

Е. А. Югова

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Учебное пособие

Екатеринбург 2024

Министерство просвещения Российской Федерации
федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Уральский государственный педагогический университет»

Е. А. Югова

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Учебное пособие

Екатеринбург 2024

УДК 612.821.8(075.8)
ББК Ю923я7
Ю15

Рекомендовано Ученым советом федерального государственного
бюджетного образовательного учреждения высшего образования
«Уральский государственный педагогический университет»
в качестве *учебного* издания (Решение № 16 от 30.04.2024)

Рецензенты:

Андрюхина Т. В., кандидат педагогических наук, доцент, директор института физической культуры, спорта и здоровья, Российский государственный профессионально-педагогический университет (Россия, г. Екатеринбург)

Абрамова Н. Л., кандидат педагогических наук, заведующий кафедрой биологии, химии, экологии и методики их преподавания, Уральский государственный педагогический университет (Россия, г. Екатеринбург)

Югова, Е. А.

Ю15 Психофизиология сенсорных систем : учебное пособие / Е. А. Югова ; Уральский государственный педагогический университет. – Екатеринбург : УрГПУ, 2024. – 249 с. – Текст : непосредственный.

ISBN 978-5-7186-2266-9

В учебном пособии по дисциплине «Психофизиология сенсорных систем» рассматриваются вопросы строения, организации и функционирования сенсорных систем, а также закономерности их работы. Представлена информация о принципах кодирования сенсорной информации, рассмотрена физиология рецепторов. Уделено внимание центральным отделам сенсорных систем, в том числе специфическим формам приспособительного поведения. Для облегчения восприятия информации по данной дисциплине предлагается краткий экскурс по строению и функциям нервной системы в силу того, что большая часть обучающихся в магистратуре не имеют специального психологического, биологического и медицинского образования, что в значительной степени затрудняет восприятие материала в области психофизиологии сенсорных систем. Также представлены глоссарий и материалы для текущего контроля и промежуточной аттестации.

Предназначено для студентов направления подготовки 44.04.02 «Психолого-педагогическое образование», направленность (профиль) образовательной программы – «Арт-технологии в образовании: развитие личности и психолого-педагогическая коррекция» (уровень высшего образования: магистратура).

УДК 612.821.8(075.8)
ББК Ю923я7

© Югова Е. А., 2024
© ФГБОУ ВО «УрГПУ», 2024

ISBN 978-5-7186-2266-9

Оглавление

Введение	4
Раздел 1. Основные подходы к объяснению работы нервной системы	6
1.1. Строение нервной системы: краткий обзор.....	6
1.2. Теория функциональных систем	58
1.3. Классификация и функциональные особенности нервных и глиальных клеток	64
1.4. Процессы возбуждения и торможения в центральной нервной системе	66
1.5. Законы раздражения возбудимых тканей	77
1.6. Законы проведения возбуждения в нервных стволах	81
1.7. Сенсорные рецепторы.....	88
1.8. Принципы интегративно-координационной деятельности центральной нервной системы.....	91
1.9. Вегетативная нервная система.....	92
Раздел 2. Психофизиология сенсорных систем	96
2.1. Психофизиология сенсорных систем как наука.....	96
2.2. Принципы организации сенсорных систем	99
2.3. Принципы кодирования сенсорной информации	102
2.4. Структура периферического отдела сенсорных систем.....	107
2.5. Центральные отделы сенсорных систем.....	111
2.6. Психофизиология зрительной сенсорной системы	115
2.7. Психофизиология слуховой сенсорной системы	123
2.8. Психофизиология вестибулярной сенсорной системы	130
2.9. Психофизиология соматосенсорной системы.....	134
2.10. Психофизиология обонятельной системы.....	140
2.11. Психофизиология вкусовой сенсорной системы	145
2.12. Психофизиология болевой сенсорной системы.....	150
Заключение	165
Список литературы	166
Глоссарий	168
Фонд оценочных средств для текущего контроля.....	174
Фонд оценочных средств для промежуточной аттестации	230

Введение

В процессе тысячелетней эволюции у животных и человека развивалась способность гибко адаптировать свое поведение к условиям окружающей среды. Эта способность достигла совершенства в функциях нервной системы, особенно с развитием исключительно ценных для выживания свойств: фиксации следов пережитых событий. Такая память, в широком смысле этого слова, позволяла каждой особи действовать, исходя из собственного жизненного опыта, показывала связь событий, происходящих в окружающем мире, а при формировании мозга человека явилась основой механизмов его мыслительной деятельности.

Информацию о состоянии внешней и внутренней сред организм получает с помощью сенсорных систем, которые анализируют (различают) эту информацию, обеспечивают формирование ощущений и представлений, а также специфических форм приспособительного поведения.

Основы учения о психофизиологии сенсорных систем заложены И. М. Сеченовым и И. П. Павловым, оно творчески развивалось и развивается П. К. Анохиным, П. В. Симоновым и другими учеными.

В задачи психофизиологии сенсорных систем как учебной дисциплины в системе высшего педагогического образования входит обучение пониманию механизмов функционирования описываемых структур. У выпускников должны быть заложены основы функционального мышления, являющегося фундаментом психолого-педагогического мышления, базой его профессионального творчества. Психофизиология сенсорных систем готовит выпускника педагогического вуза к пониманию, оценке и рациональной подготовке человека к различным видам труда, включая принципы профессионального отбора.

Психофизиология сенсорных систем за последние десятилетия существенно изменилась, оформилась в самостоятельную научную дисциплину, которая рассматривает не только рецепторный аппарат, проводящие пути и центры сенсорных систем, но также возможности сенсорных систем человека при обнаружении и различении физических параметров сенсорных стимулов, биохимические и биофизические основы деятельности рецепторов.

Данное учебное пособие призвано удовлетворить интересы студентов, специализирующихся в области арт-технологии в образовании, технологий развития личности и психолого-педагогической коррекции. Оно включает два раздела: «Основные подходы к объяснению работы нервной системы» как базовую часть и основу для понимания психофизиологических процессов человеческого организма и «Психофизиологию сенсорных систем». В первом разделе рассматриваются основные вопросы, связанные с пониманием основных закономер-

ностей и принципов работы нервной системы. Он очень важен для тех обучающихся, которые не имеют базовой психологической подготовки в области строения и функций нервной системы человека. Второй раздел посвящен рассмотрению основ сенсорной физиологии, закономерностей трансформации энергии внешних стимулов в энергию нервных импульсов и далее – в ощущение и восприятие.

В рамках учебного пособия представляется сложным всесторонне и глубоко рассмотреть все разнообразие проблемы психофизиологии сенсорных систем. Поэтому пособие освещает лишь некоторые, наиболее значимые и изученные на сегодняшний день вопросы в этой сфере. Необходимость разработки и издания данного учебного пособия связана с недостаточным количеством учебно-методической литературы по психофизиологии сенсорных систем для студентов психолого-педагогических направлений подготовки. Существующие учебники в основном предназначены для медицинских институтов и перегружены избыточными клиническими фактами.

Основные задачи курса:

1. Опираясь на новейшие достижения науки в области физиологии и психофизиологии центральной нервной системы ознакомить будущих специалистов с особенностями функционирования сенсорных систем человека.

2. Создать у студентов научную базу для понимания психофизиологических процессов в центральной нервной системе для глубокого и сознательного усвоения основных положений психологии и педагогики для научной организации труда.

Раздел 1. Основные подходы к объяснению работы нервной системы

1.1 Строение нервной системы: краткий обзор

Существует несколько принципов классификации нервной системы.

По топографическому принципу различают центральную нервную систему и периферическую нервную систему.

