

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
АМУРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
(ФГБОУ ВО «АмГУ»)

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЯ

сборник учебно-методических материалов
для направления подготовки 37.03.01 – Психология

Благовещенск, 2017

*Печатается по решению
редакционно-издательского совета
факультета социальных наук
Амурского государственного
университета*

Составитель: Павлова Е.В.

Нейрофизиология: сборник учебно-методических материалов для направления подготовки 37.03.01 Психология. – Благовещенск: Амурский гос. ун-т, 2017. – 39 с.

© Амурский государственный университет, 2017

© Кафедра психологии и педагогики, 2017

© Павлова Е.В., составление

СОДЕРЖАНИЕ

1. Краткое изложение лекционного материала	4
2. Методические рекомендации (указания) к практическим занятиям	3
	0
3. Методические указания для самостоятельной работы студентов	3
	4

КРАТКОЕ ИЗЛОЖЕНИЕ ЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА

Тема 1. Физиологические основы деятельности нейрона

Физиология – наука о жизнедеятельности организма как целого. Основные этапы развития физиологии. И. М. Сеченов – основоположник русской физиологии. И.П. Павлов как создатель развития русской и мировой физиологии. Выдающиеся отечественные физиологи (Ф.В. Овсянников, Н.Е. Введенский, А.А. Ухтомский, П.К. Анохин и др.) Свойства возбудимых тканей (раздражимость, возбудимость). Основные функции нейрона. Генераторный пункт аксона (аксонного холмика) как основа формирования электрического ответа нейрона на раздражители в зависимости от эффективности синаптических воздействий. Пороговый потенциал – условие генерации потенциала действия.

Строение и функции нейрона

Нейрон является главной клеткой центральной нервной системы. Формы нейронов чрезвычайно многообразны, но основные части неизменны у всех типов нейронов. Нейрон состоит из следующих частей: *сомы* (тела) и многочисленных разветвленных отростков. У каждого нейрона есть два типа отростков: *аксон*, по которому возбуждение передается от нейрона к другому нейрону, и многочисленные *дендриты* (от греч. дерево), на которых заканчиваются *синапсами* (от греч. контакт) аксоны от других нейронов. Нейрон проводит возбуждение только от дендрита к аксону.

Основным свойством нейрона является способность возбуждаться (генерировать электрический импульс) и передавать (проводить) это возбуждение к другим нейронам, мышечным, железистым и другим клеткам.

Нейроны разных отделов мозга выполняют очень разнообразную работу, и в соответствии с этим форма нейронов из разных частей головного мозга также многообразна (рис. 2.4). Нейроны, расположенные на выходе нейронной сети какой-то структуры, имеют длинный аксон, по которому возбуждение покидает данную мозговую структуру. Например, нейроны двигательной коры головного мозга, так называемые пирамиды Беца (названные в честь киевского анатома Б. Беца, впервые их описавшего в середине XIX века), имеют у человека аксон около 1 м, он соединяет двигательную кору больших полушарий с сегментами спинного мозга. По этому аксону передаются «двигательные команды», например «пошевелить пальцами ноги».

Строение мембраны нейрона

Основная роль в процессе возбуждения нейрона принадлежит мембране, которая отделяет цитоплазму клетки от окружающей среды. Мембрана нейрона, как и любой другой клетки, устроена очень сложно. В своей основе все известные биологические мембраны имеют однообразное строение (рис. 2.5): слой молекул белка, затем слой молекул липидов и еще один слой молекул белка. Вся эта конструкция напоминает два бутерброда, сложенных маслом друг к другу. Толщина такой мембраны составляет 7–11 нм. В такую мембрану встроены разнообразные частицы. Одни из них являются частицами белка и пронизывают мембрану насквозь (интегральные белки), они образуют места прохождения для ряда ионов: натрия, калия, кальция, хлора. Это так называемые ионные каналы. Другие частицы прикреплены на внешней поверхности мембраны и состоят не только из молекул белка, но и из полисахаридов. Это рецепторы для молекул биологически активных веществ, например медиаторов, гормонов и др. Часто в состав рецептора, кроме места для связывания специфической молекулы, входит и ионный канал.

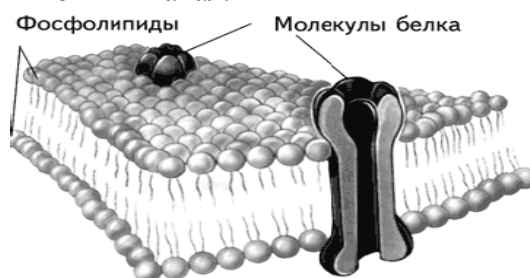


Рис. 1 – Строение мембраны нейрона

Главную роль в возбуждении нейрона играют ионные каналы мембраны. Эти каналы бывают двух видов: одни работают постоянно и откачивают из нейрона ионы натрия и накачивают в цитоплазму ионы калия. Благодаря работе этих каналов (их называют еще насосными каналами или ионным насосом), постоянно потребляющих энергию, в клетке создается разность концентраций ионов: внутри клетки концентрация ионов калия примерно в 30 раз превышает их концентрацию вне клетки, тогда как концентрация ионов натрия в клетке очень небольшая – примерно в 50 раз меньше, чем снаружи клетки. Свойство мембраны постоянно поддерживать разность ионных концентраций между цитоплазмой и окружающей средой характерно не только для нервной, но и для любой клетки организма. В результате между цитоплазмой и внешней средой на мембране клетки возникает потенциал: цитоплазма клетки заряжается отрицательно на величину около 70 мВ относительно внешней среды клетки. Измерить этот потенциал можно в лаборатории стеклянным электродом, если в клетку ввести очень тонкую (меньше 1 мкм) стеклянную трубочку, заполненную раствором соли. Стекло в таком электроде играет роль хорошего изолятора, а раствор соли – проводника. Электрод соединяют с усилителем электрических сигналов и на экране осциллографа регистрируют этот потенциал. Оказывается, потенциал порядка -70 мВ сохраняется в отсутствие ионов натрия, но зависит от концентрации ионов калия. Другими словами, в создании этого потенциала участвуют только ионы калия, в связи с чем этот потенциал получил название «калиевый потенциал покоя», или просто «потенциал покоя». Таким образом, это потенциал любой покоящейся клетки нашего организма, в том числе и нейрона.

Тема 2. Мембранные механизмы возникновения и проведения электрических сигналов

Понятие о возбудимости и возбуждении. Биоэлектрические потенциалы: мембранный потенциал покоя (ПП) и потенциал возбуждения (действия) (ПД). Внеклеточный и внутриклеточный способы регистрации электрической активности мембраны. Поверхностная мембрана – структурная основа электрогенеза Основные функции возбудимых мембран. Природа мембранного потенциала покоя. Распределение концентраций ионов по обе стороны мембраны, ионная асимметрия и пассивный транспорт ионов, избирательная проницаемость мембраны в покое. Калиевый равновесный электрохимический потенциал. Активный транспорт ионов через мембрану. Na-K-насос, его роль в поддержании ПП, энергетическая основа электрогенеза. Действие постоянного электрического тока на возбудимую мембрану. Полярный закон раздражения. Пороговые, подпороговые и сверхпороговые раздражители. Локальный ответ – местная деполяризация мембраны. Роль ионов Na в возникновении местного возбуждения. Свойства локального ответа: градуальный характер ответа, распространение по мембране с декрементом, постепенность развития во времени, способность к суммации при ритмических раздражениях. Потенциал действия (ПД) – генерализованная реакция мембраны на пороговые и сверхпороговые раздражители, фазы ПД. Характеристика ионных потоков Na и K, обуславливающие фазы ПД. Активация Na-K-насоса при возбуждении как механизм восстановления мембранного потенциала. Распространение возбуждения по мембране нервного волокна. Роль местных (малых) токов в деполяризации мембраны. Аутогенерация ПД при достижении критического уровня деполяризации. Непрерывный принцип проведения по немиелинизированному (безмякотному) нервному волокну. Сальтаторный принцип проведения по миелинизированному (мякотному) нервному волокну. Свойства нервных волокон: двустороннее и изолированное проведение возбуждения, относительная неутомляемость, зависимость скорости проведения от диаметра аксона и толщины миелиновой оболочки. Классификация нервных волокон по скорости проведения возбуждения.

Возбуждение нейрона

Нейрон в отличие от других клеток способен возбуждаться. Под возбуждением нейрона понимают генерацию нейроном потенциала действия. Основная роль в возбуждении принадлежит другому типу ионных каналов, при открытии которых ионы натрия устремляются в клетку. Благодаря постоянной работе насосных каналов концентрация натриевых ионов вне клетки примерно в 50 раз больше, чем в клетке, поэтому при открытии натриевых каналов ионы натрия устремляются в клетку, а ионы калия через открытые калиевые каналы начинают выходить из клетки. Для каждого типа

ионов – натрия и калия – имеется свой собственный тип ионного канала. Движение ионов по этим каналам происходит по концентрационным градиентам, т.е. из места высокой концентрации в место с более низкой концентрацией.

В покоем нейроне натриевые каналы мембраны закрыты и на мембране, как это уже описывалось выше, регистрируется потенциал покоя порядка -70 мВ (отрицательность в цитоплазме). Если потенциал мембраны деполяризовать (уменьшить поляризацию мембраны) примерно на 10 мВ, натриевый ионный канал открывается. Такой канал называется потенциалзависимым. Как только канал открывается, в нейрон поступают ионы натрия, они заряжены положительно. Другими словами, через мембрану будет протекать входящий ток ионов натрия, который будет смещать потенциал мембраны в сторону *деполяризации*, т.е. уменьшать поляризацию мембраны. Чем больше ионов натрия войдет в цитоплазму нейрона, тем больше его мембрана деполяризуется. Потенциал на мембране будет увеличиваться, открывая все большее количество натриевых каналов. Этот потенциал будет расти до тех пор, пока не станет равным примерно $+55$ мВ. Этот потенциал соответствует присутствующим в нейроне и вне его концентрациям ионов натрия, поэтому его называют натриевым равновесным потенциалом.

После того как потенциал на мембране достигнет своего максимального значения $+55$ мВ, натриевый ионный канал со стороны, обращенной в цитоплазму, закупоривается специальной белковой молекулой. Это так называемая «натриевая инактивация»; она наступает примерно через $0,5-1$ мс и не зависит от потенциала на мембране. Мембрана становится непроницаемой для натриевых ионов. Для того чтобы потенциал мембраны вернулся к исходному состоянию – состоянию покоя, необходимо, чтобы из клетки выходил ток положительных частиц – ионов калия – через открытые калиевые каналы. В результате этих процессов мембрана нейрона возвращается к состоянию покоя (-70 мВ) и нейрон готовится к следующему акту возбуждения.

Таким образом, выражением возбуждения нейрона является генерация на мембране нейрона *потенциала действия*. Его длительность в нервных клетках составляет величину около $1/1000$ с (1 мс). Подобные потенциалы действия могут возникать и в других клетках, назначение которых – возбуждаться и передавать это возбуждение другим клеткам. Например, сердечная мышца.

Возбуждение (потенциал действия) нейрона сменяется так называемым «покоем». Однако никакого покоя в этот период нет. Каналы представляют собой белковые молекулы, «прошивающие» мембрану (одна часть молекулы находится в цитоплазме, а другая во внеклеточной среде). Эти белковые молекулы, образующие ионный или насосный каналы, постоянно заменяются на новые (примерно каждые несколько часов). Все это свидетельствует об очень большой динамичности структуры нейрона.

Проведение возбуждения

Возбуждение в виде потенциала действия покидает тело нейрона по аксонам. Аксоны отдельных нейронов обычно объединяются в пучки – *нервы*, а сами аксоны в этих пучках называются нервными волокнами. У новорожденного ребенка миелинизировано примерно $2/3$ волокон головного мозга. Примерно к 12 годам завершается следующий этап миелинизации. Это соответствует тому, что у ребенка уже формируется функция внимания, он достаточно хорошо владеет собой. Вместе с тем полностью процесс миелинизации заканчивается только при завершении полового созревания. Таким образом, процесс миелинизации является показателем созревания ряда психических функций. В то же время известны заболевания нервной системы человека, которые связаны с демиелинизацией нервных волокон, например, рассеянный склероз.

Миелинизированные волокна в сотни раз быстрее проводят возбуждение, чем немиелинизированные. Поэтому не миелинизируются в организме только самые тонкие волокна (менее 1 мкм в диаметре), которые проводят возбуждение к медленно работающим органам кишечника, мочевому пузырю и др. Как правило, не миелинизируются волокна, проводящие информацию о боли и температуре.

Для немиелинизированного волокна: возбужденный участок аксона характеризуется тем, что мембрана, обращенная к аксоплазме, заряжается положительно относительно экстраклеточной среды. Невозбужденные (покоящиеся) участки мембраны волокна отрицательны внутри. Между возбужденным и невозбужденным участками мембраны возникает разность потенциалов и начинает

протекать ток. Возбуждение движется по волокну только в одном направлении и не может пойти в другую сторону, так как после возбуждения участка волокна в нем наступает рефрактерность – зона невозбудимости. Деполяризация приводит к открыванию потенциалзависимых натриевых каналов и в соседнем участке мембраны развивается потенциал действия. Затем натриевый канал инактивируется и закрывается, что и приводит к зоне невозбудимости волокна. Эта последовательность событий повторяется для каждого соседнего участка волокна. На каждое такое возбуждение тратится определенное время. Специальные исследования показали, что скорость проведения возбуждения немиелинизированных волокон пропорциональна их диаметру: чем больше диаметр, тем выше скорость движения импульсов. Например, немиелинизированные волокна, проводящие возбуждение со скоростью 100–120 м/с, должны иметь диаметр около 1000 мкм (1 мм).

У млекопитающих животных природа сохранила немиелинизированными только те возбуждение о боли, температуре, управляют медленно работающими внутренними органами мочевого волокна, которые проводят органами – мочевым пузырем, кишечником и пр. Практически все нервные волокна в центральной нервной системе человека имеют миелиновые чехлы.

Если вдоль волокна, покрытого миелином, регистрировать прохождение возбуждения, то потенциал действия возникает только в перехватах Ранвье. Миелин, являясь хорошим электрическим изолятором, не пропускает выхода линий тока от предшествующего возбужденного участка. Выход тока в этом случае возможен только через те участки мембраны, которые находятся на стыке между двумя участками миелина. Благодаря такому устройству мембрана волокна возбуждается только в местах перехватов Ранвье. Вследствие этого потенциал действия (возбуждение) как бы перескакивает через участки изолированной мембраны. Другими словами, возбуждение движется скачками от перехвата к перехвату - сальтаторно.

Тема 3. Механизмы взаимодействия нейронов

Электрический и химический принципы передачи. Морфо-функциональная организация эфаса. Структурно-функциональная организация пресинаптического окончания: митохондрии, везикулы, пресинаптическая мембрана. Механизм высвобождения и квантовая гипотеза высвобождения медиатора. Разнообразие возбуждающих и тормозных медиаторов в ЦНС. Взаимодействие медиатора с субсинаптическими рецепторами, их распределение и плотность. Ионные механизмы возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП), его параметры. Инактивация рецепторов. Ферментативное разрушение медиатора в синаптической щели. Поглощение медиатора мембраной пресинаптического окончания (реаптейк). Тормозные синапсы, ионные механизмы тормозного постсинаптического потенциала (ТПСП). Параметры ТПСП. Торможение: пресинаптическое и постсинаптическое. Теория электрической суммации (Д. Эклс). Теория интегративной деятельности нейрона (П. К. Анохин).

Строение и функции синапса

Синапс – место контакта одного нейрона с другим или с эффектором. Отросток нейрона аксон направляется к другому нейрону и образует на нем контакт, который называют *синапсом* (в переводе с греческого – контакт). Нарушение этого контакта, например, веществами, блокирующими его работу, приводит к тяжелейшим последствиям для человека. Это место приложения действия наркотиков.

Трудности исследования определяются тем, что сам синапс очень маленький (его диаметр не более 1 мкм). Один нейрон получает такие контакты, как правило, от нескольких тысяч (3–10 тыс.) других нейронов. Каждый синапс надежно закрыт специальными клетками глии, поэтому исследовать его очень непросто. Синапс устроен весьма сложно. Одним из его основных компонентов являются *пузырьки*, которые находятся внутри синапса. Эти пузырьки содержат биологически очень активное вещество – *нейротрансмисмиттер* или *медиатор* (передатчик).

