. Захарова. - Витебск: ВГУ имени П.М. Машерова. 2017
6. Захарова Г.А. Физиология мышц : справочные материалы / Г.А. Захарова. - Витебск: ВГУ имени П.М. Машерова. 2018
7. Захарова Г.А. Физиология сенсорных систем : справочные материалы / Г.А. Захарова. - Витебск: ВГУ имени П.М. Машерова. 2019
8. Агаджанян Н.А. Нормальная физиология / Н.А. Агаджанян, В.М. Смирнов М.: Медицинское информационное агентство. 2009.
9. Гриффин, Дж. Физиология эндокринной системы / Дж. Гриффин, С. Охед. -М.: БИНОМ. 2008
10. Павлович, Н.В. Физиология человека и животных: графические схемы и контролируемые задания / Н.В. Павлович. - Гродно: ГрГУ. 2011
11. Орлов, Р.С. Нормальная физиология: учебник / Р.С. Орлов, А.Д. Ноздрачёв. - М.: Гэотар-медиа. 2005
12. Руководство по общей и клинической физиологии /Филимонов В.И. М.: Медицинское информационное агентство. 2002.
13. Физиология человека. В 2 т. /Под ред. В.М. Покровского. М.: Медицина. 1998.
14. Основы физиологии человека. В 2 т. /Под ред. Б.И. Ткаченко. СПб. 1994
15. Краткий словарь физиологических терминов /Л.И. Санюкевич. Мн.: Вышэйшая школа. 1992
16. Высшая нервная деятельность /Батуев А.С. М.: Высшая школа. 1991
17. Мозг, разум, поведение /Блум Ф., Лайзерсон А., Хорстедтер Л. М.: Мир. 1988.
18. Шмидт-Ниельсен, К. Физиология животных: приспособление и среда / К. Шмидт-Ниельсен. - М.: Мир. 1982
19. Анохин, П.К. Узловые вопросы теории функциональных систем / П.К. Анохин. -М.: Наука. 1980.

Учебное издание

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Курс лекций

Составитель

ЗАХАРОВА Галина Анатольевна

Технический редактор

Г.В. Разбоева

Компьютерный дизайн

А.В. Табанюхова

Подписано в печать 09.07.2021. Формат 60x84^{1/16}. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 9,35. Уч.-изд. л. 10,01. Тираж 80 экз. Заказ 107

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова»

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий

№ 1/255 от 31.03.2014.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33