Центральная нервная система. Центральная нервная система выполняет основную управляющую функцию в организме. Сюда через афферентные звенья рефлекторных дуг поступают потоки нервных импульсов от различных структур организма. Эти потоки следуют через сети вставочных нейронов, расположенных в различных отделах центральной нервной системы, и соединённых между собой огромным количеством синапсов. Там они подвергаются обработке, происходит сохранение информации, и реализуются некоторые сложные психические функции. На основании полученных сенсорных потоков нервных импульсов формируются двигательные потоки нервных импульсов, распространяющиеся по эфферентным звеньям рефлекторных дуг к различным органам и тканям.

Центральная нервная система включает в себя два отдела: спинной мозг и головной мозг. Оба эти отдела защищены костями скелета. Структурно в спинном и головном мозге выделяют серое и белое вещество. Серое вещество представляет собой скопление тел нейронов и их дендритов. Белое вещество – совокупность аксонов. Последние являются проводниками нервных импульсов, связывающими между собой различные отделы центральной нервной системы. Распределение серого и белого вещества в различных отделах центральной нервной системы неодинаково.

Важной особенностью центральной нервной системы является её симметричность. Каждый её отдел состоит из двух половин – левой и правой, которые являются зеркальным отражением друг друга. Таким образом, все структуры центральной нервной системы являются парными. Поэтому, когда мы говорим, например, о каком-либо ядре продолговатого мозга, подразумевается, что такое ядро есть справа и слева.

Периферическая нервная система включает периферические нервы (спинномозговые и черепные), нервные узлы и нервные окончания. Структурные элементы периферической нервной формируют афферентное и эфферентное звенья рефлекторных дуг.

По объекту иннервации и выполняемым функциям различают соматическую нервную систему и вегетативную нервную систему.

Соматическая (анимальная) нервная система иннервирует кожу, скелетные мышцы, органы чувств и некоторые внутренние органы. Этот отдел нервной системы обеспечивает связь организма с внешней средой.

Вегетативная (автономная) нервная система иннервирует все внутренние органы. Её основная задача – это регуляция физиологических функций и поддержание гомеостаза. Вегетативная нервная система в свою очередь подразделяется на два отдела: симпатический и парасимпатический.

И в соматической, и в вегетативной нервной системе выделяют центральный и периферический отделы. Они обладают рядом сходных признаков, но и некоторыми принципиальными различиями.

Общая характеристика спинного мозга. Спинной мозг располагается в позвоночном канале и представляет собой тяж цилиндрической формы. В верхней части спинной мозг переходит в продолговатый мозг, внизу (на уровне II поясничного позвонка) заканчивается коническим заострением. Длина спинного мозга составляет 41- 45 см.

На протяжении спинного мозга имеется два утолщения – шейное и поясничное. Шейное утолщение располагается на уровне III шейного – II грудного позвонков, поясничное – на уровне IX грудного – II поясничного.

Вдоль всей передней поверхности спинного мозга проходит глубокая передняя срединная борозда, вдоль задней поверхности – задняя срединная борозда. Этими двумя бороздами спинной мозг делится на две симметричные половины – правую и левую. Каждая из них имеет на передней поверхности – переднюю латеральную борозду, на задней – заднюю латеральную борозду. Все указанные борозды расположены продольно вдоль спинного мозга.

Из передней латеральной борозды каждой из половин спинного мозга выходят передние корешки, из задней латеральной борозды – задние корешки. Передние корешки образованы аксонами двигательных нейронов, тела которых лежат в спинном мозге. Задние корешки – аксонами чувствительных нейронов, тела которых располагаются в спинномозговых узлах. У внутреннего края межпозвоночного отверстия передний и задний корешки объединяются и образуют ствол спинномозгового нерва. На всём протяжении спинного мозга от него отходит 31 пара передних и 31 пара задних корешков.

Сегмент спинного мозга – это поперечный участок спинного мозга с отходящими от него парой передних и парой задних корешков. В спинном мозге различают восемь шейных сегментов, двенадцать грудных, пять поясничных, пять крестцовых и три копчиковых (рис. 1). Сегменты принято обозначать первыми буквами латинских наименований соответствующих участков тела с индексом порядкового номера: шейные сегменты – CI – CVIII (cervicalis), груд-

ные –Th I - ThXII (thoracicus), поясничные – LI – LV (lumbalis), крестцовые – SI – SV (sacralis) и копчиковые – CoI – CoIII (coccygeus).

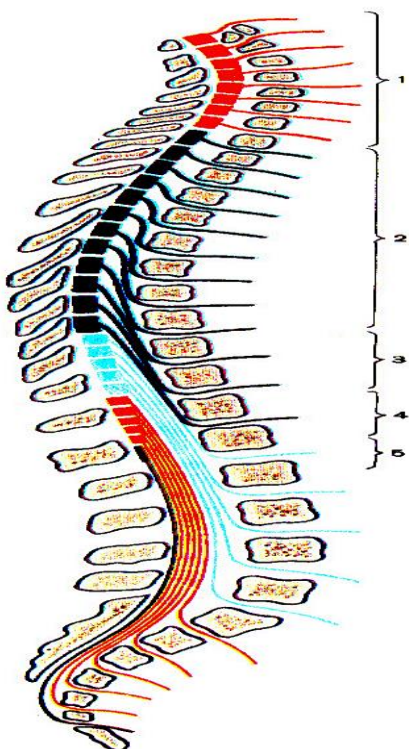


Рис. 1. Расположение сегментов спинного мозга

(по М.Р. Сапину, Г.Л. Билич, 2001)

1 – шейные сегменты (С I – С VIII), 2 - грудные сегменты (Th I – Th XII), 3 – поясничные сегменты (L I – L V), 4 - крестцовые сегменты (S I – S V), 5 – копчиковые сегменты (Co I – Co III)

На рисунке видно, что сегменты спинного мозга располагаются выше од-
ноимённых позвонков.

Спинномозговые нервы выходят из канала позвоночника на уровне соот-
ветствующего позвонка. Название сегмента даётся в соответствии с местом вы-
хода образованных сегментом спинномозговых нервов. В результате несоответ-
ствия расположения сегментов и позвонков спинной мозг заканчивается на
уровне II поясничного позвонка.

Ниже этого уровня продолжается пучок спинномозговых корешков, сле-
дующих к местам своего выхода из позвоночного канала. Эти корешки форми-
руют «конский хвост».

В составе спинного мозга выявляют два тканевых элемента: *серое вещество* и *белое вещество*. Серое вещество представляет собой совокупность тел нейронов и дендритов, белое вещество – совокупность аксонов.

Серое вещество спинного мозга. Серое вещество спинного мозга располагается центрально и окружено со всех сторон белым веществом. Клетки, имеющие одинаковое строение и выполняющие одинаковые функции образуют *ядра серого вещества*.

В каждой половине спинного мозга серое вещество образует два столба: *передний столб и задний столб*. На участке от VIII шейного до II поясничного имеются ещё и *боковые столбы*. На поперечных срезах спинного мозга столбы имеют вид рогов: *передних, задних и боковых*. Через центральную часть серого вещества проходит *центральный канал*, заполненный спинномозговой жидкостью.

Задние рога спинного мозга содержат ядра, состоящие из мелких вставочных нейронов. С этими нейронами образуют синапсы аксоны чувствительных нейронов, тела которых располагаются в спинномозговых узлах. Последние лежат Аксоны вставочных нейронов образуют синапсы с нейронами, лежащими в пределах данного сегмента, с нейронами других сегментов, а также осуществляют связь с нейронами головного мозга.

Передние рога спинного мозга содержат тела крупных двигательных нейронов. Аксоны этих нейронов выходят из передних рогов в составе передних корешков и следуют в составе спинномозговых нервов на периферию к скелетным мышцам.