Нервный импульс (возбуждение) с огромной скоростью продвигается по волокну и подходит к синапсу. Этот потенциал действия вызывает деполяризацию мембраны синапса, однако это не приводит к генерации нового возбуждения (потенциала действия), а вызывает открывание специальных ионных каналов, которые пропускают ионы кальция внутрь синапса. Ионы кальция играют очень большую роль в деятельности организма. Специальная железа внутренней секреции

– паразитовидная регулирует содержание кальция в организме. Многие заболевания связаны с нарушением обмена кальция в организме. Например, его недостаток приводит к рахиту у маленьких детей.

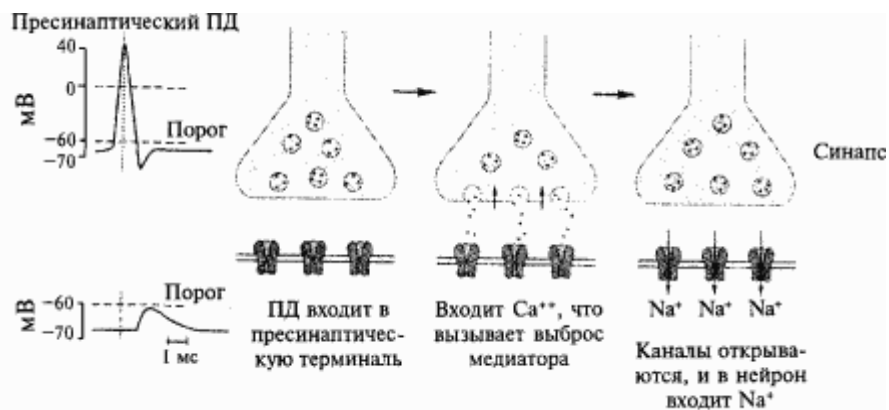


Рис. 2 – Возбуждение синапса и передача нервного импульса

Попадая в цитоплазму синаптического окончания, кальций входит в связь с белками, образующими оболочку пузырьков, в которых хранится медиатор. В конечном итоге мембраны синаптических пузырьков сжимаются, выталкивая свое содержимое в синаптическую щель. То есть, *возбуждение (электрический потенциал действия) нейрона в синапсе превращается из электрического импульса в импульс химический*. Далее молекулы медиатора связываются с специальными белковыми молекулами, которые находятся на мембране другого нейрона. Эти молекулы называются *рецепторами*. Рецепторы устроены уникально и связывают только один тип молекул. Рецептор состоит из двух частей: «узнающего центра» и «ионного канала». Если молекулы медиатора заняли определенные места (узнающий центр) на молекуле рецептора, то ионный канал открывается и ионы начинают входить в клетку (ионы натрия) или выходить (ионы калия) из клетки. Другими словами, через мембрану протекает ионный ток, который вызывает изменение потенциала на мембране. Этот потенциал получил название *постсинаптического потенциала*. Количество открытых каналов определяется количеством связанных молекул медиатора, а не потенциалом на мембране. На мембране одного нейрона могут одновременно находиться два вида синапсов: *тормозные* и *возбудительные*. Все определяется устройством ионного канала мембраны.

Потенциал действия, пришедший по пресинаптическому волокну к синапсу, вызывает деполяризацию, которая включает кальциевый насос, и ионы кальция поступают в синапс; ионы кальция связываются белками мембраны синаптических пузырьков, что приводит к активному опорожнению (экзоцитозу) пузырьков в синаптическую щель. Молекулы медиатора связываются (узнающим центром) соответствующими рецепторами постсинаптической мембраны, при этом открывается ионный канал. Через мембрану начинает протекать ионный ток, что приводит к возникновению на ней постсинаптического потенциала. В зависимости от характера открытых ионных каналов возникает возбудительный (открываются каналы для ионов натрия и калия) или тормозной (открываются каналы для ионов хлора) постсинаптический потенциал.

В головном мозге в качестве медиаторов «работает» целая группа веществ, которые объединены под названием *биогенные амины*. В середине прошлого столетия английский врач Паркинсон описал болезнь, которая проявлялась как дрожательный паралич. Это тяжелое страдание вызвано разрушением в мозге большого нейронов, которые в своих синапсах (окончаниях) выделяют *дофамин* – вещество из группы биогенных аминов. Тела этих нейронов находятся в среднем мозге, образуя там скопление, которое называется *черной субстанцией*. Другое вещество из группы биогенных аминов – серотонин (другое название 5-окситриптамин) – вначале было известно как средство, приводящее к подъему кровяного давления (сосудосуживающее). Однако оказалось, что истощение в головном мозге серотонина приводит к хронической бессоннице. В опытах на животных было установлено, что разрушение в

мозговом стволе (задних отделах мозга) специальных ядер, которые известны в анатомии как *ядра шва*, приводит к хронической бессоннице и в дальнейшем гибели этих животных. Биохимическое исследование установило, что нейроны ядер шва содержат серотонин. У пациентов, страдающих хронической бессонницей, также обнаружено снижение концентрации серотонина в мозге.

К биогенным аминам относят также адреналин и норадреналин, которые содержатся в синапсах нейронов автономной нервной вегетативной системы. Во время стресса под влиянием специального гормона – адренокортикотропного (подробнее см. ниже) – из клеток коры надпочечников в кровь также выбрасываются адреналин и норадреналин.

Медиаторы нервной системы

В настоящее время при классификации медиаторных веществ принято выделять: *первичные медиаторы, сопутствующие медиаторы, медиаторы-модуляторы и аллостерические медиаторы*. Первичными медиаторами считают те, которые действуют непосредственно на рецепторы постсинаптической мембраны. Сопутствующие медиаторы и медиаторы-модуляторы могут запускать каскад ферментативных реакций, которые, например, фосфорилируют рецептор для первичного медиатора. Аллостерические медиаторы могут участвовать в кооперативных процессах взаимодействия с рецепторами первичного медиатора.

Долгое время за образец принимали синаптическую передачу по анатомическому адресу (принцип «точка – в точку»). Открытия последних десятилетий, особенно медиаторной функции нейропептидов, показали, что в нервной системе возможен принцип передачи и по химическому адресу. Другими словами, медиатор, выделяющийся из данного окончания, может действовать не только на «свою» постсинаптическую мембрану, но и за пределами данного синапса – на мембраны других нейронов, имеющих соответствующие рецепторы. Таким образом, физиологическая реакция обеспечивается не точным анатомическим контактом, а наличием соответствующего рецептора на клетке-мишени.

Все известные типы хеморецепторов на постсинаптической мембране разделяют на две группы. В одну группу входят рецепторы, в состав которых включен ионный канал, открывающийся при связывании молекул медиатора с «узнающим» центром. Рецепторы второй группы (метаботропные рецепторы) открывают ионный канал опосредованно (через цепочку биохимических реакций), в частности, посредством активации специальных внутриклеточных белков.

Тема 4. Основные положения рефлекторной теории

Рефлекс как элементарная форма нервной деятельности. Исторические этапы развития рефлекторной теории. Строение элементарной рефлекторной дуги. Современная нейрокибернетическая схема строения рефлекса как самоуправляемой системы: афферентный синтез, аппарат принятия решения, программа действия, результат действия как системообразующий фактор, акцептор результата действия, прямая и обратная афферентация. Классификация рефлексов. Понятие и общие свойства нейронных объединений – нервных центров. Свойства нервных центров: одностороннее проведение возбуждения, замедление проведения возбуждения, трансформация ритма возбуждения, суммация возбуждения, низкая лабильность, утомляемость, высокая чувствительность к недостатку кислорода и к ряду нейротропных веществ, высокая пластичность, посттетаническая потенциация, доминанта, пространственное облегчение, окклюзия. Распространение возбуждения в ЦНС: конвергенция, дивергенция, реверберация. Разновидности нервных центров: двигательные, чувствительные, вегетативные, психических функций. Торможение в ЦНС. История вопроса и роль И.М. Сеченова в открытии центрального торможения. Механизмы первичного и вторичного торможения. Типичные примеры. Значение торможения в координации нервной и психической деятельности человека. Механизмы координации нервной деятельности. Принцип общего конечного пути. Принцип реципрокности. Принцип доминанты и свойства доминантных очагов возбуждения: повышенная способность к суммации, инертность, подавление текущей деятельности. Интегративная деятельность нервной системы.

Основной формой нервной деятельности является рефлекс. Рефлекс – причинно обусловленная реакция организма на изменения внешней или внутренней среды, осуществляемая при участии центральной нервной системы в ответ на раздражение рецепторов. Так происходит возникновение, изменение или прекращение какой-либо деятельности организма.

Рефлекторные дуги могут быть простыми и сложными. Простая рефлекторная дуга состоит из двух нейронов – воспринимающего и эффекторного, между которыми имеется один синапс. Примером простой рефлекторной дуги являются рефлекторные дуги сухожильных рефлексов, например, рефлекторная дуга коленного рефлекса. Рефлекторные дуги большинства рефлексов включают не два, а большее количество нейронов: рецепторный, один или несколько вставочных и эффекторный. Такие рефлекторные дуги называются сложными, многонейронными.

В настоящее время установлено, что во время ответной реакции эффектора возбуждаются многочисленные нервные окончания, имеющиеся в рабочем органе. Нервные импульсы теперь уже от эффектора вновь поступают в центральную нервную систему и информируют ее о правильности ответа рабочего органа. Таким образом, рефлекторные дуги являются не разомкнутыми, а кольцевыми образованиями.

Рефлексы отличаются большим многообразием. Их можно классифицировать по ряду признаков: 1) по биологическому значению, (пищевые, оборонительные, половые); 2) в зависимости от вида раздражаемых рецепторов: экстероцептивные, интероцептивные и проприоцептивные; 3) по характеру ответной реакции: двигательные или моторные (исполнительный орган – мышца), секреторные (эффектор – железа), сосудодвигательные (сужение или расширение кровеносных сосудов). Большое разнообразие рефлекторных реакций со времени классических исследований И.П. Павлова делят рефлексы на две группы: условные и безусловные.

И.П. Павлов показал, что все рефлекторные реакции можно разделить на две группы: безусловные и условные.

Таблица 1. Сравнительная характеристика безусловных и условных рефлексов

Безусловные рефлексы	Условные рефлексы
Врожденные, наследственно передающиеся реакции, большинство из них начинают функционировать сразу же после рождения	Реакции, приобретенные в процессе индивидуальной жизни
Являются видовыми, т.е. свойственны всем представителям данного вида	Индивидуальные
Постоянны и сохраняются в течение всей жизни	Непостоянны – могут возникать и исчезать
Осуществляются за счет низших отделов ЦНС (подкорковые ядра, ствол мозга, спинной мозг)	Являются преимущественно функцией коры больших полушарий
Возникают в ответ на адекватные раздражения, действующие на определенное рецептивное поле	Возникают на любые раздражители, действующие на разные рецептивные поля

Согласно рефлекторной теории Сеченова-Павлова причина любого рефлекторного акта лежит вне его. И.П. Павлов делает очень важное замечание, что благодаря условным рефлексам явления внешней среды то отражаются в деятельности организма, то остаются для него индифферентными, незначимыми. Благодаря условным рефлексам организм активно избирательно относится к окружающей действительности. И.М. Сеченов утверждал, что чем выше чувственная организация организма в эволюционном ряду, тем шире сфера его жизненной среды, тем большая согласованность его жизненных потребностей с условиями среды. Это положение И.М. Сеченова нашло дальнейшее развитие в трудах его идейных и научных последователей (И.П. Павлова, Н.Е. Введенского и А.А. Ухтомского). Рефлекс выступает как аппарат, с помощью которого организм деятельно идет навстречу среде, осваивая и расширяя ее сферу в своих интересах. Рефлекс выступает, таким образом, как физиологический механизм активности организма. В рефлекторной реакции диалектически сочетаются принципы реактивности и активности.

Условный рефлекс – это сложная многокомпонентная реакция, которая вырабатывается на базе безусловных рефлексов с использованием предшествующего индифферентного раздражителя. Он имеет сигнальный характер, и организм встречает воздействие безусловного раздражителя подготовленным. Например, в предстартовый период происходит перераспределение крови, усиление дыхания и кровообращения, и когда мышечная нагрузка начинается, организм уже к ней подготовлен.

Для выработки условного рефлекса необходимо:

1) наличие двух раздражителей, один из которых безусловный (пища, болевой раздражитель и др.), вызывающий безусловно-рефлекторную реакцию, а другой - условный (сигнальный), сигнализирующий о предстоящем безусловном раздражении (свет, звук, вид пищи и т.д.);

2) многократное сочетание условного и безусловного раздражителей (хотя возможно образование условного рефлекса при их однократном сочетании);

3) условный раздражитель должен предшествовать действию безусловного;

4) в качестве условного раздражителя может быть использован любой раздражитель внешней или внутренней среды, который должен быть по возможности индифферентным, не вызывать обронительной реакции, не обладать чрезмерной силой и способен привлекать внимание;

5) безусловный раздражитель должен быть достаточно сильным, в противном случае временная связь не сформируется;

6) возбуждение от безусловного раздражителя должно быть более сильным, чем от условного;

7) необходимо устранить посторонние раздражители, так как они могут вызывать торможение условного рефлекса;

8) животное, у которого вырабатывается условный рефлекс, должно быть здоровым;

9) при выработке условного рефлекса должна быть выражена мотивация, например, при выработке пищевого слюноотделительного рефлекса животное должно быть голодным, у сытого - этот рефлекс не вырабатывается.

Физиологической основой для возникновения условных рефлексов служит образование функциональных временных связей в высших отделах ЦНС. *Временная связь* – это совокупность нейрофизиологических, биохимических и ультраструктурных изменений в мозге, возникающих в процессе совместного действия условного и безусловного раздражителей. При выработке условного рефлекса происходит формирование временной нервной связи между двумя группами клеток коры – корковыми представительствами условного и безусловного рефлексов. Возбуждение от центра условного рефлекса может передаваться к центру безусловного рефлекса от нейрона к нейрону. Разобщение корковых центров условного и безусловного рефлексов путем пересечения коры мозга не препятствует образованию условного рефлекса. Это свидетельствует о том, что временная связь может образоваться между корковым центром условного рефлекса, подкорковым центром безусловного рефлекса и корковым центром безусловного рефлекса.

Если выработать прочный условный пищевой рефлекс, например, на свет, то такой рефлекс является условным рефлексом первого порядка. На его базе можно выработать условный рефлекс второго порядка, для этого дополнительно применяют новый, предшествующий сигнал, например звук, подкрепляя его условным раздражителем первого порядка (светом). Рефлексы более высокого порядка (4, 5, 6 и т.д.) вырабатываются только у приматов и человека.

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

Для обеспечения приспособления и адекватного поведения необходимы не только способность к выработке новых условных рефлексов и их длительное сохранение, но и возможность к устранению тех условно-рефлекторных реакций, необходимость в которых отсутствует. Исчезновение условных рефлексов обеспечивается процессами торможения. По И.П.

Павлову, различают следующие формы коркового торможения: безусловное, условное и запредельное торможение.

Тема 5. Функции спинного мозга

Метамерная (сегментарная) организация функций спинного мозга. Рефлекторная деятельность спинного мозга: сухожильные рефлексы и рефлексы растяжения, сгибательные и разгибательные тонические и ритмические рефлексы, вегетативные рефлексы, дефекации, мочеиспускания, половых органов. Супраспинальный контроль деятельности спинного мозга. Проводниковая функция спинного мозга: восходящие и нисходящие пути. Закон Белла-Мажанди.

Строение спинного мозга

Спинной мозг – наиболее древнее образование центральной нервной системы. Спинной мозг человека имеет 31 сегмент: 8 шейных, 12 грудных, 5 поясничных, 5 крестцовых, 1 копчиковый. Морфологических границ между сегментами спинного мозга не существует, поэтому деление на сегменты является функциональным. Спинной мозг человека имеет два утолщения: шейное и поясничное — в них содержится большее число нейронов, чем в остальных его участках, что обусловлено развитием верхних и нижних конечностей. Волокна, поступающие по задним корешкам спинного мозга, выполняют функции, которые определяются тем, где и на каких нейронах заканчиваются данные волокна. Задние корешки являются афферентными, чувствительными, центростремительными, а передние – эфферентными, двигательными, центробежными.

Афферентные входы в спинной мозг организованы аксонами спинальных ганглиев, лежащих вне спинного мозга, и аксонами ганглиев симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.