Боковые рога спинного мозга состоят из мелких нейронов, образующих латеральное промежуточное серое вещество. В данной области содержатся центры симпатического отдела вегетативной нервной системы. Аксоны указанных нейронов проходят через передний рог и выходят из спинного мозга в составе передних корешков. Далее аксоны этих клеток следуют к вегетативным ганглиям, где образуют синапсы со вторым нейроном эфферентного вегетативного пути.

Белое вещество спинного мозга. Белое вещество каждой половины спинного мозга разделено на три канатика. *Передний канатик* располагается между передней срединной и передней боковой бороздами. *Боковой канатик* – между передней боковой и задней боковой бороздами. *Задний канатик* – между задними боковой и срединной бороздами.

Белое вещество состоит из аксонов нервных клеток, образующих проводящие пути спинного мозга. Проводящие пути спинного мозга обеспечивают взаимосвязь между отделами ЦНС. Все проводящие пути спинного мозга можно разделить на три системы:

1) Ассоциативные проводящие пути. Эти волокна представляют собой аксоны вставочных нейронов задних рогов спинного мозга. Они следуют к нейронам передних или боковых рогов других сегментов спинного мозга. Та-

ким образом, ассоциативные проводящие пути связывают между собой сегменты, лежащие на разных уровнях.

2) Восходящие (афферентные, чувствительные) проводящие пути. Являются аксонами вставочных нейронов задних рогов сегментов спинного мозга. Их аксоны направляются к центрам головного мозга.

3) Нисходящие (эфферентные, двигательные) проводящие пути. Этот тип проводящих путей образован аксонами нейронов головного мозга. Они следуют из головного мозга к клеткам передних и/или боковых рогов спинного мозга.

Рассмотрим основные проводящие пути спинного мозга:

Ассоциативные проводящие пути представлены так называемыми *собственными пучками белого вещества*. Собственные пучки белого вещества окаймляют серое вещество в виде узкой полосы.

Восходящие проводящие пути располагаются в задних, боковых и передних канатиках белого вещества.

В задних канатиках белого вещества располагаются две системы проводящих путей: нежный пучок (пучок Голля) и клиновидный пучок (пучок Бурдаха). Пучки Голля и Бурдаха являются проводящими путями сознательной проприоцептивной чувствительности. Они образованы аксонами нейронов спинномозговых ганглиев.

В боковых канатиках белого вещества располагаются следующие восходящие пути: задний и передний спинно – мозжечковые пути. Располагаются в задней части бокового канатика. Оба пути проводят импульсы бессознательной проприоцептивной чувствительности.

Латеральный спинно – таламический путь. Соединяют сегменты спинного мозга с таламусом. Является проводником температурной и болевой чувствительности.

Передний спинно-таламический путь. Соединяет сегменты спинного мозга с таламусом. Является проводником тактильной чувствительности (осознания и давления).

Нисходящие проводящие пути располагаются в передних и боковых канатиках белого вещества.

В боковых канатиках расположены:

Боковой пирамидный путь. Этот путь является сознательным двигательным путём. Он образован аксонами пирамидных клеток коры больших полушарий.

Красноядерно-спинномозговой путь (руброспинальный). Этот путь является бессознательным двигательным путём. Начинается от клеток красных ядер среднего мозга.

Оливо-спинномозговой (оливо-спинальный) путь является бессознательным двигательным путём. Он начинается от клеток олив продолговатого мозга.

В передних канатиках спинного мозга проходят следующие проводящие пути:

Передний пирамидный путь. Является сознательным двигательным путём. Образован аксонами пирамидных клеток коры большого мозга.

Преддверно-спинномозговой путь (вестибулоспинальный). Является бессознательным двигательным путём. Образован аксонами нейронов ядер продолговатого мозга и моста.

Ретикуло-спинномозговой путь (ретикуло-спинальный). Является бессознательным двигательным путём. Образован аксонами нейронов ретикулярной формации ствола мозга.

Краткая характеристика головного мозга. Головной мозг располагается в полости мозгового черепа. Масса мозга взрослого человека колеблется от 1100 до 2000 грамм. Головной мозг включает следующие отделы: **продолговатый мозг, задний мозг**, к которому относятся *мост и мозжечок*, **средний мозг** и **передний мозг**, состоящий из *промежуточного и конечного мозга* (таблица 1).

Таблица 1

Строение головного мозга

Головной мозг			
Продолговатый мозг	Задний мозг	Средний мозг	Передний мозг
	Мост+мозжечок		Промежуточный мозг+конечный мозг

В составе мозга принято выделять так называемый ствол мозга. Ствол мозга включает в себя продолговатый мозг, мост, средний мозг и промежуточный мозг. От ствола головного мозга отходят 12 пар черепных нервов.

Нервная ткань в головном мозге образует *серое и белое вещество*. Как и в спинном мозге, серое вещество сформировано из тел нейронов и их дендритов.

Серое вещество головного мозга образует ядра и кору.

Ядра – локализованные скопления тел нейронов и дендритов. Ядра располагаются в глубине массы белого вещества практически всех отделов головного мозга.

Кора – скопление тел нейронов и дендритов в виде многослойной тонкой пластины, покрывающей снаружи определённые отделы головного мозга. Которой покрыты только два отдела мозга – большие полушария и мозжечок.

Белое вещество головного мозга представлено аксонами нейронов, образующими проводящие пути.

Большинство отделов головного мозга организованы по общему принципу: в массе белого вещества располагаются ядра серого вещества. Исключение составляют лишь мозжечок и большие полушария. В этих отделах белое вещество снаружи покрыто корой, а в массе белого вещества также располагаются ядра.

Продолговатый мозг. Продолговатый мозг является непосредственным продолжением спинного мозга. *Нижней границей продолговатого мозга* принято считать место выхода корешков I шейного спинномозгового нерва. *Верхней* – задний край моста. По форме продолговатый мозг напоминает усечённый конус, обращенный основанием вверх.

По передней поверхности продолговатого мозга проходит *передняя срединная щель*. Она делит переднюю поверхность продолговатого мозга на две пирамиды. Сбоку каждая пирамида ограничена *передней латеральной бороздой*. Эти борозды отделяют пирамиды от латерально расположенных *олив* (ед. ч. – *олива*). Задняя поверхность продолговатого мозга делится *задней срединной бороздой* на две половины, являющиеся продолжениями задних канатиков спинного мозга. Эти канатики на уровне моста расходятся кверху, образуя задние мозжечковые ножки.

В продолговатом мозге имеется полость. Эта полость представляет собой продолжение спинномозгового канала, переходящее в нижний отдел IV мозгового желудочка. Полость заполнена спинномозговой жидкостью. Нижний отдел IV желудочка спереди ограничен задней поверхностью продолговатого мозга, а сзади – нижним мозговым парусом. По бокам нижний отдел IV желудочка ограничен нижними ножками мозжечка. Верхний отдел IV желудочка находится на уровне моста. Спереди он ограничен задней поверхностью моста, сзади – верхним мозговым парусом, по бокам – верхними ножками мозжечка. Вентральная стенка IV желудочка, образованная задними поверхностями продолговатого мозга и моста, носит название *ромбовидной ямки* (рис.2).

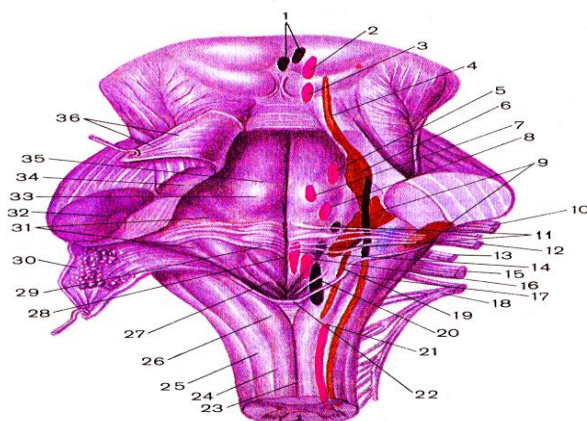


Рис. 2. Задняя поверхность продолговатого мозга, моста и среднего мозга, проекция ядер черепных нервов (по М.Р. Сапину, Г.Л. Билич, 2001)

1 – парасимпатическое ядро глазодвигательного нерва, 2 – двигательное ядро глазодвигательного нерва, 3 – ядро блокового нерва, 4 – среднемозговое ядро тройничного нерва, 5 – двигательное ядро тройничного нерва, 6 – мостовое ядро тройничного нерва, 7 – ядро отводящего нерва, 8 – ядро лицевого нерва, 9 – ядра преддверно-улиткового нерва, 10 – корешок лицевого нерва, 11 – верхнее и нижнее слюноотделительные ядра, 12 – преддверно-улитковый нерв, 13 – языкоглоточный нерв, 14 – ядро подъязычного нерва, 15 – блуждающий нерв, 16 – двойное ядро, 17 – спинномозговое ядро тройничного нерва, 18 – добавочный нерв, 19 – ядро одиночного пути, 20 – заднее ядро блуждающего нерва, 21 – спинномозговое ядро добавочного нерва, 22 – задвижка, 23 – задняя срединная борозда, 24 – тонкий пучок, 25 – клиновидный пучок, 26 – бугорок тонкого ядра, 27 – треугольник блуждающего нерва, 28 – задняя срединная борозда ромбовидной ямки, 29 – мозговые полосы, 30 – нижний мозговой парус, 31 – преддверное поле, 32 – средняя ножка мозжечка, 33 – лицевой бугорок, 34 – верхняя ножка мозжечка, 35 – срединное возвышение, 36 – верхний парус мозга

Продолговатый мозг представляет собой массу белого вещества, в котором располагаются ядра серого вещества.

Ядра продолговатого мозга представлены следующими группами:

- 1) Ядра IX – XII пар черепных нервов.
- 2) Ядра ретикулярной формации.
- 3) Нежное и клиновидное ядра.

Рассмотрим топографию и функциональные особенности основных ядер:

Ядра черепных нервов. В толще продолговатого мозга залегают ядра IX – XII пар черепных нервов. Топография ядер в продолговатом мозге изображена на рис. 2.

XII пара черепных нервов (подъязычный нерв) – имеет одно *двигательное ядро*. Это ядро располагается вблизи срединной линии (рис. 2) на уровне пирамид. *Эфференты* ядра подъязычного нерва обеспечивают движения языка в результате иннервации разных мышц. Указанное ядро получает *афферентные импульсы* от ядер других черепных нервов, что обеспечивает координирован-

ные движения языка в процессе жевания, а также от коры больших полушарий, что обеспечивает произвольные движения языка в процессе речи.

XI пара черепных нервов (добавочный нерв) – также имеет только одно *двигательное ядро*. Это ядро располагается в каудальных отделах продолговатого мозга, практически на границе со спинным мозгом (рис. 2). Это ядро структурно связано с передними рогами спинного мозга и сходно с ними по строению. *Эфференты* двигательного ядра добавочного нерва иннервируют мышцы гортани, а также трапецевидную и грудино-ключично-сосцевидную мышцы. Последние две мышцы обеспечивают движения головы. *Афференты* рассматриваемого ядра идут от других ядер черепных нервов, а также от вышележащих двигательных структур, включая соответствующие отделы коры больших полушарий.

X пара черепных нервов (блуждающий нерв) – имеет три ядра: двигательное *двойное ядро*, общее для IX и X пара черепных нервов, чувствительное *ядро одиночного пути* (общее с VII и IX парами) и парасимпатическое *заднее ядро*.

Двойное ядро (рис. 2) осуществляет *эфферентную* иннервацию мускулатуры гортани и глотки, получает *афференты* от ядра одиночного пути, парабрахияльных ядер, от центрального серого вещества среднего мозга, а также от коры больших полушарий. Деятельность двойного ядра обеспечивает чихание, глотание, кашель, а также процессы голосообразования.

Ядро одиночного пути (рис. 2) имеет следующие *афференты*:

Во-первых, аксоны нейронов коленчатого ганглия, проходящие в составе VII пары черепных нервов. Они проводят импульсацию от вкусовых рецепторов передних двух третей языка.

Во-вторых, аксоны нервных клеток верхнего и нижнего ганглиев языкоглоточного нерва (IX пара), которые проводят афферентацию от вкусовых рецепторов задней трети языка.

В-третьих, аксоны верхнего и нижнего вегетативных периферических ганглиев X пары черепных нервов. Они проводят импульсацию от хеморецепторов внутренних органов, а также от некоторых других соматических рецепторов.

В-четвёртых, аксоны нервных клеток, лежащих в других областях головного мозга (гипоталамус, кора больших полушарий и другие).

Эфференты рассматриваемого ядра направляются к вышележащим отделам данной сенсорной системы: таламическим ядрам, а также к некоторым ядрам моста.

Заднее ядро направляет аксоны своих нейронов к парасимпатическим ганглиям, расположенным во внутренних органах брюшной и грудной полостей. С активностью этого ядра связана регуляция некоторых физиологических

процессов. В частности, некоторых рефлексов регуляции сердечной деятельности и рвотного рефлекса.

IX пара черепных нервов (языкоглоточный нерв) – имеет три ядра: двигательное двойное ядро (рис. 2), общее с X парой черепных нервов, чувствительное ядро одиночного пути (рис. 11), общее для VII, IX и X пар, а также парасимпатическое нижнее слюноотделительное ядро.

Нижнее слюноотделительное ядро (рис. 2) посылает свои эфференты к ушному вегетативному ганглию, нейроны которого иннервируют околоушную слюнную железу. Клетки *нижнего слюноотделительного ядра* получают афференты от ядра одиночного пути, тройничного нерва, вестибулярных ядер, а также от коры больших полушарий.

Ядра ретикулярной формации.

Ретикулярная формация – это совокупность клеток, ядер, соединяющих их волокон, образующих единую сеть на протяжении ствола головного мозга (продолговатый мозг, мост, средний мозг). Более детально характеристика ретикулярной формации будет рассмотрена ниже.

На уровне продолговатого мозга располагается несколько ядер – производных ретикулярной формации. Среди них особое место занимают *нижние оливы*.

Нижние оливы представляют собой ядерный комплекс, состоящий из нескольких ядер. Наличие этих ядер обуславливает появление на латеральной поверхности продолговатого мозга одноимённых выпуклых образований – олив. Основные афференты поступают к оливным ядрам от коры больших полушарий и базальных ядер, а также от ядер среднего мозга (включая красные ядра) и мозжечка.

Эфференты оливных ядер продолговатого мозга идут в следующих направлениях. Во-первых, часть нервных волокон формирует оливо–мозжечковый тракт, который в составе нижних мозжечковых ножек направляется к коре мозжечка. Во-вторых, часть нервных волокон оливы образуют оливо–спинномозговую тракт, направляющийся к мотонейронам передних рогов спинного мозга.

Таким образом, нижние оливы являются структурами, регулирующими двигательную активность. Их функциональная роль заключается в поддержании и сохранении вертикальной позы и равновесия тела при ходьбе. Помимо нижних олив к структурам ретикулярной формации относятся и другие ядра продолговатого мозга. Некоторые из этих ядер играют важную роль в регуляции дыхания и сердечной деятельности.

Нежное и клиновидное ядра. Нежное и клиновидное ядра выступают на задней поверхности продолговатого мозга в виде одноимённых бугорков (нежного и клиновидного – рис. 2).

Афферентами нежного и клиновидного ядер являются волокна нежного и клиновидного пучков спинного мозга, то есть аксоны нейронов спинномозговых ганглиев. Нежное и клиновидное ядра являются чувствительными ядрами, получающими афферентацию проприоцептивной чувствительности.