Первая группа (I) афферентных входов спинного мозга образована чувствительными волокнами, идущими от мышечных рецепторов, рецепторов сухожилий, надкостницы, оболочек суставов. Эта группа рецепторов образует начало так называемой *проприоцептивной чувствительности*. Проприоцептивные волокна по толщине и скорости проведения возбуждения делятся на 3 группы (Ia, Ib, Ic). Волокна каждой группы имеют свои пороги возникновения возбуждения. *Вторая группа (II) афферентных входов спинного мозга* начинается от кожных рецепторов: болевых, температурных, тактильных, давления — и представляет собой *кожную рецептирующую систему*. *Третья группа (III) афферентных входов* спинного мозга представлена входами от внутренних органов; это *висцеро-рецептивная система*.

Нейроны спинного мозга образуют его *серое вещество* в виде симметрично расположенных двух передних и двух задних. Серое вещество распределено на ядра, вытянутые по длине спинного мозга, и на поперечном разрезе располагается в форме бабочки.

Задние рога выполняют главным образом сенсорные функции и содержат нейроны, передающие сигналы в вышележащие центры, в симметричные структуры противоположной стороны либо к передним рогам спинного мозга. В передних рогах находятся нейроны, дающие свои аксоны к мышцам (мотонейроны). Спинной мозг имеет, помимо названных, еще и боковые рога. Начиная с I грудного сегмента спинного мозга и до первых поясничных сегментов, в боковых рогах серого вещества располагаются нейроны симпатического, а в крестцовых – парасимпатического отдела автономной (вегетативной) нервной системы.

Функционально нейроны спинного мозга можно разделить на 4 основные группы: 1) *мотонейроны, или двигательные*, — клетки передних рогов, аксоны которых образуют передние корешки; 2) *интернейроны* – нейроны, получающие информацию от спинальных ганглиев и располагающиеся в задних рогах; 3) *симпатические, парасимпатические* нейроны расположены в боковых рогах; 4) *ассоциативные клетки* – нейроны собственного аппарата спинного мозга, устанавливающие связи внутри и между сегментами. Так, в основании заднего рога находится крупное скопление нервных клеток, образующих *промежуточное ядро* спинного мозга. Его нейроны имеют короткие аксоны, которые в основном идут в передний рог и образуют там синаптические контакты с мотонейронами. Аксоны некоторых из этих нейронов распространяются на 2-3 сегмента, но никогда не выходят за пределы спинного мозга.

Нервные клетки разных типов, разбросаны диффузно или собраны в виде ядер. Большинство ядер в спинном мозге занимают несколько сегментов, поэтому афферентные и эфферентные волокна, связанные с ними, входят в спинной мозг и выходят из него по нескольким корешкам. Наиболее значительными спинномозговыми ядрами являются ядра передних рогов, образованные мотонейронами. Все нисходящие пути центральной нервной системы, вызывающие двигательные реакции, заканчиваются на мотонейронах передних рогов. В связи с этим Шеррингтон назвал их «общим конечным путем».

Функции спинного мозга: проводниковую и рефлекторную.

Проводниковая функция обеспечивает связь нейронов спинного мозга друг с другом или с вышележащими отделами ЦНС.

Рефлекторная функция позволяет реализовать все двигательные рефлексы тела, рефлексы внутренних органов, мочеполовой системы, терморегуляции и т.д. Собственная рефлекторная деятельность спинного мозга осуществляется сегментарными рефлекторными дугами.

Минимальная сила раздражения, которая вызывает рефлекс, называется *порогом* (или пороговым стимулом) данного рефлекса. Всякий рефлекс имеет *рецептивное поле*, т.е. совокупность рецепторов, раздражение которых вызывает рефлекс с наименьшим порогом.

Спинальные рефлексы делят:

Во-первых, *по рецепторам, раздражение которых вызывает рефлекс:*

а) *проприоцептивные (собственные) рефлексы* с самой мышцы и связанных с ней образований. Они имеют простейшую рефлекторную дугу. Рефлексы, возникающие с проприорецепторов, участвуют в формировании акта ходьбы и регуляции мышечного тонуса.

б) *висцероцептивные рефлексы* возникают с рецепторов внутренних органов и проявляются в сокращении мышц брюшной стенки, грудной клетки и разгибателей спины. Возникновение висцеромоторных рефлексов связано с конвергенцией висцеральных и соматических нервных волокон к одним и тем же интернейронам спинного мозга,

в) *кожные рефлексы* возникают при раздражении рецепторов кожи сигналами внешней среды.

Во-вторых, *по органам:*

а) рефлексы конечностей; б) брюшные рефлексы; в) яичковый рефлекс; г) анальный рефлекс.

Простейшими спинальными рефлексами, которые можно легко наблюдать, являются *сгибательный* и *разгибательный*. Под сгибанием следует понимать уменьшение угла данного сустава, а под разгибанием его увеличение.

Универсальный принцип рефлекторной деятельности спинного мозга получил название *общего конечного пути*: соотношение количества волокон в афферентных (задних корешках) и эфферентных (передних корешках) путях спинного мозга составляет примерно 5:1. Ч. Шеррингтон образно сравнивал этот принцип с воронкой, широкую часть которой составляют афферентные пути задних корешков, а узкую эфферентные пути передних корешков спинного мозга. Нередко территория конечного пути одного рефлекса перекрывается с территорией конечного пути другого рефлекса. Другими словами, разные рефлексы могут соревноваться за занятие конечного пути. При осуществлении рефлекторной деятельности отдельные рефлексы взаимодействуют друг с другом, образуя функциональные системы. Один из самых важных элементов функциональной системы – *обратная афферентация*, благодаря которой нервные центры как бы оценивают, как выполняется реакция, и могут внести в нее необходимые коррективы.

Нарушения функций спинного мозга

В случаях *раздражения и поражения задних корешков спинного мозга* наблюдаются «стреляющие», опоясывающие боли на уровне метамера пораженного сегмента, снижение чувствительности всех видов, утрата или снижение рефлексов, вызываемых с метамера тела, который передает информацию в пораженный корешок.

В случаях *изолированного поражения заднего рога* утрачивается болевая и температурная чувствительность на стороне повреждения, а тактильная и проприоцептивная сохраняется, так как из заднего корешка аксоны температурной и болевой чувствительности идут в задний рог, а

аксоны тактильной и проприоцептивной — прямо в задний столб и по проводящим путям поднимаются вверх. Вследствие того, что аксоны вторых нейронов болевой и температурной чувствительности идут на противоположную сторону через переднюю серую спайку спинного мозга, при повреждении этой спайки на теле симметрично утрачивается болевая и температурная чувствительность.

Поражение переднего рога и переднего корешка спинного мозга приводит к параличу мышц. Они теряют тонус, атрофируются, при этом исчезают рефлексy, связанные с пораженным сегментом.

В случае *поражения боковых рогов спинного мозга* исчезают кожные сосудистые рефлексy, нарушается потоотделение, наблюдаются трофические изменения кожи, ногтей. При одностороннем поражении парасимпатического отдела автономной нервной системы на уровне крестцовых отделов спинного мозга нарушений дефекации и мочеиспускания не наблюдается, так как корковая иннервация этих центров является двусторонней.

При травмах у человека в ряде случаев происходит *полное или половинное пересечение спинного мозга*. При *половинном латеральном повреждении спинного мозга* развивается *синдром Броун-Секара*. Он проявляется в том, что *на стороне поражения* спинного мозга (ниже места поражения) *развивается паралич двигательной системы* вследствие повреждения пирамидных путей. На противоположной поражению стороне движения сохраняются. На стороне поражения (ниже места поражения) *нарушается проприоцептивная чувствительность*. Это обусловлено тем, что восходящие пути глубокой чувствительности идут по своей стороне спинного мозга до продолговатого мозга, где происходит их перекрест. *На противоположной стороне туловища* (относительно повреждения спинного мозга) *нарушается болевая чувствительность*, так как проводящие пути болевой чувствительности кожи идут от спинального ганглия в задний рог спинного мозга, где переключаются на новый нейрон, аксон которого переходит на противоположную сторону. В итоге если повреждена левая половина спинного мозга, то исчезает болевая чувствительность правой половины туловища ниже повреждения.

Полную перерезку спинного мозга в экспериментах на животных производят для исследования влияния вышележащих отделов ЦНС на нижележащие. *После полного пересечения спинного мозга возникает спинальный шок*. Это явление заключается в том, что все центры ниже перерезки перестают организовывать присущие им рефлексy. У обезьян первые признаки восстановления рефлексов после перерезки спинного мозга появляются через несколько суток; у человека *первые спинальные рефлексy восстанавливаются через несколько недель или месяцев*.

Следовательно, чем сложнее организация ЦНС, тем сильнее контроль вышележащих отделов мозга над нижележащими. То, что причиной шока является нарушение супраспинальных влияний, доказывается повторной перерезкой спинного мозга ниже места первой перерезки. В этом случае спинальный шок не возникает, рефлекторная деятельность спинного мозга сохраняется. По истечении длительного периода времени после шока спинальные рефлексy резко усиливаются, что объясняется устранением тормозного влияния ретикулярной формации ствола мозга на рефлексy спинного мозга.

Тема 6. Функции заднего мозга

Нейронная организация заднего мозга. Функциональное значение ядер: рефлексy, направленные на поддержание позы (статические и статокINETические), роль ветсИбулярных ядер, глотание и жевание, вегетативные ядра продолговатого мозга. Рефлекторный контроль дыхания, кровообращения и пищеварения. Функции ядер V-XII пар черепно-мозговых нервов. Восходящие и нисходящие специфические и неспецифические проводящие пути. Основные функции мозжечка. Мозжечковые пробы.

Нейрофизиология ствола мозга

Ствол мозга включает продолговатый мозг, мост, средний мозг и промежуточный мозг.

Ствол мозга выполняет следующие функции:

1) организует рефлексy, обеспечивающие подготовку и реализацию различных форм поведения;

2) осуществляет проводниковую функцию: через ствол мозга проходят в восходящем и нисходящем направлении пути, связывающие между собой структуры ЦНС;

3) при организации поведения обеспечивает взаимодействие своих структур между собой, со спинным мозгом, базальными ганглиями и корой большого мозга, т. е. обеспечивает ассоциативную функцию.

Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга. Структурно по разнообразию и строению ядер продолговатый мозг сложнее, чем спинной. В отличие от спинного мозга он не имеет четкого сегментарного строения, серое вещество в нем расположено не в центре, а в виде отдельных ядер, разделенных белым веществом.

Структурные образования заднего мозга.

1. Ядра нижней оливы;
2. Тонкое и клиновидное ядра;
3. VIII–XII пары черепно-мозговых нервов.
4. Ядра ретикулярной формации.

Основные функции продолговатого мозга:

1) *Сенсорные функции.* Продолговатый мозг регулирует ряд сенсорных функций: рецепцию кожной чувствительности лица – в сенсорном ядре тройничного нерва; первичный анализ рецепции вкуса – в ядре языкоглоточного нерва; рецепцию слуховых раздражений — в ядре улиткового нерва; рецепцию вестибулярных раздражений – в верхнем вестибулярном ядре. В заднее-верхних отделах продолговатого мозга проходят пути кожной, глубокой, висцеральной чувствительности, часть из которых переключается здесь на второй нейрон (тонкое и клиновидное ядра). *На уровне продолговатого мозга перечисленные сенсорные функции реализуют первичный анализ силы и качества раздражения, далее обработанная информация передается в подкорковые структуры для определения биологической значимости данного раздражения.*

2) *Проводниковые функции.* Через продолговатый мозг проходят все восходящие и нисходящие пути спинного мозга: спинно-таламический, кортикоспинальный, руброспинальный. В нем берут начало вестибулоспинальный, оливоспинальный и ретикулоспинальный тракты, обеспечивающие тонус и координацию мышечных реакций. В продолговатом мозге заканчиваются пути из коры большого мозга — корково-ретикулярные пути. Здесь заканчиваются восходящие пути проприоцептивной чувствительности из спинного мозга: тонкого и клиновидного. Такие образования головного мозга, как мост, средний мозг, мозжечок, таламус, гипоталамус и кора большого мозга, образуют двусторонние связи с продолговатым мозгом.

3) *Рефлекторные функции.* Продолговатый мозг участвует в реализации вегетативных, соматических, вкусовых, слуховых, вестибулярных рефлексов. Особенностью продолговатого мозга является то, что его ядра, возбуждаясь последовательно, обеспечивают выполнение сложных рефлексов, требующих последовательного включения разных мышечных групп, что наблюдается, например, при глотании.

В продолговатом мозге локализуется *центр слюноотделения*, парасимпатическая часть которого обеспечивает усиление общей секреции, а симпатическая – белковой секреции слюнных желез. Продолговатый мозг вместе с мостом обеспечивает рефлексы *голосообразования* за счет работы моторных ядер лицевого, блуждающего, языкоглоточного и подъязычного черепно-мозговых нервов. Дыхательный центр регулируют поток воздуха во время речи. В структуре ретикулярной формации продолговатого мозга расположены *дыхательный и сосудодвигательный центры*. Особенность этих центров в том, что их нейроны способны возбуждаться рефлекторно и под действием химических раздражителей. *Дыхательный центр* локализуется в медиальной части ретикулярной формации каждой симметричной половины продолговатого мозга и разделен на две части, вдоха и выдоха.

В ретикулярной формации продолговатого мозга представлен и *сосудодвигательный центр* (регуляции сосудистого тонуса). Он функционирует совместно с вышележащими структурами мозга и прежде всего с гипоталамусом. Возбуждение сосудодвигательного центра всегда изменяет ритм дыхания, тонус бронхов, мышц кишечника, мочевого пузыря, цилиарной мышцы и др. Это

обусловлено тем, что ретикулярная формация продолговатого мозга имеет синаптические связи с гипоталамусом и другими центрами.

В средних отделах ретикулярной формации находятся нейроны, образующие ретикулоспинальный путь, оказывающий тормозное влияние на мотонейроны спинного мозга. На дне IV желудочка расположены нейроны «голубого пятна». Их медиатором является норадреналин. Эти нейроны вызывают активацию ретикулоспинального пути в фазу «быстрого» сна, что приводит к торможению спинальных рефлексов и снижению мышечного тонуса.

Мост располагается выше продолговатого мозга и выполняет сенсорные, проводниковые, двигательные и рефлекторные функции. В состав моста входят следующие структуры:

1. V– VIII пары черепно-мозговых нервов; 2. Вестибулярные ядра; 3. Ядра ретикулярной формации; 4. Важной структурой моста является средняя ножка мозжечка. Именно она обеспечивает функциональные связи коры большого мозга с полушариями мозжечка.

1) *Сенсорные функции* моста обеспечиваются ядрами преддверно-улиткового и тройничного нервов. В преддверно-улитковых ядрах происходит первичный анализ вестибулярных раздражений их силы и направленности. Чувствительное ядро тройничного нерва получает сигналы от рецепторов кожи лица, передних отделов волосистой части головы, слизистой оболочки носа и рта, зубов и конъюнктивы глазного яблока. В ядре происходит первичный анализ полученных сенсорных сигналов. В покрышке мозга локализуются переднее и заднее ядра трапецевидного тела и латеральной петли. Эти ядра вместе с верхней оливой обеспечивают первичный анализ информации от органа слуха и затем передают информацию в задние бугры четверохолмий.

2) *Двигательные функции* моста обеспечиваются ядрами лицевого, отводящего нервов и двигательным ядром тройничного нерва. Лицевой нерв иннервирует все мимические мышцы лица. Отводящий нерв иннервирует прямую латеральную мышцу, отводящую глазное яблоко наружу. Двигательная часть ядра тройничного нерва иннервирует жевательные мышцы, мышцу, натягивающую барабанную перепонку, и мышцу, натягивающую небную занавеску.

3) *Проводниковая функция моста*. Обеспечивается продольно и поперечно расположенными волокнами. Поперечно расположенные волокна образуют верхний и нижний слои, а между ними проходят идущие из коры большого мозга пирамидные пути. Между поперечными волокнами расположены нейронные скопления – ядра моста. От их нейронов начинаются поперечные волокна, которые идут на противоположную сторону моста, образуя среднюю ножку мозжечка и заканчиваясь в его коре. В покрышке моста располагаются продольно идущие пучки волокон медиальной петли. Они пересекаются поперечно идущими волокнами трапецевидного тела, представляющие собой аксоны улитковой части преддверно-улиткового нерва противоположной стороны, которые заканчиваются в ядре верхней оливы. От этого ядра идут пути боковой петли, которые направляются в заднее четверохолмие среднего мозга и в медиальные коленчатые тела промежуточного мозга.

4) С участием моста мозга осуществляются следующие *рефлекторные функции*: мигание, слезоотделение, смыкания век, роговичный рефлекс, жевание, поддержание позы, мимика.

Ретикулярная формация моста является продолжением ретикулярной формации продолговатого мозга и началом этой же системы среднего мозга. Ретикулярная формация моста влияет на кору большого мозга, вызывая ее пробуждение или сонное состояние. В ретикулярной формации моста находятся две группы ядер, которые относятся к общему *дыхательному центру*. Один центр активизирует центр вдоха продолговатого мозга, другой — центр выдоха. Нейроны дыхательного центра, расположенные в мосте, адаптируют работу дыхательных клеток продолговатого мозга в соответствии с меняющимся состоянием организма.

Нейрофизиология мозжечка

Мозжечок (cerebellum, малый мозг) – одна из интегративных структур головного мозга, принимающая участие в координации и регуляции произвольных и непроизвольных движений, в регуляции вегетативных и поведенческих функций.

Реализация указанных функций обеспечивается следующими морфологическими особенностями мозжечка:

1) кора мозжечка построена достаточно однотипно, имеет стереотипные связи, что создает условия для быстрой обработки информации;

2) основной нейронный элемент коры — клетка Пуркинье, имеет большое количество входов и формирует единственный аксонный выход из мозжечка, коллатерали которого заканчиваются на ядрах мозжечка;

3) на клетки Пуркинье проецируются практически все виды сенсорных раздражений: проприоцептивные, кожные, зрительные, слуховые, вестибулярные и др.;

4) выходы из мозжечка обеспечивают его связи с корой большого мозга, со стволовыми образованиями и спинным мозгом.

Мозжечок анатомически и функционально делится на старую, древнюю и новую части.

Кора мозжечка трехслойна:

Верхний (I) слой коры мозжечка – *молекулярный слой*, состоит из параллельных волокон, разветвлений дендритов и аксонов II и III слоев. В нижней части молекулярного слоя встречаются корзинчатые и звездчатые клетки, которые обеспечивают взаимодействие с дендритами клеток Пуркинье.

Средний (II) слой коры – *ганглионарный*, образован клетками Пуркинье, выстроенными в один ряд и имеющими самую мощную в ЦНС дендритную систему. Эти клетки выполняют задачу сбора, обработки и передачи информации. Аксоны клеток Пуркинье являются единственным эфферентным путем, с помощью которого кора мозжечка передает информацию в его ядра и ядра структуры большого мозга.

Под II слоем коры лежит *гранулярный* (III) слой, состоящий из клеток-зерен, число которых достигает 10 млрд. Аксоны этих клеток поднимаются вверх, Т-образно делятся на поверхности коры, образуя контакты с клетками Пуркинье. Здесь же лежат клетки Гольджи.

Подкорковая система мозжечка состоит из трех функционально разных ядерных образований: *ядра шатра, пробковидного, шаровидного и зубчатого ядра*.

Ядро шатра получает информацию от древней зоны коры мозжечка (кочок и узелок) и связано с ядрами ретикулярной формации продолговатого и среднего мозга. Отсюда сигналы идут по ретикулоспинальному пути к мотонейронам спинного мозга.

Старая кора (червь) мозжечка проецируется на *пробковидное и шаровидное ядра*. От них связи идут в средний мозг к красному ядру, далее в спинной мозг по руброспинальному пути. Второй путь идет к таламусу и далее в двигательную зону коры большого мозга.

Зубчатое ядро, получая информацию от коры полушарий мозжечка, связано с таламусом, а через него – с моторной зоной коры большого мозга. Зубчатое ядро через красное ядро посылает сигналы также к двигательным ядрам ствола мозга и спинного мозга.

Мозжечковый контроль двигательной активности. Основное функциональное значение мозжечка состоит в дополнении и коррекции деятельности остальных двигательных центров. Он отвечает за: 1) регуляцию позы и мышечного тонуса; 2) коррекцию медленных целенаправленных движений; 3) правильное выполнение быстрых целенаправленных движений.

Регуляция мышечного тонуса с помощью мозжечка происходит следующим образом: проприоцептивные сигналы о тонусе мышц поступают в область червя и кочково-узелковую долю, отсюда – в ядро шатра, далее – к ядру преддверия и ретикулярной формации продолговатого и среднего мозга и, наконец, по ретикулярно- и вестибулоспинальным путям к нейронам передних рогов спинного мозга, иннервирующих мышцы, от которых поступили сигналы. Следовательно, *регуляция мышечного тонуса реализуется по принципу обратной связи*. Мозжечок, получив информацию от коры головного мозга о готовящемся движении, корректирует программу подготовки этого движения в коре и одновременно готовит тонус мускулатуры для реализации этого движения через спинной мозг.

Эфферентные сигналы из мозжечка к спинному мозгу регулируют силу мышечных сокращений, обеспечивают способность к длительному тоническому сокращению мышц, способность сохранять оптимальный тонус мышц в покое или при движениях, соразмерять произвольные движения с целью этого движения, быстро переходить от сгибания к разгибанию и наоборот. Мозжечок обеспечивает синергию сокращений разных мышц при сложных движениях.

Нарушение функций мозжечка выражается следующими симптомами: 1) астения; 2) астазия; 3) дистония; 4) тремор; 5) дисметрия; 6) атаксия; 7) дизартрия.

Взаимодействие мозжечка и коры большого мозга организовано соматотопически. Функционально мозжечок может оказывать облегчающее, тормозящее и компенсаторное влияние на реализацию функций коры большого мозга. Кора лобных долей большого мозга компенсирует расстройства, вызываемые повреждением мозжечка. Механизм данной компенсации реализуется через лобно-мостомозжечковый тракт.

Влияние мозжечка на вегетативные функции. Мозжечок оказывает как угнетающее, так и стимулирующее влияние на работу сердечнососудистой, дыхательной, пищеварительной и других систем организма. В результате двойственного влияния мозжечок стабилизирует, оптимизирует функции систем организма.

Таким образом, мозжечок принимает участие в различных видах деятельности организма: моторной, соматической, вегетативной, сенсорной, интегративной и т. д. Однако эти функции мозжечок реализует через другие структуры центральной нервной системы. Мозжечок выполняет функцию оптимизации отношений между различными отделами нервной системы. После частичного повреждения мозжечка могут сохраняться все функции организма, но сами функции, порядок их реализации, количественное соответствие потребностям трофики организма нарушаются

Тема 7. Функции среднего мозга

Нейронная организация. Ориентировочные зрительные и слуховые рефлексы. Функции ядер среднего мозга в осуществлении регуляции мышечного тонуса и зрачковых рефлексов. Проводниковые функции среднего мозга.

Средний мозг представлен четверохолмием и ножками мозга. Эволюция среднего мозга связана с развитием зрения.

Основные структурные единицы среднего мозга: 1) бугры четверохолмия; 2) красное ядро; 3) черное ядро; 4) ядра III–IV пар черепно-мозговых нервов; 5) ядра ретикулярной формации.

Функции среднего мозга – сенсорная, двигательная, рефлекторная и проводниковая.

1) Сенсорные функции. Четверохолмие является важным *сенсорным ствольным отделом мозга*. Передние бугры четверохолмия представляют собой первичные зрительные, а задние – слуховые центры, обеспечивающие протекание соответствующих ориентировочных рефлексов настораживания. Нейроны переднего двуххолмия получают импульсы непосредственно от ганглиозных клеток сетчатки по зрительным волокнам, среди которых определенную долю составляют детекторные волокна, а нейроны заднего двуххолмия получают сигналы от слуховой системы после переработки их в ядрах продолговатого мозга и моста.

В крыше среднего мозга представлена система детекторных региональных волокон, а также нейроны новизны и нейроны тождеств. Кроме того, здесь локализована универсальная нейронная сеть, вычисляющая направление и скорость движения зрительного объекта, включающая как узкополосные нейроны, работающие в дискретных диапазонах значений, по типу детекторов, так и широкополосные нейроны, континуально описывающие зрительный образ. Здесь локализованы также нейроны, принадлежащие слуховой системе и анализирующие амплитудную и частотную модуляцию слухового сигнала.

2) Двигательные функции. Красные ядра, получая информацию от двигательной зоны коры большого мозга, подкорковых ядер и мозжечка о готовящемся движении и состоянии опорно-двигательного аппарата, посылают корригирующие импульсы к мотонейронам спинного мозга по руброспинальному тракту и тем самым регулируют тонус мускулатуры, подготавливая его уровень к намечающемуся произвольному движению. Кроме того, они связаны с ретикулярной формацией верхней части продолговатого мозга и участвуют в регуляции мышечного тонуса. Нарушение связей красных ядер с ретикулярной формацией продолговатого мозга ведет к *децеребрационной ригидности*. Черная субстанция координирует акты жевания и глотания (их последовательность), участвует также в регуляции пластического тонуса, а у человека – и в мелких движениях пальцев рук, например при письме. Ядро глазодвигательного нерва (III пара),

локализованное на уровне верхних бугров четверохолмия, иннервирует мышцы глаз, как и ядро блокового нерва (IV пара), расположенное на уровне нижних бугров четверохолмия. Одной из важных функций среднего мозга является его участие в перераспределении мышечного тонуса и в осуществлении и координировании тонических рефлексов.

3) *Рефлекторные функции.* Среднемозговой уровень центральной нервной системы обеспечивает как собственные ориентировочные, сторожевые рефлексы, так и принимает участие в регуляции рефлекторных функций нижележащих отделов ЦНС. Функционально самостоятельными структурами среднего мозга являются бугры четверохолмия.

Бугры четверохолмия, взаимодействуя с ядрами III–IV пар черепно-мозговых нервов, красным ядром, со зрительным трактом обеспечивают ориентировочную рефлекторную реакцию на световые и звуковые раздражители. Они также осуществляют жизненно важные рефлексы: *старт-рефлекс* – двигательная реакция на резкий необычный раздражитель (повышение тонуса сгибателей), *ориентир-рефлекс* – двигательная реакция на новый раздражитель (поворот тела, головы). У человека четверохолмный рефлекс является сторожевым. Четверохолмия принимают участие в организации произвольных движений. Передние бугры с ядрами III–IV черепно-мозговых нервов обеспечивают реакцию конвергенции (схождение глазных яблок к срединной линии), движение глазных яблок. Красное ядро принимает участие в регуляции перераспределения мышечного тонуса, в восстановлении позы тела (повышает тонус сгибателей, понижают тонус разгибателей), поддержании равновесия, подготавливает скелетные мышцы к произвольным и непроизвольным движениям. Черное вещество мозга координирует акт глотания и жевания, дыхания, уровень кровяного давления.

Ретикулярная формация среднего мозга представлена клеточной группой, локализованной впереди от орального ретикулярного ядра моста; она участвует в регуляции функций сна. Наряду с общим неспецифическим влиянием ретикулярной формации среднего мозга на рефлекторные системы мозга, отмечается и избирательное активирование условнорефлекторных механизмов разного биологического значения. По нисходящим ретикулоспинальным путям ретикулярные нейроны среднего мозга могут оказывать на клетки спинного мозга как активирующее, так и тормозящее влияние.

4) *Проводниковые функции.* Основание ножек мозга образовано волокнами пирамидных путей и путей, соединяющих кору полушарий большого мозга с ядрами моста и мозжечком. В покрывке проходят системы восходящих путей, образующих пучок, называемый медиальной (чувствительной) петлей. Волокна медиальной петли начинаются в продолговатом мозге от клеток ядер тонкого и клиновидного пучков и заканчиваются в ядрах таламуса. Латеральная (слуховая) петля состоит из волокон слухового пути, идущих из области моста к нижним холмикам покрывки моста (четверохолмия) и медиальным коленчатым телам промежуточного мозга.

Тема 8. Функции промежуточного мозга

Функции зрительных бугров, роль в обработке афферентной информации, связи с сознанием и эмоциями. Функции ядер гипоталамуса: регуляция вегетативных функций, водно-солевого и теплового обмена. Роль гипоталамо-гипофизарной системы в регуляции эндокринных функций. Функциональное значение эпифиза. Функциональное значение внутренних и наружных коленчатых тел.

Основными образованиями промежуточного мозга являются таламическая область (включает в себя таламус, эпиталамус и метаталамус) и гипоталамус.

Таламус (зрительный бугор) – структура, в которой происходит обработка и интеграция практически всех сенсорных сигналов (кроме обонятельного), идущих в кору большого мозга. Таламус – наиболее крупное скопление серого вещества в промежуточном мозге. В его составе выделяют от 40 до 120 разнофункциональных ядер.

Функционально по характеру входящих и выходящих из них путей ядра таламуса делятся на *специфические (сенсорные и моторные), неспецифические и ассоциативные.*

1а) *специфические сенсорные* (переключающие, релейные) ядра. Получают сенсорную информацию от различных рецепторов по восходящим трактам. Основной функциональной

единицей специфических таламических ядер являются «релейные» нейроны, у которых мало дендритов и длинный аксон; их функция заключается в переключении информации, идущей в кору большого мозга от кожных, мышечных и других рецепторов.

1б) *специфические моторные ядра* участвуют в регуляции двигательной активности. К ним поступают импульсы от мозжечка, базальных ядер. От них сигналы идут в моторную зону. Ядра осуществляют взаимосвязь, согласованность, последовательность движений, пространственную ориентацию тела.

2) *ассоциативные ядра*. Сигнал приходит от релейных ядер. Основными клеточными структурами этих ядер являются мультиполярные нейроны, т. е. нейроны, способные выполнять полисенсорные функции. Ряд нейронов изменяет активность только при одновременном комплексном раздражении. На полисенсорных нейронах *происходит конвергенция возбуждений разных модальностей, формируется интегрированный сигнал, который затем передается в ассоциативную кору мозга*. За счет этих сигналов возникают примитивные ощущения;

3) *неспецифические ядра*. Это неспецифический путь передачи импульсов в кору головного мозга. Неспецифические ядра таламуса выполняют функции аналогичные функциям нейронов ретикулярной формации. Неспецифические ядра выполняют модулирующую функцию.

Таламус выполняет следующие функции:

1) *Передача и переработка сенсорной информации*. Таламус – коллектор всей афферентной информации, кроме обонятельной. В ядрах таламуса происходит переключение информации, поступающей от экстеро-, проприорецепторов и интероцепторов. Здесь раздражения внешней и внутренней среды интегрируются, после чего поступают в кору большого мозга. Тот факт, что афферентные сигналы, идущие к коре, переключаются на нейронах таламуса, имеет важное значение. Тормозные сигналы из коры и других образований, приходящие в таламус, обеспечивают подавление слабых возбуждающих влияний, как бы «отсеивая» ненужную информацию. Благодаря чему выделяется и передается в кору наиболее важная сенсорная информация.

2) *Организация рефлексов*. Сложное строение таламуса, наличие в нем взаимосвязанных специфических, неспецифических и ассоциативных ядер, позволяет ему организовывать такие двигательные реакции, как сосание, жевание, глотание, смех. *Двигательные реакции интегрируются в таламусе с вегетативными процессами*, обеспечивающими эти движения. Таким образом, таламус может играть важную роль в качестве надсегментарного центра рефлекторной деятельности. У таламических животных (удалены структуры мозга выше таламуса) сохраняются локомоция и рефлексы типа глотания, жевания сосания. После перерезки ниже таламуса они нарушаются.

3) *Регуляция тонуса коры и функционального состояния организма в целом*. Импульсация, приходящая по неспецифической восходящей системе таламуса, поддерживает уровень возбудимости корковых нейронов, необходимый для сохранения сознания. Повреждения таламуса, приводят к нарушению сознания.

4) *Таламус выступает как центр болевой чувствительности*. Болевые сигналы вызывают очень сильную активацию нейронов неспецифических ядер таламуса, поэтому таламус считают *высшим центром болевой чувствительности*.

5) Таламус, благодаря обилию связей с лимбической системой, является также центром организации и реализации инстинктов, влечений, эмоций.

Эпифиз, или шишковидная железа, входит в состав эпиталамуса. В эпифизе образуется гормон мелатонин, *регулирующий пигментный обмен организма и оказывающий антигонадогипотропное действие*. Гормон играет важную роль в регуляции процессов развития, в частности, полового созревания. Нейросекреция эпифиза зависит от освещенности.

Другим физиологически активным веществом эпифиза, претендующим на роль нейрогормона, является серотонин. В эпифизе содержится также значительное количество дофамина, который рассматривается в настоящее время как возможное физиологически активное вещество эпифиза.

Гипоталамус – филогенетически старая структура промежуточного мозга, обеспечивающая поддержание гомеостаза (постоянства внутренней среды) и интеграцию функций вегетативной, эндокринной и соматической систем и организующая эмоциональные и поведенческие реакции организма.