Основные *эфференты* нежного и клиновидного ядер адресованы различным структурам. Во-первых, они идут в промежуточный мозг в составе бульботаламического тракта. Во-вторых, направляются к ядрам моста и среднего мозга. В-третьих, небольшое количество эфферентов образует связи с нижними оливами. В-четвёртых, часть нервных волокон следуют в мозжечок.

Сводная характеристика ядер продолговатого мозга приведена в таблице 2.

Таблица 2

Характеристика основных ядер продолговатого мозга

Ядро	Афферентные связи	Эфферентные связи
Двигательное ядро подъязычного нерва	1) от ядер других черепных нервов 2) от вышележащих двигательных структур, в том числе от моторных областей коры больших полушарий	к мышцам языка (в составе подъязычного нерва)
Двигательное ядро добавочного нерва	1) от ядер других черепных нервов 2) от вышележащих двигательных структур, в том числе от моторных зон коры больших полушарий	к мышцам гортани, грудиноключично-сосцевидной и трапециевидной мышцам (в составе добавочного нерва)
Двойное ядро (общее двигательное ядро для блуждающего и языкоглоточного нервов)	1) от ядра одиночного пути 2) от центрального серого вещества среднего мозга 3) от парабрахияльных ядер 4) от коры больших полушарий	к мышцам глотки и гортани (в составе блуждающего и языкоглоточного нервов)
Ядро одиночного пути (общее чувствительное ядро для лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов)	1) от коленчатого ганглия (в составе лицевого нерва) 2) от верхнего и нижнего ганглиев языкоглоточного нерва (в составе языкоглоточного нерва)	К ядрам таламуса и некоторым собственным ядрам моста

Ядро	Афферентные связи	Эфферентные связи
	3) от верхнего и нижнего вегетативных ганглиев блуждающего нерва (в составе блуждающего нерва) 4) от других отделов головного мозга (гипоталамус, кора больших полушарий и др.)	
Заднее ядро блуждающего нерва	1) от вышележащих отделов головного мозга 2) от ядра одиночного пути	к парасимпатическим ганглиям брюшной и грудной полостей (в составе блуждающего нерва и его ветвей)
Нижнее слюноотделительное ядро (вегетативное ядро языкоглоточного нерва)	1) от ядер тройничного нерва 2) от вестибулярных ядер 3) от ядра одиночного пути 4) от коры больших полушарий	к ушному вегетативному ганглию (в составе языкоглоточного нерва)
Ядра нижней оливы	1) от коры больших полушарий 2) от базальных ядер 3) от ядер среднего мозга 4) от ядер мозжечка	1) к мозжечку (в составе оливо-мозжечкового тракта) 2) к мотонейронам передних рогов спинного мозга (в составе оливо-спинномозгового тракта)
Нежное и клиновидное ядра	От спинномозговых ганглиев (в составе нежного и клиновидного пучков спинного мозга)	1) к ядрам таламуса 2) к ядрам моста 3) к ядрам среднего мозга 4) к нижним оливам 5) к мозжечку

Проводящие пути продолговатого мозга. Проводящие пути образуют белое вещество продолговатого мозга. Можно выделить следующие особенности проводящих путей продолговатого мозга:

В продолговатом мозге присутствуют все проводящие пути, описанные в составе спинного мозга.

Дополнительно к ним появляются несколько новых проводящих путей: бульбо-мозжечковый тракт (соединяет продолговатый мозг с мозжечком), оливо-мозжечковый тракт (соединяет оливные ядра с мозжечком), бульботаламический тракт (соединяет ядра продолговатого мозга с таламусом).

Пирамидные проводящие пути в каудальных отделах продолговатого мозга образуют на передней поверхности органа утолщения – пирамиды.

Волокна латеральных пирамидных проводящих путей на уровне границы с продолговатым мозгом переходят на противоположную сторону. В результате этого образуется так называемый перекрест пирамид.

В ростральных отделах продолговатого мозга происходит формирование нижних ножек мозжечка. Это парное образование. В состав каждой ножки входят задний спинно-мозжечковый тракт, бульбо-мозжечковый тракт, вестибуло-мозжечковый тракт и оливо-мозжечковый тракт.

В средней части продолговатого мозга происходит формирование так называемой *медиальной петли*, образующейся в результате объединения бульбо-таламических проводящих путей с волокнами спинно-таламических трактов, в также с эфферентами некоторых ядер черепных нервов. Медиальная петля обеспечивает проведение в промежуточный мозг вкусовой, висцеральной, проприоцептивной, болевой, температурной и тактильной информации.

Мост (Варолиев мост) имеет вид поперечно лежащего утолщённого валика. В каудальной части мост переходит в продолговатый мозг, рострально – в средний мозг. Справа и слева от моста отходит по средней мозжечковой ножке. С дорсальной стороны моста располагается верхний отдел четвёртого желудочка. Его вентральная стенка образована поверхностью моста, рострально и по бокам IV желудочек ограничен верхними мозжечковыми ножками, дорсально – верхним мозговым парусом. На разрезе моста отчётливо видны две его части – вентральная (основная или базилярная) и дорсальная (покрышка).

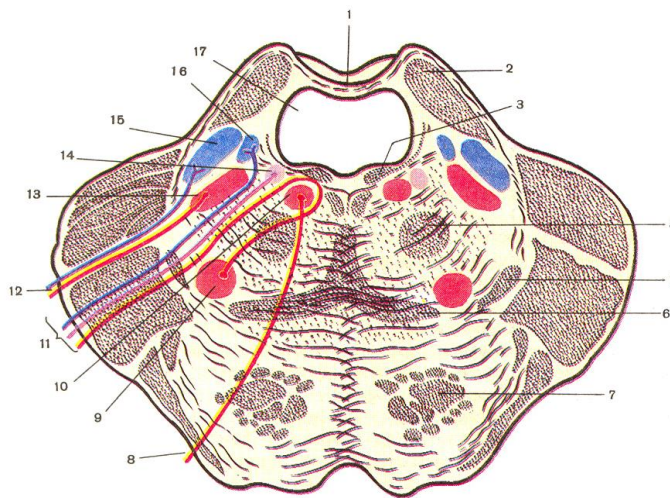


Рис. 3. Поперечный разрез моста на уровне верхнего мозгового паруса
(по М. Р. Сапину, Г. Л. Билич, 2001)

1 – верхний мозговой парус, 2 – верхняя мозжечковая ножка, 3 – задний продольный пучок, 4 – центральный покрывочный путь, 5 – латеральная петля, 6 – медиальная петля, 7 – пирамидный путь, 8 – отводящий нерв, 9 – ядро лицевого нерва, 10 – ядро отводящего нерва, 11 – лицевой нерв, 12 – тройничный нерв, 13 – двигательное ядро тройничного нерва, 14 – верхнее слюноотделительное ядро, 15 – основное ядро тройничного нерва, 16 – ядро одиночного пути, 17 – IV желудочек

Они отделены друг от друга массивным пучком волокон. Этот пучок получил название трапецевидного тела. Мост состоит из белого и серого веще-

ства. Белое вещество моста представлено проводящими путями. Серое вещество образует ядра.