Морфофункциональная организация. В состав гипоталамуса входят серый бугор, воронка с нейрогипофизом и сосцевидные тела. Морфологически в нейронных структурах гипоталамуса можно выделить около 50 пар ядер, имеющих свою специфическую функцию.

Гипоталамус имеет большое число нервных связей. За счет мощных афферентных связей с обонятельным мозгом, базальными ганглиями, таламусом, гиппокампом, корой большого мозга гипоталамус получает информацию о состоянии практически всех структур мозга. В то же время гипоталамус посылает информацию к таламусу, ретикулярной формации, вегетативным центрам ствола мозга и спинного мозга.

Нейроны гипоталамуса имеют особенности, которые и определяют специфику функций самого гипоталамуса. К этим особенностям относятся: чувствительность нейронов к составу омывающей их крови и способность нейронов к нейросекреции пептидов, нейромедиаторов и др. Свойство нейронов вырабатывать специальные белковые секреты и затем их транспортировать для выброса в кровяное русло называется *нейрокринией*.

Функции гипоталамуса:

1) Контроль эндокринных функций организма. Гипоталамус является частью промежуточного мозга и одновременно эндокринным органом. В определенных его участках осуществляется трансформация нервных импульсов в эндокринный процесс.

Гормоны - это биологические высокоактивные вещества, образующиеся в железах внутренней секреции, поступающие в кровь и оказывающие регулирующее влияние на функции удаленных от места их секреции органов и систем организма. Гормоны оказывают свое физиологическое действие в минимальных дозах. Они определяют интенсивность синтеза белка, размеры клеток, их способность делиться, рост всего организма и его отдельных частей, формирование пола и размножение и т.д. Принцип физиологического действия гормонов состоит в том, что они, попадая в кровяное русло, разносятся по всему организму. На мембранах клеток имеются рецепторы ко многим гормонам. Молекула каждого типа гормона может соединиться только со «своим» рецептором на клеточной мембране.

Нейроны переднего гипоталамуса вырабатывают 2 гормона: *вазопрессин* (супраоптическое ядро) и *окситоцин* (паравентрикулярное ядро).

В других областях гипоталамуса образуются *рилизинг-факторы*. Одни из этих факторов играют роль стимуляторов (либерины), другие – ингибиторов (статины). *Рилизинг-факторы* осуществляют контроль секреции тропных гормонов передней долей гипофиза. Большая часть гормонов передней доли гипофиза выполняет роль специфических регуляторов других эндокринных желез.

Тропные гормоны, выделяемые передней долей гипофиза: 1) адренотропный гормон (АКТГ); 2) лютеинизирующий гормон; 3) фолликулостимулирующий гормон; 4) тиреотропный гормон – главный регулятор биосинтеза и секреции гормонов щитовидной железы; 5) гормон роста, или соматотропин.

В гипоталамусе и гипофизе образуются также *нейрорегуляторные пептиды* – *энкефалины*, *эндорфины*, обладающие морфиноподобным действием и способствующие снижению стресса и т. д.

Между нервной и эндокринной системами имеет место теснейшая функциональная взаимозависимость, которая обеспечивается различными видами связей. ЦНС оказывает влияние на эндокринную систему двумя путями: с помощью вегетативной (симпатической и парасимпатической) иннервации и изменения активности специализированных нейроэндокринных центров.

2) Контроль вегетативных функций организма. *Гипоталамус* – высший подкорковый интегративный центр вегетативной нервной системы. Так, стимуляция различных областей

гипоталамуса может вызвать любое из известных нейрогенных влияний на вегетативную систему.

Гипоталамус регулирует:

- *сердечно-сосудистую систему.* В целом стимуляция заднего и латерального гипоталамуса увеличивает давление и частоту сердцебиений, тогда как стимуляция преоптической области часто оказывает противоположные эффекты, вызывая уменьшение и частоты сокращений сердца, и давления. Эти влияния передаются главным образом через специфические сердечно-сосудистые регулирующие центры в ретикулярных областях моста и продолговатого мозга;

- *терморегуляцию.* *Передние ядра – это центр теплоотдачи,* где происходит регуляция процесса потоотделения, частоты дыхания и тонуса сосудов в ответ на повышение температуры окружающей среды. Повышение температуры крови, протекающей через эту область, увеличивает активность чувствительных к температуре нейронов, тогда как снижение температуры уменьшает их активность. *Задние ядра – центр теплопродукции* и обеспечения сохранности тепла при понижении температуры;

- *моторную и секреторную функции ЖКТ.* Раздражение передних ядер повышает моторику и секреторную функцию ЖКТ, задних – тормозит половую функцию. Разрушение ядер ведет к нарушению овуляции, сперматогенеза, снижению половой функции;

- *жировой обмен.* Раздражение латеральных (центра питания) ядер и вентромедиальных (центра насыщения) ядер ведет к ожирению, торможение – к кахексии;

- *углеводный обмен.* Раздражение передних ядер ведет к гипогликемии, задних – к гипергликемии;

3) Гипоталамус принимает участие в организации *биологических мотиваций.* В нем находятся центры насыщения, голода и жажды.

Регуляция пищевого поведения осуществляется рядом структур ЦНС и прежде всего двух взаимодействующих центров-центром голода (латеральное ядро гипоталамуса) и центром насыщения (вентромедиальное ядро гипоталамуса). Латеральный гипоталамус вовлечен в регуляцию метаболизма и внутренней секреции, а вентромедиальный гипоталамус оказывает на нее тормозное влияние.

Регуляция водно-солевого баланса. Водный баланс организма определяется отношением потребления и потери воды. Прием воды регулируется механизмом жажды. Выведение воды в значительной мере определяется механизмом контроля почек. Питьевая мотивация обеспечивается взаимодействием многих факторов, среди которых осмотическое давление внутриклеточной и экстраклеточной жидкости, а также температура наиболее существенно влияют на *механизмы жажды.*

Регуляция полового поведения. У млекопитающих гипофиз секреторирует гонадотропные гормоны, которые оказывают регулирующее влияние на различные физиологические процессы, имеющие отношение к размножению. Наибольший эффект гонадотропные гормоны оказывают на функционирование половых желез. Наибольшее значение для организации полового поведения самок, по-видимому, имеет гипоталамус. Его разрушение приводит к потере половой активности. В эмбриональном периоде развития происходит половая дифференцировка головного мозга по отношению к регуляции секреции гонадотропных гормонов гипофиза, реактивности к половым гормонам, поведению, росту и др. *Половые различия мозга определяются прежде всего медиальным гипоталамусом.* В клинике показано, что патологические процессы в гипоталамусе могут сопровождаться ускорением полового созревания, нарушением менструального цикла, половой функции.

4) Гипоталамус принимает участие в *контроле эмоционального поведения.*

Оддс описал поведение крыс, которым вживляли электроды в ядра гипоталамуса и давали возможность самостоятельно стимулировать эти ядра. Оказалось, что стимуляция некоторых ядер приводила к негативной реакции. Животные после однократной самостимуляции больше не подходили к педали, замыкающей стимулирующий ток. При самостимуляции других ядер животные нажимали на педаль часами, не обращая внимания на пищу, воду и др. Исследования Дельгадо во время хирургических операций показали, что у человека раздражение передних ядер

гипоталамуса вызывает эйфорию, чувство радости, удовлетворения, эротические чувства; задних ядер – вызывает страх, чувство гнева, ярости. *Раздражение передних отделов* гипоталамуса может вызывать у животных и пассивно-оборонительную реакцию, ярость страх, а раздражение заднего гипоталамуса вызывает активную агрессию.

5) Гипоталамус является также центром *регуляции цикла бодрствование – сон*. При этом задний гипоталамус активизирует бодрствование, стимуляция переднего вызывает сон. Повреждение заднего гипоталамуса может вызвать так называемый летаргический сон.

В целом за счет большого количества связей, полифункциональности структур гипоталамус выполняет интегрирующую функцию вегетативной, соматической и эндокринной регуляции, что проявляется в организации его ядрами ряда конкретных функций.

Тема 9. Функции полушарий большого мозга

Роль подкорковых ядер в координации двигательной активности и памяти. Функции коры. Сенсорные проекционные зоны коры. Моторные зоны коры. Ассоциативные зоны коры. Нейрофизиологические механизмы внимания, восприятия, эмоций, памяти и речи.

Базальные (подкорковые) ядра головного мозга

Они располагаются под белым веществом внутри конечного мозга, преимущественно в лобных долях. К базальным ядрам относят хвостатое ядро, бледный шар, скорлупу, оgradu и миндалину.

Хвостатое ядро и скорлупа являются эволюционно более поздними, чем бледный шар, образованиями и функционально оказывают на него тормозящее влияние. Хвостатое ядро и скорлупа имеют сходное гистологическое строение. Их нейроны имеют короткие дендриты и тонкий аксон. Хвостатое ядро и скорлупа получают нисходящие связи преимущественно от экстрапирамидной коры. Другие поля коры большого мозга также посылают большое количество аксонов к хвостатому ядру и скорлупе. Основная часть аксонов хвостатого ядра и скорлупы идет к бледному шару, отсюда – к таламусу и только от него – к сенсорным полям. Хвостатое ядро и скорлупа имеют также функциональные связи с черной субстанцией, красным ядром, ядрами переддверия, мозжечком, спинным мозгом. Обилие и характер связей хвостатого ядра и скорлупы свидетельствуют об их участии в интегративных процессах, организации и регуляции движений, регуляции работы вегетативных органов.

Во взаимодействиях хвостатого ядра и бледного шара превалируют тормозные влияния. *Взаимодействие черного вещества и хвостатого ядра* основано на прямых и обратных связях между ними. Установлено, что стимуляция хвостатого ядра усиливает активность нейронов черного вещества. Стимуляция черного вещества приводит к увеличению, а разрушение – к уменьшению количества дофамина в хвостатом ядре. При недостатке дофамина в хвостатом ядре (например, при дисфункции черного вещества) бледный шар растормаживается, активизирует спинно-стволовые системы, что приводит к двигательным нарушениям в виде ригидности мышц.

Кортикостриарные связи *топически локализованы*. *Хвостатое ядро и бледный шар принимают участие в таких интегративных процессах, как условнорефлекторная деятельность, двигательная активность*. Прямое раздражение некоторых зон хвостатого ядра вызывает поворот головы в сторону, противоположную раздражаемому полушарию, животное начинает двигаться по кругу, т. е. возникает так называемая циркуляторная реакция. Раздражение других областей хвостатого ядра и скорлупы вызывает прекращение всех видов активности человека или животного: ориентировочной, эмоциональной, двигательной, пищевой. При этом в коре большого мозга наблюдается медленноволновая активность.

При стимуляции хвостатого ядра удлиняются латентные периоды рефлексов, нарушается переделка условных рефлексов. Выработка условных рефлексов на фоне стимуляции хвостатого ядра становится невозможной. Видимо, это объясняется тем, что стимуляция хвостатого ядра вызывает торможение активности коры большого мозга.

Таким образом, специфичным для раздражения хвостатого ядра является преимущественно торможение активности коры большого мозга, подкорковых образований, торможение безусловного и условнорефлекторного поведения. В то же время при раздражении хвостатого

ядра могут появляться некоторые виды изолированных движений. Выключение хвостатого ядра сопровождается развитием гиперкинезов типа непроизвольных мимических реакций, тремора, атетоза, торсионного спазма, хореи (подергивания конечностей; туловища, как при некоординированном танце), двигательной гиперактивности в форме бесцельного перемещения с места на место. В случае повреждения хвостатого ядра наблюдаются существенные расстройства высшей нервной деятельности, затруднение ориентации в пространстве, нарушение памяти, замедление роста организма. После двустороннего повреждения хвостатого ядра условные рефлексы исчезают на длительный срок, выработка новых рефлексов затрудняется, общее поведение отличается застойностью, инертностью, трудностью переключений.

Для скорлупы характерно участие в организации пищевого поведения: пищепоиска, пищенавренности, пищезахвата и пищеволадения; ряд трофических нарушений кожи, внутренних органов возникает при нарушениях функции скорлупы. Раздражения скорлупы приводят к изменениям дыхания, слюноотделения.

Бледный шар имеет преимущественно крупные нейроны. Связи бледного шара с таламусом, скорлупой, хвостатым ядром, средним мозгом, гипоталамусом, соматосенсорной системой и др. свидетельствуют об его участии в организации простых и сложных форм поведения.

Стимуляция бледного шара в отличие от стимуляции хвостатого ядра не вызывает торможения, а провоцирует ориентировочную реакцию, движения конечностей, пищевое поведение (обнюхивание, жевание, глотание и т.д.). Повреждение бледного шара вызывает у людей гипомимию, маскообразность лица, тремор головы, конечностей (причем этот тремор исчезает в покое, во сне и усиливается при движениях), монотонность речи. При повреждении бледного шара наблюдается миоклония – быстрые подергивания мышц отдельных групп или отдельных мышц рук, спины, лица.

Ограда содержит полиморфные нейроны разных типов. Она образует связи преимущественно с корой большого мозга. *Стимуляция ограды вызывает ориентировочную реакцию, поворот головы в сторону раздражения, жевательные, глотательные, иногда рвотные движения.* Раздражение ограды тормозит условный рефлекс на свет, мало сказывается на условном рефлексе на звук. Стимуляция ограды во время еды тормозит процесс поедания пищи. Известно, что толщина ограды левого полушария у человека несколько больше, чем правого; *при повреждении ограды правого полушария наблюдаются расстройства речи.*

Миндалина (миндалевидный комплекс) представляет собой довольно крупное ядерное образование, расположенное в глубине передней части височной доли над роstralным отделом нижнего рога бокового желудочка. Миндалина образует связи с гипоталамусом, преимущественно с той его частью, которая участвует в контроле функции гипофиза. На мембране нейронов этой части миндалины есть рецепторы к половым и стероидным гормонам надпочечников. Благодаря этому циркулирующие в крови гормоны контролируют активность этих нейронов, а они, в свою очередь, могут влиять на гипоталамус и, таким образом, на секрецию из гипофиза (обратная связь), а также участвовать в формах поведения, контролируемых этими гормонами. Миндалина образует также обширные связи с обонятельной луковицей. У приматов, в том числе у человека, повреждения миндалины снижают эмоциональную окраску реакций, кроме того, у них полностью исчезают агрессивные аффекты.

Таким образом, базальные ядра головного мозга являются интегративными центрами организации моторики, эмоций, высшей нервной деятельности, причем каждая из этих функций может быть усилена или заторможена активацией отдельных образований базальных ядер.

Кора больших полушарий

Высшим отделом ЦНС является **кора большого мозга** (кора больших полушарий). Она обеспечивает совершенную организацию поведения животных на основе врожденных и приобретенных в онтогенезе функций.

Кора большого мозга имеет следующие *морфофункциональные особенности*:

- 1) многослойность расположения нейронов;
- 2) модульный принцип организации;

- 3) соматотопическая локализация рецептирующих систем;
- 4) экранность, т.е. распределение внешней рецепции на плоскости нейронального поля коркового конца анализатора;
- 5) зависимость уровня активности от влияния подкорковых структур и ретикулярной формации;
- 6) наличие представительства всех функций нижележащих структур ЦНС;
- 7) цитоархитектоническое распределение на поля;
- 8) наличие в специфических проекционных сенсорных и моторной системах вторичных полей с ассоциативными функциями;
- 9) наличие специализированных ассоциативных областей;
- 10) динамическая локализация функций, выражающаяся в возможности компенсаций функций утраченных структур;
- 11) перекрытие в коре большого мозга зон соседних периферических рецептивных полей;
- 12) возможность длительного сохранения следов раздражения;
- 13) реципрокная функциональная взаимосвязь возбуждательных и тормозных состояний;
- 14) способность к иррадиации возбуждения и торможения;
- 15) наличие специфической электрической активности.

Глубокие борозды делят каждое полушарие большого мозга на лобную, височную, теменную, затылочную доли и островок. Островок расположен в глубине силвиевой борозды и закрыт сверху частями лобной и теменной долей мозга.

Кора большого мозга делится на древнюю, старую и новую (neocortex). Древняя кора наряду с другими функциями имеет отношение к обонянию и обеспечению взаимодействия систем мозга. Старая кора включает поясную извилину и гиппокамп.

У человека отмечается наибольшее развитие новой коры. Функции отдельных зон новой коры определяются особенностями ее структурно-функциональной организации, связями с другими структурами мозга, участием в восприятии, хранении и воспроизведении информации при организации и реализации поведения, регуляции функций сенсорных систем, внутренних органов.

Основные функции коры больших полушарий:

- 1) обеспечение связи организма с внешней средой, приспособление его к ее изменениям;
- 2) координация движений (возможность осуществлять произвольные движения, делать непроизвольные движения более точными, осуществлять двигательные задачи);
- 3) согласование работы разных систем внутри организма;
- 4) высшая нервная деятельность (мышление, сознание, речь и др.).

Клеточный состав коры по разнообразию морфологии, функции, формам связи не имеет себе равных в других отделах ЦНС. Нейронный состав, распределение нейронов по слоям в разных областях коры различны, что позволило выделить в мозге человека 53 цитоархитектонических поля. Разделение коры большого мозга на цитоархитектонические поля более четко формируется по мере совершенствования ее функции в филогенезе.

У высших млекопитающих в отличие от низших от двигательного 4 поля хорошо дифференцируются вторичные поля 6, 8 и 10, функционально обеспечивающие высокую координацию, точность движений; вокруг зрительного поля 17 — вторичные зрительные поля 18 и 19, участвующие в анализе значения зрительного стимула (организация зрительного внимания, управление движением глаза). Первичные слуховое, соматосенсорное, кожное и другие поля также имеют рядом расположенные вторичные и третичные поля, обеспечивающие ассоциацию функций данного анализатора с функциями других анализаторов. Для всех анализаторов характерен *соматотопический принцип организации* проекции на кору большого мозга периферических рецептирующих систем. Так, в сенсорной области коры постцентральной извилины имеются участки представительства локализации каждой точки кожной поверхности, в двигательной области коры каждая мышца также имеет представительство, раздражая его можно получить движение данной мышцы. В слуховой области коры имеется топическая локализация определенных тонов (*томотопическая локализация*), повреждение локального участка слуховой

области коры приводит к потере слуха на определенный тон. Точно так же в проекции рецепторов сетчатки глаза на зрительное поле коры 17 имеется топографическое распределение (*ретинотопическая локализация*). В случае гибели локальной зоны поля 17 изображение не воспринимается, если оно падает на участок сетчатки, проецирующийся на поврежденную зону коры большого мозга.

Особенностью корковых полей является *экраный принцип* их функционирования. Этот принцип заключается в том, что рецептор проецирует свой сигнал не на один нейрон коры, а на поле нейронов, которое образуется их коллатеральными и связями. В результате сигнал фокусируется не точка в точку, а на множестве разнообразных нейронов, что обеспечивает его полный анализ и возможность передачи в другие заинтересованные структуры. Так одно волокно, приходящее в зрительную область коры, может активировать зону размером 0,1 мм. Это значит, что один аксон распределяет свое действие на более чем 5000 нейронов.

В коре входные и выходные элементы образуют так называемые *колонки* — *функциональные единицы коры*, организованные в вертикальном направлении. Доказательством этого служит следующее: если микроэлектрод погружать перпендикулярно в кору, то на своем пути он встречает нейроны, реагирующие на один вид раздражения, если же микроэлектрод вводить горизонтально по коре, то он встречает нейроны, реагирующие на разные виды стимулов.

Диаметр колонки около 500 мкм и определяется она зоной распределения коллатералей восходящего афферентного таламокортикального волокна. Соседние колонки имеют взаимосвязи, организующие участки множества колонок в организации той или иной реакции. Возбуждение одной из колонок приводит к торможению соседних (латеральное торможение).

Каждая колонка может иметь ряд ансамблей, реализующих какую-либо функцию. Этот принцип заключается в том, что при повторном раздражении в реакции участвует не вся группа нейронов, а ее часть. Причем каждый раз часть участвующих нейронов может быть разной по составу, т. е. формируется группа активных нейронов (вероятностный принцип), среднестатистически достаточная для обеспечения нужной функции (статистический принцип).

Разные области коры большого мозга имеют разные поля, определяющиеся по характеру и количеству нейронов, толщине слоев и т. д. Наличие структурно различных полей предполагает и разное их функциональное предназначение. *В коре большого мозга выделяют сенсорные, моторные и ассоциативные области.*

Сенсорные области коры. Корковые концы анализаторов имеют свою топографию и на них проецируются определенные афференты проводящих систем. Корковые концы анализаторов разных сенсорных систем перекрываются. Помимо этого, в каждой сенсорной системе коры имеются полисенсорные нейроны, которые реагируют не только на «свой» адекватный стимул, но и на сигналы других сенсорных систем.

Моторные области коры. В предцентральной извилине зоны, раздражение которых вызывает движение, представлены по соматотопическому типу, но вверх ногами: в верхних отделах извилины — нижние конечности, в нижних — верхние. Спереди от предцентральной извилины лежат премоторные поля 6 и 8. Они организуют не изолированные, а комплексные, координированные, стереотипные движения. Эти поля также обеспечивают регуляцию тонуса гладкой мускулатуры, пластический тонус мышц через подкорковые структуры. В реализации моторных функций принимают участие также вторая лобная извилина, затылочная, верхнетеменная области. Двигательная область коры, как никакая другая, имеет большое количество связей с другими анализаторами, чем, видимо, и обусловлено наличие в ней значительного числа полисенсорных нейронов.

Ассоциативные области коры. Сенсорные проекционные зоны и моторная область коры занимают менее 20 % поверхности коры большого мозга. Остальная кора составляет ассоциативную область. Каждая ассоциативная область коры связана мощными связями с несколькими проекционными областями. Считают, что *в ассоциативных областях происходит ассоциация разносенсорной информации. В результате формируются сложные элементы сознания.*

Ассоциативные области мозга у человека наиболее выражены в лобной, теменной и височной долях. Каждая проекционная область коры окружена ассоциативными областями. Нейроны этих областей полисенсорны, обладают большими способностями к обучению.

В теменной ассоциативной области коры формируются субъективные представления об окружающем пространстве, о нашем теле. Это становится возможным благодаря сопоставлению соматосенсорной, проприоцептивной и зрительной информации. Лобные ассоциативные поля имеют связи с лимбическим отделом мозга и участвуют в организации программ действия при реализации сложных двигательных поведенческих актов.

Речевая функция связана как с сенсорной, так и с двигательной системами.

Распределение функций по областям мозга не является абсолютным. В коре имеются проявления механизмов динамической локализации функций, позволяющих компенсировать функционально и анатомически нарушенные структуры.

Важной особенностью коры большого мозга является ее способность длительно сохранять следы возбуждения.

Основные процессы, происходящие в коре, реализуются двумя состояниями: возбуждением и торможением. Эти состояния всегда реципрокны. Отношение между возбуждением и торможением в коре проявляется в форме так называемого латерального торможения. При латеральном торможении вокруг зоны возбуждения формируется зона заторможенных нейронов (одновременная индукция) и она по протяженности, как правило, в два раза больше зоны возбуждения. Латеральное торможение обеспечивает контрастность восприятия, что в свою очередь позволяет идентифицировать воспринимаемый объект. Помимо латерального торможения, в нейронах коры после возбуждения всегда возникает торможение активности и наоборот, после торможения – возбуждение – так называемая последовательная индукция.

В тех случаях, когда торможение не в состоянии сдерживать возбудительный процесс в определенной зоне, возникает *иррадиация возбуждения* по коре. Наряду с иррадиацией возбуждения, которое происходит за счет импульсной передачи активности, существует *иррадиация состояния торможения* по коре. Механизм иррадиации торможения заключается в переводе нейронов в тормозное состояние под влиянием импульсов, приходящих из возбужденных участков коры, например, из симметричных областей полушарий.

Оценка функционального состояния коры большого мозга человека является трудной и до настоящего времени нерешенной задачей. Одним из признаков, косвенно свидетельствующем о функциональном состоянии структур головного мозга, является регистрация в них колебаний электрических потенциалов.

Тема 10. Вегетативная нервная система

Физиология вегетативной нервной системы. Различия симпатического и парасимпатического нервных отделов. Механизм и особенности распространения возбуждения по вегетативной нервной системе. Роль медиаторов в проведении возбуждения в синапсах вегетативной нервной системы.

Впервые понятие *вегетативная нервная система* было введено в 1801 г. французским врачом А. Беша. Этот отдел ЦНС обеспечивает вегетативные функции организма и включает в себя три компонента:

1) симпатический; 2) парасимпатический; 3) метасимпатический.

К вегетативным относят те функции, которые обеспечивают обмен веществ в нашем организме (пищеварение, кровообращение, дыхание, выделение и др.). К ним относят также обеспечение роста и развития организма, размножения, подготовку организма к неблагоприятным воздействиям. Вегетативная система обеспечивает регуляцию деятельности внутренних органов, сосудов, потовых желез и другие подобные функции. Она регулирует обмен веществ, возбудимость и автономную работу внутренних органов, а также физиологическое состояние тканей и отдельных органов (в том числе головного и спинного мозга), приспособлявая их деятельность к условиям окружающей среды.

Симпатический отдел нервной системы обеспечивает мобилизацию имеющихся у организма ресурсов (энергетических и интеллектуальных) для выполнения срочной работы. Ясно, что это может приводить к нарушениям равновесия в организме. Восстановление равновесия и постоянства внутренней среды организма является задачей нервной парасимпатической системы. Для этого необходимо непрерывно подправлять сдвиги, вызванные влияниями симпатического отдела, восстанавливать и поддерживать гомеостаз. В этом смысле деятельность этих отделов нервной вегетативной системы в ряде реакций проявляется как антагонистическая.

Центры вегетативной нервной системы находятся в мозговом стволе и спинном мозге. В мозговом стволе и в крестцовом отделе спинного мозга расположены центры парасимпатической нервной системы. В среднем мозге находятся центры, регулирующие расширение зрачка и аккомодацию глаза. В продолговатом мозге имеются центры нервной парасимпатической системы, от которых отходят волокна в составе блуждающего, лицевого и языкоглоточного нервов. Эти центры участвуют в осуществлении целого ряда функций, в том числе регулируют деятельность ряда внутренних органов. В крестцовых сегментах спинного мозга также находятся центры нервной парасимпатической вегетативной системы. Волокна от них идут в составе тазовых нервов, которые иннервируют органы таза. Центры симпатической нервной системы находятся в грудных и поясничных сегментах спинного мозга. Вегетативные волокна от этих центров отходят в составе передних корешков спинного мозга вместе с двигательными нервами.

Все перечисленные выше центры симпатической и нервной парасимпатической системы подчинены высшему вегетативному центру – гипоталамусу. Гипоталамус, в свою очередь, подвержен влиянию ряда других центров головного мозга. Все эти центры образуют лимбическую систему.

По обе стороны позвоночника с брюшной стороны расположены два ствола симпатической нервной системы – симпатические цепочки. Цепочка состоит из отдельных ганглиев, соединенных между собой и спинным мозгом многочисленными нервными волокнами. Кроме ганглиев пограничного ствола, на некотором удалении от них находятся так называемые превертебральные ганглии. Самые крупные из них – солнечное сплетение и брыжеечные узлы.

Большую роль в деятельности симпатической нервной системы играют надпочечники.

Ганглии парасимпатического отдела нервной вегетативной системы в отличие от симпатических расположены в стенках внутренних органов или вблизи них. Нервное волокно (аксон нейрона) от соответствующего парасимпатического центра в мозговом стволе или крестцовом отделе спинного мозга доходит до иннервируемого органа, не прерываясь, и заканчивается на нейронах парасимпатического ганглия. Следующий парасимпатический нейрон находится или внутри органа, или в непосредственной близости от него. Внутриорганные волокна и ганглии образуют сплетения, богатые нейронами, в стенках многих внутренних органов сердца, легких, пищевода, желудка и т.д., а также в железах внешней и внутренней секреции. Анатомическая конструкция парасимпатической части нервной вегетативной системы указывает на то, что влияния на органы с ее стороны носят более локальный характер, чем со стороны нервной симпатической системы. Медиатором в периферических синапсах нервной парасимпатической системы служит ацетилхолин.

Влияние симпатической и парасимпатической вегетативной системы на функции организма

В большинстве органов возбуждение симпатической и нервной парасимпатической вегетативной системы вызывает противоположные эффекты.

Вегетативные рефлексы. Эти рефлексы многочисленны. Они участвуют во многих регуляциях организма человека. При осуществлении вегетативных рефлексов влияния передаются по соответствующим нервам (симпатическим или парасимпатическим) из ЦНС. К числу висцеро-висцеральных относят рефлекторные изменения сердечной деятельности, тонуса сосудов, кровенаполнения селезенки при повышении или понижении давления в аорте, каротидном синусе или легочных сосудах. Висцеро-дермальные рефлексы возникают при раздражении внутренних органов и проявляются в изменении чувствительности соответствующих участков кожи (в

соответствии с тем, какой орган при этом раздражается), потоотделении, реакции сосудов. *Дермо-висцеральные* рефлексы проявляются в том, что при раздражении определенных участков кожи изменяется функционирование соответствующих внутренних органов.

Вегетативные центры. В продолговатом мозге расположены нервные центры, тормозящие деятельность сердца (ядра блуждающего нерва). В ретикулярной формации продолговатого мозга находится *сосудодвигательный центр*, состоящий из двух зон: прессорной и депрессорной. Возбуждение прессорной зоны приводит к сужению сосудов, а возбуждение депрессорной зоны - к их расширению. Сосудодвигательный центр и ядра блуждающего нерва постоянно посылают импульсы, благодаря которым поддерживается постоянный тонус: артерии и артериолы постоянно несколько сужены, а сердечная деятельность замедлена.

В продолговатом мозге находится *дыхательный центр*, который, в свою очередь, состоит из центров вдоха и выдоха. На уровне моста находится центр дыхания (пневмотаксический центр) более высокого уровня, который приспособливает дыхание к изменениям физической нагрузки. Дыхание у человека может управляться также произвольно со стороны коры больших полушарий, например во время речи.

В продолговатом мозге находятся центры, возбуждающие секрецию слюнных, слезных и желудочных желез, выделение желчи из желчного пузыря, секрецию поджелудочной железы. В среднем мозге под передними буграми четверохолмия находятся парасимпатические центры аккомодации глаза и зрачкового рефлекса. Все перечисленные выше центры симпатической и парасимпатической системы подчинены высшему вегетативному центру – *гипоталамусу*.

Гипоталамус, в свою очередь, подвержен влиянию ряда высших центров головного мозга, включая кору.

В целом, симпатическая нервная система осуществляет адаптационно-трофическую функцию, включаясь в работу при физических нагрузках, эмоциональных реакциях, стрессах, болевых воздействиях, кровопотерях. Она обеспечивает приспособление организма к меняющимся условиям среды существования.

Парасимпатическая нервная система является антагонистом симпатической и выполняет гомеостатическую и защитную функции, регулирует опорожнение полых органов. Гомеостатическая роль носит восстановительный характер и действует в состоянии покоя. Это проявляется в виде уменьшения частоты и силы сердечных сокращений, стимуляции деятельности желудочно-кишечного тракта при уменьшении уровня глюкозы в крови и т. д. Защитные рефлексы, осуществляемые ею, избавляют организм от чужеродных частиц.

Метасимпатическая нервная система представляет собой совокупность микроганглиев, расположенных в ткани органов. Они состоят из трех видов нервных клеток – афферентных, эфферентных и вставочных, и выполняют следующие функции: 1) обеспечивает внутриорганную иннервацию; 2) являются промежуточным звеном между тканью и экстраорганный нервной системой. Метасимпатическая нервная система регулирует работу гладких мышц, входящих в состав большинства органов желудочно-кишечного тракта, миокарда, секреторную активность, местные иммунологические реакции и др.

Тема 11. Развитие нервной деятельности на разных стадиях онтогенеза

Основные теории онтогенеза нервной деятельности: общего типа поведения Когхилла, локальных рефлексов Уидла, системогенеза П.К. Анохина. Стадии развития рефлекторной деятельности: первичных двигательных рефлексов, генерализации и специализации рефлекторных реакций. Становление спинальных координационных механизмов. Роль афферентной импульсации и супраспинальных влияний в регуляции рефлекторной деятельности развивающегося организма. Совершенствование координационных механизмов центральной нервной системы в раннем постнатальном онтогенезе. Развитие позно-тонических, установочных, пищевых и защитных рефлексов. Становление ориентировочных и зрительно-моторных реакций. Закономерности рефлекторных реакций с увеличением возраста: угнетение одних форм рефлекторной деятельности и появление новых. Учение о функциональной асимметрии мозга. Роль наследственных и средовых факторов в становлении функциональной асимметрии мозга.