Ядра моста. Ядра моста представлены несколькими группами:

Ядра V – VIII пар черепных нервов

Ядра верхней оливы

Ядра латеральной петли

Собственные ядра моста

Ядра ретикулярной формации

Ядра черепных нервов

VIII пара черепных нервов (преддверно-улитковый нерв). Ядра VIII пары черепных нервов располагаются в каудальных отделах моста и ростральных отделах продолговатого мозга. Они смещены латерально от центральной оси ствола мозга и составляют в занимаемой области так называемое вестибулярное поле. Все ядра VIII пары являются чувствительными. Соответственно двум частям нерва различают *вестибулярные (преддверные) и кохлеарные (улитковые) ядра.*

Кохлеарные ядра (переднее и заднее вентральные и дорсальные) составляют первое центральное звено слуховой системы. *Афферентами* кохлеарных ядер являются аксоны нейронов спирального ганглия, расположенного в лабиринте височной кости. Именно аксоны спирального ганглия и составляют слуховую часть преддверно-улиткового нерва. *Эфференты вентральных кохлеарных ядер* переходят на противоположную сторону моста. Их волокна формируют трапециевидное тело и достигают верхней оливы и ядер латеральной петли, а также моторного ядра V нерва, двойного ядра и ретикулярной формации. *Эфференты дорсального кохлеарного ядра* переходят на противоположную сторону и в составе латеральной петли идут к задним холмам среднего мозга. Другие эфференты дорсального ядра идут к верхним оливам, ядрам латеральной петли одноимённой и противоположной сторон моста, а также к ядрам ретикулярной формации и вестибулярным ядрам одноимённой стороны моста.

Вестибулярные ядра представляют собой первой центральное звено сенсорной системы равновесия. У человека это четыре ядра: ядро Дейтерса, ядро Швальбе, ядро Роллера и ядро Бехтерева. Первые три ядра располагаются в ростральных отделах продолговатого мозга, последнее - на уровне каудальных отделов моста.

Афферентов у вестибулярных ядер достаточно много. Главными из них являются аксоны нейронов преддверного ганглия (ганглия Скарпы). Этот ганглий располагается в пределах лабиринта височной кости. Его аксоны образуют вестибулярную ветвь преддверно-улиткового нерва. Помимо этого, вестибу-

лярные ядра получают афферентацию от ретикулярной формации, мозжечка, спинного мозга.

Эфференты вестибулярного комплекса направляются в кору, таламус, мозжечок, к ретикулярной формации ствола мозга, к нейронам передних рогов спинного мозга, а также к ядрам глазодвигательного комплекса (III, IV и VI пары черепных нервов). Описанные связи обеспечивают координацию активности скелетных мышц.

VII пара черепных нервов (лицевой нерв). Лицевой нерв имеет три ядра: *моторное ядро*, *чувствительное ядро одиночного пути* и *парасимпатическое верхнее слюноотделительное ядро*.

Моторное ядро лицевого нерва располагается дорсально от ядер верхней оливы. *Афференты моторного ядра* поступают от ядер среднего мозга, а также от других ядер моста и некоторых ядер продолговатого мозга. Кроме того, через ядра среднего мозга к моторному ядру поступает афферентация от коры большого мозга.

Эфференты моторного ядра иннервируют поверхностные мышцы шеи и головы.

Ядро одиночного пути было подробно рассмотрено при обзоре ядер продолговатого мозга.

Верхнее слюноотделительное ядро располагается дорсально относительно моторного ядра лицевого нерва. Ядро направляет свои *эфференты* к крыловидно-нёбному, подъязычному и поднижнечелюстному ганглиям.

VI пара черепных нервов (отводящий нерв). Отводящий нерв имеет только одно двигательное ядро. Это ядро располагается в глубоких отделах моста. Нейроны ядра получают *афференты* от верхней оливы, вестибулярных ядер и коры большого мозга. *Эфференты* ядра иннервируют наружную прямую мышцу глаза.

V пара черепных нервов (тройничный нерв). Тройничный нерв имеет четыре ядра.

Двигательное ядро тройничного нерва располагается в верхнелатеральных отделах моста. *Афференты* ядра поступают от других ядер тройничного нерва, от ядер прочих черепномозговых нервов, от ретикулярной формации, а также от коры большого мозга. *Эфференты* двигательного ядра тройничного нерва обеспечивают иннервацию жевательных мышц и мышц среднего уха.

Основное (главное, мостовое) ядро тройничного нерва располагается латеральнее двигательного ядра. Главное ядро является чувствительным. *Афференты* ядра представлены аксонами нейронов тройничного ганглия. По ним поступают сигналы от соматических рецепторов области головы, лица, слизистой оболочки носа и ротовой полости, а также твёрдой мозговой оболочки.

Нижнее ядро тройничного нерва. Это ядро также является чувствительным. Располагается на протяжении продолговатого мозга и моста. В каудальных отделах продолговатого мозга ядро достигает спинного мозга. На уровне моста замещается мостовым ядром тройничного нерва. *Афференты* нижнего ядра поступают из двух источников. Часть афферентов представлена аксонами нейронов тройничного ганглия. Они осуществляют проведение информации от рецепторов кожи головы и лица. Другая часть афферентов является аксонами верхнего ганглия блуждающего нерва. Эти афференты передают информацию от рецепторов, расположенных в наружном ухе и твёрдой мозговой оболочке.

Эфференты чувствительных ядер тройничного нерва достаточно многочисленны. Они направляются к следующим структурам головного мозга:

- к вышележащим отделам головного мозга: среднему, промежуточному, конечному мозгу. Многие эфференты образуют так называемую *тройничную петлю*. Тройничная петля присоединяется к волокнам медиальной петли и следует в её составе к ядрам таламуса.
- к моторным ядрам V, VII, IX, X пар черепных нервов.
- к ядрам ретикулярной формации
- к мозжечку

Ядра верхней оливы. Верхняя олива представлена несколькими группами ядер, располагающихся в пределах моста. Основные *афференты* верхнеоливарных ядер представлены аксонами нейронов вентрального кохлеарного ядра. *Эфференты* в составе *латеральной петли* направляются к подкорковым слуховым центрам: ядрам латеральной петли, среднего мозга, таламуса, ретикулярной формации, черепных нервов. Таким образом, верхнеоливарный комплекс ядер относится к подкорковым слуховым структурам.

Ядра латеральной петли. Три чувствительных ядра латеральной петли получают основные *афференты* от кохлеарных ядер и ядер верхней оливы. *Эфференты* направляются к задним холмам среднего мозга, образуя *латеральную петлю*, а также к ядрам верхней оливы и ретикулярной формации. Как и верхнеоливарный комплекс, ядра латеральной петли относятся к подкорковым слуховым структурам.

Собственные ядра моста. Этот комплекс ядер располагается на всём протяжении моста. Они получают *афференты* от коры больших полушарий. *Эфференты* собственных ядер переходят на противоположную сторону и образуют средние ножки мозжечка. Таким образом, собственные ядра моста обеспечивают взаимосвязь коры больших полушарий и мозжечка.

Ядра ретикулярной формации. В мосту располагается несколько ядер ретикулярной формации, в частности – *голубое пятно и ядра шва моста*.

Голубое пятно лежит вблизи полости IV желудочка. Оно содержит пигментированные клетки, за что и получило своё название. Особенностью клеток голубого пятна является наличие норадреналина в качестве медиатора. Голубое пятно содержит примерно половину от всех норадреналиновых нейронов головного мозга. Клетки голубого пятна получают свои *афференты* от других ядер ретикулярной формации. *Эфферентные связи* голубого пятна очень широки. Благодаря этому, голубое пятно оказывается связанным с большинством выше- и нижележащих отделов головного мозга.

Ядра шва моста являются элементом сложной цепи ядер ретикулярной формации, расположенных по срединной оси ствола мозга. Эта цепь ядер носит название *ядер шва*. *Ядра шва* тесно взаимосвязаны с другими ядрами ретикулярной формации и с различными отделами головного мозга. Эфференты этих ядер имеют, главным образом, восходящее направление. Особенностью мостовых ядер шва является наличие связей с мозжечком.

Помимо описанных ядер в мосту располагаются и другие структуры, имеющие отношение к ретикулярной формации. Некоторые из них играют роль в регуляции жизненно важных функций – дыхания и кровообращения.

Сводная характеристика ядер моста приведена в таблице 3.

Таблица 3

Характеристика основных ядер моста

Ядро	Афферентные связи	Эфферентные связи
Кохлеарные ядра преддверно-улиткового нерва	от нейронов спирального ганглия (в составе преддверно-улиткового нерва)	1) К верхней оливе, ядрам латеральной петли 2) к моторному ядру тройничного нерва 3) к двойному ядру 4) к ретикулярной формации 5) к задним холмам среднего мозга 6) к вестибулярным ядрам
Вестибулярные ядра преддверно-улиткового нерва	1) от нейронов преддверного ганглия (в составе преддверно-улиткового нерва) 2) от спинного мозга 3) от ретикулярной формации 4) от мозжечка	к коре большого мозга к таламусу к мозжечку к ретикулярной формации к мотонейронам передних рогов спинного мозга к ядрам глазодвигательного, блокового и отводящего нервов
Моторное ядро лицевого нерва	от ядер среднего мозга, моста, продолговатого мозга от коры большого мозга	к поверхностным мышцам шеи и головы (в составе лицевого нерва)

Ядро	Афферентные связи	Эфферентные связи
Верхнее слюноотделительное ядро (вегетативное ядро лицевого нерва)	1) от ядер других черепных нервов 2) от ядра одиночного пути 3) от выпележащих структур головного мозга	К крыловидно-нёбному, поднижнечелюстному и подъязычному ганглиям (в составе лицевого нерва)
Двигательное ядро отводящего нерва	1) от коры конечного мозга 2) от верхней оливы 3) от вестибулярных ядер	К наружной прямой мышце глаза
Двигательное ядро тройничного нерва	1) от коры конечного мозга 2) от других ядер тройничного нерва 3) от ядер других черепных нервов 4) от ретикулярной формации	К жевательным мышцам и мышцам среднего уха (в составе тройничного нерва и его ветвей)
Чувствительные ядра тройничного нерва	от тройничного ганглия (в составе тройничного нерва)	1) к ядрам выпележащих отделов головного мозга, в том числе к коре конечного мозга 2) к моторным ядрам тройничного, лицевого, языкоглоточного и блуждающего нерва 3) к ядрам ретикулярной формации 4) к мозжечку
Ядра верхней оливы	от кохлеарных ядер	1) к ядрам латеральной петли, слуховым центрам среднего мозга и промежуточного мозга 2) к ретикулярной формации 3) к ядрам черепных нервов
Ядра латеральной петли	от кохлеарных ядер и ядер верхней оливы	1) к задним холмам среднего мозга (в составе латеральной петли) 2) к ядрам верхней оливы 3) к ретикулярной формации
Собственные ядра моста	от коры больших полушарий	к мозжечку (в составе средних ножек мозжечка)
Голубое пятно	от ядер ретикулярной формации	к большинству выше - и ниже лежащих отделов центральной нервной системы

Проводящие пути моста. Проводящие пути моста имеют ряд особенностей:

- В составе моста проходят многие проводящие пути, описанные ранее в составе спинного и продолговатого мозга. У некоторых из них меняется расположение.

- Передний спинно-мозжечковый тракт выходит из моста в составе верхних мозжечковых ножек.

- В мосте есть система собственных проводящих путей. Эти пути делят на *продольные и поперечные*. К *продольным проводящим путям* относятся

- 1) Кортико-нуклеарные (nucleos - ядро) тракты. Они берут начало в коре больших полушарий и заканчиваются на ядрах черепных нервов, ретикулярной формации и на собственных ядрах моста.

- 2) Латеральная петля. Образована аксонами ядер латеральной петли. По латеральной петле проводится слуховая чувствительная информация к вышележащим слуховым отделам головного мозга.

Система *поперечных связей* представлена волокнами, связывающими ядра моста с корой мозжечка. Эти волокна входят в состав средних ножек мозжечка.

Мозжечок. Общая характеристика мозжечка. Функции мозжечка заключаются в регуляции мышечного тонуса и позы, в координации целенаправленных движений. Мозжечок располагается дорсально от продолговатого мозга и моста под затылочными долями больших полушарий. В мозжечке различают два полушария и червь мозжечка. Червь представляет собой узкую часть, расположенную между полушариями. Поверхность полушарий и червя разделяют глубокие поперечные параллельные *борозды*. Между бороздами располагаются узкие длинные *листки мозжечка*.

Снаружи мозжечок покрыт корой. Кора мозжечка образована серым веществом. Под корой располагается белое вещество - скопление проводящих путей. В каждом листке мозжечка белое вещество, проникая между серым, образует узкие белые полосы. Поэтому мозжечок на срединном срезе напоминает фигуру ветвящегося дерева (рис. 4). Эту фигуру иногда называют «деревом жизни» мозжечка. В центре мозжечка в толще белого вещества располагаются ядра.

Весь мозжечок поделен на десять долек, которые объединены в три крупные доли. Передняя доля содержит дольки I - V, средняя - дольки VI - VIII, задняя - дольки IX - X. Долька X носит название *клочок*. Она лежит обособленно от остальных долек и присоединена к червию мозжечка. Долька IX носит название *околоклочок*. Каждая долька мозжечка во внутренних отделах представлена белым веществом, а снаружи покрыта корой.

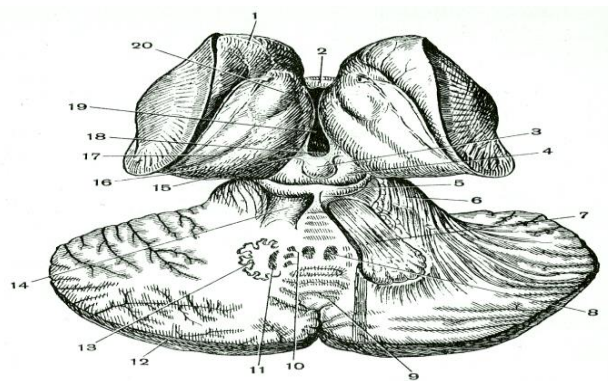


Рис. 4. Подкорковые образования и горизонтальный срез мозжечка на уровне ядер (по М.М. Курепиной и Г.Г. Воккен, 1979)

1 – хвостатое ядро, 2 – колонки свода, 3 – эпифиз, 4 – передние холмы четверохолмия, 5 – задние холмы четверохолмия, 15 – треугольник поводков, 16 – подушка таламуса, 17 – таламус, 18 – задняя спайка, 19 – третий желудочек, 20 – переднее ядро зрительного бугра, структуры мозжечка: 6 – волокна средней ножки мозжечка, 7 – проводящий путь средней ножки мозжечка (отпрепарирован), 14 – верхняя ножка мозжечка, 8 – ядро шатра, 9 – червь, 10 – шаровидное ядро, 11 – пробковидное ядро, 12 – кора полушарий мозжечка, 13 – зубчатое ядро

Мозжечок связан со стволом мозга тремя парами ножек: нижними, средними и верхними. *Нижние мозжечковые ножки* формируются на уровне продолговатого мозга. Они содержат в основном афферентные проводящие пути: задние спинно-мозжечковые, бульбо-мозжечковые, вестибуло-мозжечковые и оливо-мозжечковые тракты.

Средние мозжечковые ножки образованы волокнами, соединяющими структуры мозжечка с ядрами моста. *Верхние мозжечковые ножки* начинаются на уровне границы моста и среднего мозга. Они содержат волокна, идущие в обоих направлениях. Афферентами мозжечка в составе верхних мозжечковых ножек являются передние спинно-мозжечковые тракты. Эфференты направляются как к вышележащим, так и к нижележащим структурам ЦНС.

Кора мозжечка. Кора мозжечка состоит из трёх слоёв нейронов: внешнего молекулярного слоя, ганглионарного (или слоя клеток Пуркинье) и зернистого (или гранулярного) слоя.