Онтогенез, или индивидуальное развитие организма, делится на два периода: пренатальный (внутриутробный) и постнатальный (после рождения). Пренатальный период подразделяется на три периода: начальный, зародышевый и плодный. Начальный период у человека охватывает первую неделю развития. Зародышевый – от начала второй недели до конца восьмой недели. Плодный (фетальный) период начинается с девятой недели и длится до рождения. В это время происходит усиленный рост организма.

В пренатальном периоде нервная трубка, хорда, сомиты образуются на стадии нейрулы. Клеточный материал эктодермы, расположенный на дорсальной поверхности зародыша, утолщается, образуя медуллярную пластинку. Дробление клеток медуллярной пластинки (медуллобластов) и медуллярных валиков приводит к изгибанию пластинки в желоб, а затем к смыканию краев желоба и образованию медуллярной трубки. При соединении медуллярных валиков образуется ганглиозная пластина, которая затем делится на ганглиозные валики. Одновременно происходит погружение нервной трубки внутрь зародыша. Однородные первичные клетки стенки медуллярной трубки – медуллобласты – дифференцируются на первичные нервные клетки (нейробласты) и исходные клетки нейроглии (спонгиобласты). При дифференцировке нейробластов отростки удлиняются и превращаются в дендриты и аксон, которые на данном этапе лишены миелиновых оболочек. Миелинизация начинается с пятого месяца пренатального развития и полностью завершается лишь в возрасте 5-7 лет. На пятом же месяце появляются синапсы. В процессе эмбрионального развития формируются отростки и у клеток макроглии (астроцитов и олигодендроцитов). Клетки микроглии образуются из мезенхимы и появляются в ЦНС вместе с проращением в нее кровеносных сосудов.

В первые месяцы постнатального онтогенеза продолжается интенсивный рост аксонов и дендритов и резко возрастает количество синапсов в связи с развитием нейронных сетей. Эмбриогенез головного мозга начинается с развития в передней (ростральной) части мозговой трубки двух первичных мозговых пузырей, возникающих в результате неравномерного роста стенок нервной трубки (архэнцефалон и дейтерэнцефалон). Дейтерэнцефалон, как и задняя часть мозговой трубки. На шестой неделе эмбрионального развития передний и ромбовидный пузыри делятся каждый на два и наступает пятипузырная стадия. Передний пузырь – конечный мозг – разделяется продольной щелью на два полушария. Полость также делится, образуя боковые желудочки. Мозговое вещество увеличивается неравномерно, и на поверхности полушарий образуются многочисленные складки – извилины, отделенные друг от друга более или менее глубокими бороздами и щелями. Из мезенхимы, окружающей мозг зародыша, развиваются оболочки мозга. Серое вещество располагается и на периферии, образуя кору больших полушарий, и в основании полушарий, образуя подкорковые ядра.

Задняя часть переднего пузыря остается неразделенной и называется теперь промежуточным мозгом. Функционально и морфологически он связан с органом зрения. Наибольшей толщины достигают боковые стенки промежуточного мозга, которые преобразуются в зрительные бугры, или таламус. В соответствии с этим полость III желудочка превращается в узкую сагиттальную щель. В вентральной области (гипоталамус) образуется непарное выпячивание – воронка, из нижнего конца которой происходит задняя мозговая доля гипофиза – нейрогипофиз.

Третий мозговой пузырь превращается в средний мозг, который развивается наиболее просто и отстаёт в росте. Стенки его утолщаются равномерно, а полость превращается в узкий канал – Сильвиев водопровод, соединяющий III и IV желудочки. Из дорсальной стенки развивается четверохолмие, а из вентральной – ножки среднего мозга. Ромбовидный мозг делится на задний и добавочный. Из заднего формируется мозжечок, а также мост. Добавочный мозг превращается в продолговатый мозг. Стенки ромбовидного мозга утолщаются, полость превращается в IV желудочек, который сообщается с Сильвиевым водопроводом и с центральным каналом спинного мозга. Структуры головного мозга, формирующиеся из первичного мозгового пузыря: средний, задний и добавочный мозг – составляют ствол головного мозга. Он является ростральным продолжением спинного мозга и имеет с ним общие черты строения. Производные архэнцефалона создают подкорковые структуры и кору.

Постнатальный онтогенез нервной системы человека начинается с момента рождения ребенка. Головной мозг новорожденного весит 300-400 г. Вскоре после рождения прекращается образование из нейробластов новых нейронов, сами нейроны не делятся. Однако к восьмому месяцу после рождения вес мозга удваивается, а к 4-5 годам утраивается. Масса мозга растет в основном за счет увеличения количества отростков и их миелинизации. Максимального веса мозг мужчин достигает к 20-29 годам, а женщин к 15-19. После 50 лет мозг уплощается, вес его падает и в старости может уменьшиться на 100 г.

Асимметрия полушарий и ее проявления

Одним из важнейших индивидуальных свойств является функциональная асимметрия и специализация полушарий – характеристика распределения психических функций между правым и левым полушариями. *Процесс становления асимметрии называется латерализацией.* Асимметрия есть свойство всего живого, проявляясь по-разному – в тропизмах, направлении закручивания молекулярной спирали и т.д. Учитывая раннее приучение детей к праворукости, практические психологи иногда предлагают ориентироваться на критерий «ногости» для определения ведущего полушария.

Церебральное доминирование и доминирование руки (уха, глаза) связаны обычно контрлатеральными отношениями. Но иногда они состоят и в ипсилатеральных отношениях (расположены на одной стороне тела). Не существует и абсолютного доминирования – у каждого человека наблюдается индивидуальное сочетание церебрального доминирования, доминирования руки, ноги, глаза и уха. Встречаются люди, в равной степени владеющие правой и левой рукой, – амбидекстры. Леворукость может иметь различное происхождение, и поэтому воспитание и обучение леворуких детей должно основываться на данных нейропсихологического обследования.

Церебральное доминирование по функциям – это не состояние, а процесс, который осуществляется в течение всей жизни человека. Если на ранних этапах изучения асимметрии использовались в основном данные клинической практики, то с появлением новых методов (в частности, метода дихотического прослушивания) было установлено, что любая психическая функция осуществляется благодаря совместной работе обоих полушарий, причем ее анатомический субстрат представлен дважды – в правом полушарии образный, конкретный уровень осуществления функции, а в левом – абстрактный, вербально-логический.

Левое полушарие обычно отвечает за оперирование вербально-знаковой информацией, чтение и счет, правое – за оперирование образами, ориентацию в пространстве, различение звуков и мелодий, распознавание сложных объектов, продуцирование сновидений. Поскольку левополушарное мышление аналитическое, оно действует, осуществляя ряд последовательных операций, в результате чего складывается внутренне непротиворечивая модель мира, которую легко закрепить в знаках и словах.

Доминирование полушарий в осуществлении той или иной функции не является фиксированной, а зависит от содержания деятельности, при изменении которой возможно не только сглаживание асимметрии, но даже изменение знака на противоположный. Оно обычно определяет наиболее развитую область психического.

Формирование асимметрии в онтогенезе

Существует несколько теорий, объясняющих становление асимметрии. Так, согласно *концепции эквипотенциальности* полушарий, изначально полушария совершенно идентичны в отношении всех функций, в том числе и речевой. В пользу этого свидетельствуют данные о высокой пластичности мозга и взаимозаменяемости симметричных отделов мозга на ранних этапах его развития. Согласно же *концепции прогрессивной латерализации*, специализация полушарий существует уже с момента рождения ребенка. У праворуких она проявляется в виде запрограммированной способности нервного субстрата левого полушария обнаруживать способность к развитию речевой функции и одновременно определять деятельность ведущей руки. Это подтверждается различиями в строении будущих речевых зон задолго до того, как речь формируется.

Формирование полушарий происходит не синхронно, что соответствует содержанию навыков и умений, которыми располагают дети. Так, например, речь развивается очень быстро в

раннем детстве, и от 3 до 6 лет наблюдается ускоренное развитие левого полушария, после чего наступает замедление. А правое полушарие в раннем детстве несколько отстает в созревании, и начинает догонять левое в период от 8 до 10 лет; окончательное оформление доминирования отмечается к подростковому возрасту.

К настоящему времени вклад наследственности и среды в формирование асимметрии определен не вполне. Применение метода дихотического прослушивания позволило отметить асимметрию уже у новорожденных, по-разному реагирующих на речевую и неречевую информацию. Использование ЭЭГ показывает изменение спектральных характеристик активности их головного мозга в зависимости от качества стимуляции. Фонемный анализ языка также производится асимметрично уже на ранних стадиях онтогенеза.

Доминантность по речи окончательно оформляется в процессе психического развития человека. К настоящему времени сроки ее становления определяются как возраст пяти лет, что ограничивает и критический период овладения языком. Степень асимметрии зависит еще и от речевого стимулирования, полученного в это время, что способствует закреплению изначальной предрасположенности к доминированию. На ранних этапах онтогенеза существует высокая степень реорганизации внутри полушарий и между ними, поэтому до пяти лет можно говорить не об эквипотенциальности полушарий, а скорее о повышенной чувствительности к адекватной стимуляции, которая и способствует нарастанию функциональной асимметрии. В то же время это период высокой способности компенсации.

Поскольку все же прослеживается отчетливая связь между церебральным доминированием и доминированием руки, то исследования проводились и в этой области. Происхождение (точнее, оформление) леворукости связывают с действием трех групп факторов – средовых (включая культурные), генетических и патологических. Одна из первых генетических моделей наследования рукости опиралась на закон Менделя и предполагала, что это качество определяется действием одного гена. Однако было обнаружено, что почти половина детей двух леворуких родителей оказываются праворукими, что противоречит данной модели. Другая модель основана на том, что рукость является функцией двух генов, один из которых определяет локализацию центров речи, а другой определяет, какой рукой будет управлять речевое полушарие – контрлатеральной или ипсилатеральной; эта модель предложена Дж. Леви и Т. Нагилаки.

Третья модель, предложенная английским психологом М. Аннет, основана на гипотезе о существовании отдельного гена «правостороннего сдвига» и его рецессивного аллеля. Наличие этого гена обеспечивает изначальную предрасположенность человека к тому, чтобы у него доминировала правая рука, а центр речи располагался в левом полушарии. Таким образом, данный ген определяет не только рукость, но и церебральное доминирование. Последняя модель в наибольшей мере охватывает факты, накопленные в области изучения асимметрии.

Исследование асимметрии еще раз продемонстрировало вклад генетических факторов в онтогенетические процессы: наследственность определяет нормы вариативности, а содержание актуальной ситуации – конкретное распределение доминирования.

Тема 12. Принципы и способы изучения механизмов деятельности нервной системы

Основы электроэнцефалографии (ЭЭГ): принцип метода. Характеристика основных ритмов ЭЭГ их природа, корреляция с функциональным состоянием организма. Метод вызванных потенциалов. Реоэнцефалография и ультразвуковая доплерография сосудов головного мозга. Компьютерные технологии изучения нервной системы (автоматизированный анализ РЭГ, доплерографии, программа Брэйи-Лок).

С момента появления нейрофизиологических и психофизиологических исследований при их проведении наиболее широко применялись и продолжают использоваться вегетативные реакции: изменения проводимости кожи, сосудистые реакции, частота сердечных сокращений, артериальное давление и др. Однако регистрация вегетативных реакций не относится к прямым методам измерения информационных процессов мозга. Они представляют некоторую суммарную и неспецифическую характеристику информационных процессов. Кроме того, одна и та же вегетативная реакция (например, кожно-гальванический рефлекс – КГР) может быть связана с

информационными процессами самого различного содержания. Появление КГР можно наблюдать как при усилении внимания, так и при оборонительной реакции. Однако по некоторым вегетативным реакциям можно дифференцировать различные рефлексy.

В настоящее время широко используются следующие методы исследования:

1) метод регистрации электрической активности мозга – электроэнцефалограмма (ЭЭГ). Спонтанная электрическая активность мозга характеризуется специфическими ритмами определенной частоты и амплитуды и одновременно может быть записана от многих участков черепа. Это позволяет изучать пространственные специфические паттерны ЭЭГ и их корреляцию с высшими психическими функциями.

ЭЭГ отражает колебания во времени разности потенциалов между двумя электродами. С развитием компьютерной техники широкое распространение получили методы спектрального и корреляционного анализа ЭЭГ. Рисунок ЭЭГ меняется с переходом ко сну и с изменениями функционального состояния в бодрствовании, во время эпилептического припадка. ЭЭГ удобно использовать для выявления случаев с потерей сознания. С использованием ЭЭГ изучают вызванные потенциалы и потенциалы, связанные с событиями. На основе многоканальной регистрации ЭЭГ был разработан метод картирования биотоков мозга (brain mapping). Картирование дает представление о пространственном распределении по коре любого выбранного показателя электрической активности мозга.

2) магнитоэнцефалография – регистрация электромагнитных полей НС.

Первые электромагнитные поля (ЭМП) нервной системы были зарегистрированы у лягушки. Магнитное поле сердца человека впервые было записано в 1963 г. Первые же измерения ЭМП мозга человека были сделаны Д. Коеном из Массачусетского технологического института в 1968 г. Первые вызванные потенциалы с помощью магнитометров были получены несколько лет спустя.

Сначала для регистрации ЭМП были использованы индукционные катушки с большим количеством витков. Инструментарий менялся по мере развития техники. Колебания ЭМП мозга человека модулируют сигнал на фотодетекторах. По его колебаниям судят об электромагнитных волнах мозга. Каждый магнитометр имеет множество датчиков, что позволяет получать пространственную картину распределения ЭМП. Современные магнитометры обладают высокой временной и пространственной разрешающей способностью.

Магнитоэнцефалограмма (МЭГ) по сравнению с ЭЭГ обладает рядом преимуществ. Прежде всего, это связано с бесконтактным методом регистрации. МЭГ не испытывает также искажений от кожи, подкожной жировой клетчатки, костей черепа, твердой мозговой оболочки, крови и др., так как магнитная проницаемость для воздуха и для тканей примерно одинакова. В МЭГ отражаются только источники активности, которые расположены тангенциально (параллельно черепу), так как МЭГ не реагирует на радиально ориентированные источники, т.е. расположенные перпендикулярно поверхности. Благодаря этим свойствам МЭГ позволяет определять локализацию только корковых диполей, тогда как в ЭЭГ суммируются сигналы от всех источников независимо от их ориентации, что затрудняет их разделение. МЭГ не требует индифферентного электрода и снимает проблему выбора места для реально неактивного отведения. Для МЭГ, так же как и для ЭЭГ, существует проблема увеличения соотношения «сигнал-шум», поэтому усреднение ответов также необходимо. Из-за различной чувствительности ЭЭГ и МЭГ к источникам активности особенно полезно комбинированное их использование.

3) Измерение локального мозгового кровотока.

Мозговая ткань не имеет собственных энергетических ресурсов и зависит от непосредственного притока кислорода и глюкозы, поставляемых через кровь. Поэтому увеличение локального кровотока может быть использовано в качестве косвенного признака локальной мозговой активации. Метод разработан в 50-х и начале 60-х годов. Он основан на измерении скорости вымывания из ткани мозга изотопов ксенона или криптона (изотопный клиренс) или же атомов водорода (водородный клиренс). Скорость вымывания радиоактивной метки прямо связана с интенсивностью кровотока. Чем интенсивнее кровоток в данном участке мозга, тем быстрее в нем будет накапливаться содержание радиоактивной метки и быстрее происходить ее вымывание. Недостаток этого метода состоит в том, что можно исследовать только одно полушарие, которое

связано с той сонной артерией, в которую сделана инъекция. Кроме того, не все области коры снабжаются кровью через сонные артерии. Более широкое распространение получил неинвазивный способ измерения локального кровотока, когда изотоп вводят через дыхательные пути.

Пространственное разрешение методов, применяемых для измерения локального мозгового кровотока, достаточно хорошее. Существенным недостатком этих методов является их низкое временное разрешение. Поэтому техника измерения локального мозгового кровотока хороша для оценки тонических изменений или характеристики фоновой мозговой активности и малоприменяема для изучения ее динамики.

Современным вариантом исследования мозгового кровотока является доплерография.

4) Томографические методы исследования мозга – получение срезов мозга искусственным путем. Для построения срезов используют либо просвечивание, например, рентгеновскими лучами, либо излучение от мозга, исходящее от изотопов, введенных предварительно в мозг. Последний принцип используется в позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ).

Общий принцип томографии был сформулирован в 1927 г. австрийским физиком Дж. Роденом, занимавшимся проблемой гравитации. Он доказал, что, имея множество изображений срезов объекта, можно восстановить всю его структуру и при желании получить изображение тех его срезов, которые исходно не были получены. Различают структурную и функциональную томографию. Рентгеновская томография относится к структурной. ПЭТ, которую еще называют прижизненным методом функционального изотопного картирования мозга, относится к функциональной.

Позитронно-эмиссионная томография основана на выявлении распределения в мозге различных химических веществ, которые принимают участие в метаболической активности мозга. Для этого используют короткоживущие радиоизотопы элементов, входящих в молекулы биоорганических соединений. Так, замещение в молекуле какого-либо вещества атома углерода, кислорода, азота или фтора изотопом не влияет на химические свойства вещества, но позволяет проследить его движение методом ПЭТ. Во время исследования меченое вещество вводят в вену или ингаляционно, и оно с током крови поступает в мозг, где включается в соответствующий физиологический процесс.

На базе методов магнитно-резонансной томографии (МРТ), которые сначала применялись для структурной томографии – получения карты структур мозга на основе контраста белого и серого вещества, появилась функциональная МРТ. Техника функциональной МРТ (ФМРТ) основана на использовании парамагнитных свойств тех агентов, которые можно ввести в организм. Такие агенты не обладают магнитными свойствами, но приобретают их, лишь попав в магнитное поле. Функциональная МРТ использует парамагнитные субстанции гемоглобина. ФМРТ измеряет пространственное распределение гемоглобина, отдавшего свой кислород (деоксигемоглобина), точнее – соотношение деоксигемоглобина к гемоглобину. Когда гемоглобин теряет кислород, он становится парамагнитным. При активации организма возрастает метаболическая активность мозга. Это связано с увеличением объема и скорости мозгового кровотока. Дополнительный приток кислорода к участку мозга приводит к снижению в нем концентрации парамагнитного деоксигемоглобина. Существование многих локусов активации отражается в неравномерном распределении в мозге деоксигемоглобина, что создает неоднородность магнитного поля, которую используют для получения карт локальных активаций. Функциональная МРТ позволяет выявлять участки мозга с активно работающими нейронными клетками. Данный метод вытесняет ПЭТ, так как ему не нужен изотоп и его временное разрешение выше, чем у ПЭТ.

5) Термоэнцефалоскопия – измерение локального метаболизма мозга и кровотока по теплопродукции. Мозг излучает теплотычи в инфракрасном диапазоне. Водяные пары воздуха задерживают значительную часть этого излучения. Но есть два диапазона частот, в которых тепловые лучи распространяются в атмосфере на огромные расстояния и поэтому могут быть зарегистрированы. Инфракрасное излучение мозга улавливается на расстоянии от нескольких сантиметров до метра термовизором с автоматической системой сканирования. Сигналы попадают

на точечные датчики.

Существует единая методология применения томографии для изучения высших психических функций мозга. Она предполагает процедуру вычитания карты активности мозга, полученной во время выполнения менее сложной когнитивной операции, из карты активности, соответствующей более сложной психической функции. Данная процедура применима и для обработки данных, извлекаемых методом картирования мозга по параметрам ЭЭГ. Это особенно ценно при объединении двух методов анализа: ПЭТ и ЭЭГ, МРТ и ЭЭГ.

МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ (УКАЗАНИЯ) К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ

Основная цель проведения практического занятия заключается в закреплении знаний, полученных в ходе прослушивания лекционного материала.

Практические занятия проводятся в форме заслушивания докладов и обсуждения материала. Обсуждение направлено на лучшее усвоение изученного материала, освоение научных основ, эффективных методов и приемов решения конкретных практических задач, на развитие способностей к творческому использованию получаемых знаний и навыков.

Практическое занятие по данной дисциплине проводится также в форме устного опроса студентов по плану практических занятий, предполагающего проверку знаний усвоенного лекционного материала.

В ходе подготовки к практическому занятию студенту следует просмотреть материалы лекции, а затем начать изучение учебной литературы. Следует знать, что освещение того или иного вопроса в литературе часто является неполным, ориентированным в большей степени на одни разделы дисциплины, и в меньшей – на другие. Поэтому не следует ограничиваться одним учебником, научной статьей или монографией, а рассмотреть как можно больше материала по интересующей теме, представленного в системе ЭБС.

Студенту рекомендуется следующая схема подготовки к практическому занятию:

1. Проработать конспект лекций;
2. Прочитать основную и дополнительную литературу, рекомендованную по изучаемому разделу;
3. Ответить на вопросы плана практического занятия;
4. Выполнить домашнее задание;
5. При затруднениях сформулировать вопросы к преподавателю.

При подготовке к практическим занятиям следует руководствоваться указаниями и рекомендациями преподавателя, использовать основную литературу из представленного им списка. Для наиболее глубокого освоения дисциплины рекомендуется изучать литературу, обозначенную как «дополнительная» в представленном в рабочей программе дисциплины списке.

При подготовке доклада на практическое занятие желательно заранее обсудить с преподавателем перечень используемой литературы, за день до практического занятия предупредить о необходимых для предоставления материала технических средствах, напечатанный текст доклада предоставить преподавателю.

Если при изучении отдельных вопросов возникнут трудности, студент может обратиться к преподавателю за консультацией (устной или письменной).

Таим образом, значительную роль в изучении предмета выполняют практические занятия, которые призваны, прежде всего, закреплять теоретические знания, полученные в ходе прослушивания и запоминания лекционного материала, ознакомления с учебной и научной литературой, а также выполнения самостоятельных заданий. Тем самым практические занятия способствуют получению наиболее качественных знаний, помогают приобрести навыки самостоятельной работы.

Практические занятия

Тема 1. Физиологические основы деятельности нейрона

1. Понятие физиологии. Основные этапы развития физиологии.
2. Свойства возбудимых тканей.
3. Основные функции нейрона.
4. Генераторный пункт аксона.
5. Пороговый потенциал.

Тема 2. Мембранные механизмы возникновения и проведения электрических сигналов

1. Понятие о возбудимости и возбуждении. Биоэлектрические потенциалы.
2. Способы регистрации электрической активности мембраны.
3. Основные функции возбудимых мембран.
4. Природа мембранного потенциала покоя.
5. Свойства локального ответа.
6. Потенциал действия (ПД): понятие и механизм.
7. Распространение возбуждения по мембране нервного волокна.
8. Принципы проведения импульса по немиелинизованному (безмякотному) и миелинизованному (мякотному) нервному волокну.
9. Свойства нервных волокон.
10. Классификация нервных волокон по скорости проведения возбуждения.

Тема 3. Механизмы взаимодействия нейронов

1. Электрический и химический принципы передачи.
2. Морфо-функциональная организация эфалса.
3. Структурно-функциональная организация пресинаптического окончания.
4. Механизм высвобождения.
5. Разнообразие возбуждающих и тормозных медиаторов в ЦНС.
6. Ионные механизмы возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП).
7. Теория интегративной деятельности нейрона (П. К. Анохин).

Тема 4. Основные положения рефлекторной теории

1. Рефлекс как элементарная форма нервной деятельности. Строение элементарной рефлекторной дуги.
2. Современная нейрокибернетическая схема строения рефлекса как самоуправляемой системы.
3. Понятие и общие свойства нейронных объединений – нервных центров.
4. Разновидности нервных центров.
5. Торможение в ЦНС.
6. Механизмы координации нервной деятельности.

Тема 5. Функции спинного мозга

1. Метамерная (сегментарная) организация функций спинного мозга.
2. Рефлекторная деятельность спинного мозга.
3. Супраспинальный контроль деятельности спинного мозга.
4. Проводниковая функция спинного мозга: восходящие и нисходящие пути.
5. Закон Белла-Мажанди.

Тема 6. Функции заднего мозга

1. Нейронная организация заднего мозга.
2. Функциональное значение ядер заднего мозга.
3. Функции ядер V-XII пар черепно-мозговых нервов.
4. Восходящие и нисходящие специфические и неспецифические проводящие пути.
5. Основные функции мозжечка. Мозжечковые пробы.

Тема 7. Функции среднего мозга

1. Нейронная организация среднего мозга.
2. Ориентировочные зрительные и слуховые рефлексy.
3. Функции ядер среднего мозга в осуществлении регуляции мышечного тонуса и зрачковых рефлексов.
4. Проводниковые функции среднего мозга.

Тема 8. Функции промежуточного мозга

1. Строение промежуточного мозга.
2. Функции зрительных бугров.
3. Функции ядер гипоталамуса.
4. Роль гипоталамо-гипофизарной системы в регуляции эндокринных функций.
5. Функциональное значение эпифиза.
6. Функциональное значение внутренних и наружных коленчатых тел.

Тема 9. Функции полушарий большого мозга

1. Роль подкорковых ядер в координации двигательной активности и памяти.
2. Функции коры.
3. Сенсорные проекционные зоны коры. Моторные зоны коры.
4. Ассоциативные зоны коры.
5. Нейрофизиологические механизмы внимания.
6. Нейрофизиологические механизмы восприятия.
7. Нейрофизиологические механизмы эмоций.
8. Нейрофизиологические механизмы памяти.
9. Нейрофизиологические механизмы мышления и речи.

Тема 10. Вегетативная нервная система

1. Физиология вегетативной нервной системы.
2. Различия симпатического и парасимпатического нервных отделов.
3. Механизм и особенности распространения возбуждения по вегетативной нервной системе.
4. Роль медиаторов в проведении возбуждения в синапсах вегетативной нервной системы.

Тема 11. Развитие нервной деятельности на разных стадиях онтогенеза

1. Основные теории онтогенеза нервной деятельности.
2. Стадии развития рефлекторной деятельности
3. Роль афферентной импульсации и супраспинальных влияний в регуляции рефлекторной деятельности развивающегося организма.
4. Развитие позно-тонических, установочных, пищевых и защитных рефлексов.
5. Становление ориентировочных и зрительно-моторных реакций.
6. Закономерности рефлекторных реакций с увеличением возраста.
7. Учение о функциональной асимметрии мозга.
8. Роль наследственных и средовых факторов в становлении функциональной асимметрии мозга.

Тема 12. Принципы и способы изучения механизмов деятельности нервной системы

1. Основы электроэнцефалографии (ЭЭГ).
2. Метод вызванных потенциалов.
3. Реоэнцефалография и ультразвуковая доплерография сосудов головного мозга.
4. Компьютерные технологии изучения нервной системы.

МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ

Для работы со студентами рекомендуют к применению следующие формы самостоятельной работы.

Работа с литературой

Важной составляющей самостоятельной внеаудиторной подготовки является работа с литературой по всем формам занятий: семинарским, практическим, при подготовке к зачетам, экзаменам, тестированию, участию в научных конференциях.

Один из методов работы с литературой – повторение: прочитанный текст можно заучить наизусть. Простое повторение воздействует на память механически и поверхностно. Полученные таким путем сведения легко забываются.

Более эффективный метод – метод кодирования: прочитанный текст нужно подвергнуть большей, чем простое заучивание, обработке. Чтобы основательно обработать информацию и закодировать ее для хранения, важно провести целый ряд мыслительных операций: прокомментировать новые данные; оценить их значение; поставить вопросы; сопоставить полученные сведения с ранее известными. Для улучшения обработки информации очень важно устанавливать осмысленные связи, структурировать новые сведения. При изучении дисциплины «Анатомия центральной нервной системы» важным вариантом кодирования информации является составление схем и таблиц. Также продуктивным является зарисовывание в тетрадь схематических изображений отделов нервной системы. В этом случае помимо вербальной (словесной), задействуется моторная память, что способствует более полному усвоению материала.

Изучение научной учебной и иной литературы требует ведения рабочих записей. Форма записей может быть весьма разнообразной: простой или развернутый план, тезисы, цитаты, конспект.

План – структура письменной работы, определяющая последовательность изложения материала. Он является наиболее краткой и потому самой доступной и распространенной формой записей содержания исходного источника информации. По существу, это перечень основных вопросов, рассматриваемых в источнике. План может быть простым и развернутым. Их отличие состоит в степени детализации содержания и, соответственно, в объеме.

Выписки представляют собой небольшие фрагменты текста (неполные и полные предложения, отделы абзацы, а также дословные и близкие к дословным записи об излагаемых в нем фактах), содержащие в себе основную идею (идеи) прочитанного текста. Выписки представляют собой более сложную форму записи содержания исходного источника информации. По сути, выписки – не что иное, как цитаты, заимствованные из текста. Выписки позволяют в концентрированной форме и с максимальной точностью воспроизвести наиболее важные мысли автора, статистические и фактологические сведения.

Тезисы – сжатое изложение содержания изученного материала в утвердительной (реже опровергающей) форме. Отличие тезисов от обычных выписок состоит в том, что тезисам присуща значительно более высокая степень концентрации материала. В тезисах отмечается преобладание выводов над общими рассуждениями. Записываются они близко к оригинальному тексту, т.е. без использования прямого цитирования.

Аннотация – краткое изложение основного содержания исходного источника информации, дающее о нем обобщенное представление. К написанию аннотаций прибегают в тех случаях, когда подлинная ценность и пригодность исходного источника информации исполнителю письменной работы окончательно неясна, но в то же время о нем необходимо оставить краткую запись с обобщающей характеристикой.

Резюме – краткая оценка изученного содержания исходного источника информации, полученная, прежде всего, на основе содержащихся в нем выводов. Резюме весьма сходно по своей сути с аннотацией. Однако, в отличие от последней, текст резюме концентрирует в себе данные не из основного содержания исходного источника информации, а из его заключительной части, прежде всего выводов. Но, как и в случае с аннотацией, резюме излагается своими словами – выдержки из оригинального текста в нем практически не встречаются.

Конспект представляет собой сложную запись содержания исходного текста, включающая в

себя заимствования (цитаты) наиболее примечательных мест в сочетании с планом источника, а также сжатый анализ записанного материала и выводы по нему.

При выполнении конспекта требуется внимательно прочитать текст, уточнить в справочной литературе непонятные слова и вынести справочные данные на поля конспекта. Нужно выделить главное, составить план. Затем следует кратко сформулировать основные положения текста, отметить аргументацию автора. Записи материала следует проводить, четко следуя пунктам плана и выражая мысль своими словами. Цитаты должны быть записаны грамотно, учитывать лаконичность, значимость мысли.

В тексте конспекта желательно приводить не только тезисные положения, но и их доказательства. При оформлении конспекта необходимо стремиться к емкости каждого предложения. Мысли автора книги следует излагать кратко, заботясь о стиле и выразительности написанного. Число дополнительных элементов конспекта должно быть логически обоснованным, записи должны распределяться в определенной последовательности, отвечающей логической структуре произведения. Для уточнения и дополнения необходимо оставлять поля. Необходимо указывать библиографическое описание конспектируемого источника.

Самостоятельная работа студентов является обязательной для каждого студента, а её объём определяется учебным планом. Формы самостоятельной работы студентов определяются содержанием учебной дисциплины, степенью подготовленности студентов.

Самостоятельная работа – одна из важнейших форм овладения знаниями. Самостоятельная работа включает многие виды активной умственной деятельности студента: слушание лекций и осмысленное их конспектирование, глубокое изучение источников и литературы, консультации у преподавателя, подготовка к практическим занятиям, экзаменам, самоконтроль приобретаемых знаний и т.д.

Изучение дисциплины следует начинать с проработки рабочей программы, особое внимание уделяя целям и задачам, структуре и содержанию курса.

Тематика заданий для самостоятельной работы включает в себя задания для самостоятельной работы.

Задания для самостоятельной работы:

1. Одним из основных направлений самостоятельной работы студентов при изучении дисциплины «Нейрофизиология» является выполнение заданий, полученных в ходе лекции. Совокупность заданий по каждой теме направлена на дополнение конспекта лекции, уточнение понятий, составление схем и т.д. Так, студентам может быть предложено выписать значение терминов, графически изобразить проводящие пути или отдельные участки мозга, составить таблицу, отражающую последствия повреждения тех или иных участков мозга. Конкретный состав заданий определяется количеством аудиторных часов и часов для самостоятельной работы, предусмотренных для изучения темы. Общим для всех заданий является их малый объём и направленность на дополнение конспекта лекции. Выполняются задания, как правило, в лекционных тетрадях.

2. Подготовка к практическому занятию – включает повторение материала лекции, чтение дополнительной литературы, конспектирование материала.

3. По теме 3 «Механизмы взаимодействия нейронов» предусмотрено составление конспекта-схемы «Механизмы взаимодействия нейронов». Конспект-схема представляет собой графическое изображение основных элементов (нейроны, нервные волокна), участвующих во взаимодействии. Стрелками или иным способом указываются направления взаимодействия. Стрелки могут снабжаться краткими комментариями. В качестве примера конспекта-схемы может быть использован рисунок 2 в данном учебном пособии.