Гранулярный слой коры мозжечка является самым внутренним. Он образован, главным образом, телами клеток – зёрен, а также небольшим количеством клеток Гольджи. Рядом с этими клетками проходят миелиновые и лиановидные нервные волокна.

Клетки-зёрна представляют собой мелкие нейроны округлой формы с редкими короткими дендритами (рис. 5). Аксоны этих клеток выходят в молекулярный слой и делятся там Т-образно. В результате деления образуются *параллельные волокна*. Эти волокна идут параллельно извилинам мозжечка на достаточно большие расстояния и образуют синапсы с различными нейронами

коры мозжечка, в частности с корзинчатыми и звёздчатыми клетками молекулярного слоя.

Клетки Гольджи представляют собой крупные нейроны гранулярного слоя (рис. 14). Дендриты этих клеток располагаются в молекулярном слое, а аксоны образуют синапсы с клетками - зёрнами.

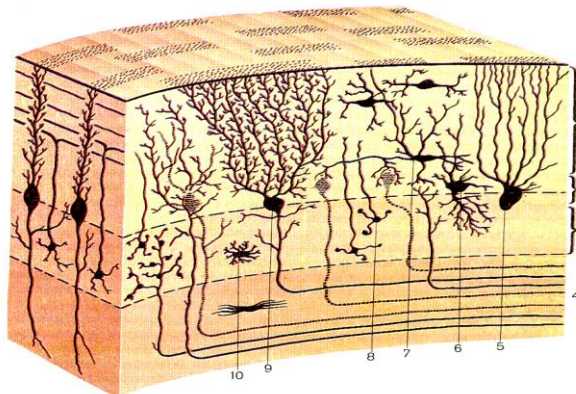


Рис. 5. Схема строения коры мозжечка (по М.Р. Сапину, Г.Л. Билич, 2001)

1 – молекулярный слой, 2 – слой грушевидных нейронов, 3 – зернистый слой, 4 – белое вещество, 5 – глиальная клетка, 6 – клетка Гольджи, 7 – корзинчатая нервная клетка, 8 – клетка – зерно, 9 – ганглиозная нервная клетка (клетка Пуркинье), 10 – астроцит

Мишистые и лиановидные волокна являются основными афферентами коры мозжечка. Мишистые волокна являются аксонами нейронов, лежащих в ядрах ствола мозга. Их окончания образуют синапсы с клетками-зёрнами. Лиановидные волокна образованы отростками клеток нижних олив. Эти волокна образуют синапсы с клетками Пуркинье (второй слой коры), а также с некоторыми другими клетками коры мозжечка.

Ганглионарный слой представлен самыми крупными нейронами мозжечка (рис. 5) – *клетками Пуркинье*. Эти клетки характеризуются телом грушевидной формы и высочайшей степенью ветвления дендритов. Дендриты одной клетки Пуркинье в мозжечке человека занимают объём $350/350/35$ мкм³ при размере тела нейрона 20–25 мкм. Практически все ветвления дендритов клеток Пуркинье располагаются перпендикулярно оси дольки и, пронизывая толщу молекулярного слоя, достигают его поверхности. Аксоны клеток Пуркинье адресованы, главным образом, ядрам мозжечка и вестибулярным ядрам. Практически все нейроны коры мозжечка непосредственно, либо через другие нейроны связаны с клетками Пуркинье.

Молекулярный слой является внешним в коре мозжечка. Он образован двумя типами клеток: *корзинчатыми и звёздчатыми* (рис. 5). Аксоны клеток молекулярного слоя образуют синапсы с клетками Пуркинье.

Вышеописанная схема показывает, что в коре мозжечка сформирована сложная нейронная сеть. Эта сеть характеризуется двумя очень важными свойствами:

Из всех пяти типов клеток, описанных для коры мозжечка, только зернистые клетки гранулярного слоя являются возбуждающими, то есть способными вызывать возбуждение в нейронах, на которых они образуют синапсы. Все остальные типы нейронов коры мозжечка (корзинчатые, звёздчатые, клетки Пуркинье и клетки Гольджи) являются тормозными. Это означает, что они способны предотвращать, либо прекращать возбуждение в постсинаптических нейронах. За счёт большого количества тормозных нейронов кора мозжечка может очень тонко и чётко регулировать процессы возбуждения.

Единственным эфферентом коры мозжечка являются клетки Пуркинье. Нейронная сеть коры построена таким образом, что все импульсы, поступающие в мозжечок, проходят через длинные цепи нейронов и, в конечном итоге, поступают на мембрану клеток Пуркинье.

Описанные свойства коры мозжечка позволяют ему осуществлять тонкую регуляцию мышечного тонуса и точную координацию движений.

Ядра мозжечка. Ядра мозжечка представляют собой скопления серого вещества, расположенные в глубине белого вещества полушарий. Ядра являются парными структурами. В каждом полушарии мозжечка расположено по одному ядру из пары. Различают четыре пары ядер: *зубчатое, пробковидное, шаровидное, ядро шатра*. Ядра мозжечка получают *афференты* в виде аксонов клеток Пуркинье, мшистых и лиановидных волокон. Основная часть *эфферентов* направляется за пределы мозжечка в составе верхних мозжечковых ножек. Они адресованы спинному мозгу, ядрам ретикулярной формации, вестибулярным ядрам, красному ядру среднего мозга, таламусу, базальным ядрам конечного мозга.

Средний мозг. Средний мозг является непосредственным продолжением варолиева моста. В ростральных отделах средний мозг переходит в промежуточный мозг. В среднем мозге различают вентрально расположенные ножки мозга и дорсально расположенную крышу среднего мозга.

Каждая ножка мозга состоит из покрывки и основания. Основание ножки образовано нервными волокнами нисходящего направления. Покрывка ножек мозга содержит главным образом восходящие волокна, среди которых располагаются ядра. На медиальной поверхности каждой ножки находится борозда, из которой выходит глазодвигательный нерв (III пара черепных нервов).

Крыша среднего мозга представлена так называемым четверохолмием. Четверохолмие состоит из двух пар выпуклых образований: крупных передних и более мелких задних холмов. Латерально от каждого из холмов отходят плот-

ные тяжи – ручки холмов, направляющиеся в ростральном направлении в таламус. Полость среднего мозга носит название силвиева водопровода. Сильвиев водопровод представляет собой узкий канал, соединяющий III и IV желудочки. Вокруг сильвиева водопровода располагается *центральное серое вещество*, образованное ретикулярной формацией и некоторыми ядрами (рис. 6).

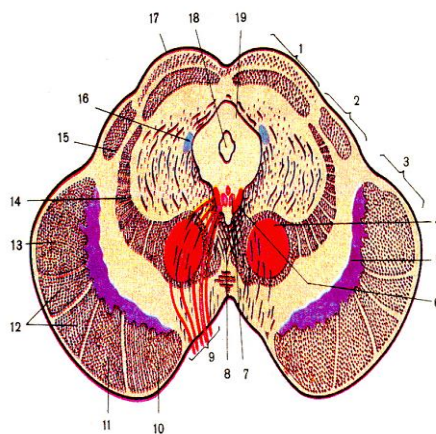


Рис. 6. Поперечный срез среднего мозга (по М.Р. Сапину, Г.Л. Билич, 2001)

1 – крыша среднего мозга, 2 – покрывка среднего мозга, 3 – основание ножки мозга, 4 – красное ядро, 5 – чёрная субстанция, 6 – двигательное ядро глазодвигательного нерва, 7 – парасимпатическое ядро глазодвигательного нерва, 8 – перекрест покрывки, 9 – глазодвигательный нерв, 10 – лобно–мостовой путь, 11 – корково-ядерный (кортико-нуклеарный) путь, 12 - корково-спинномозговой путь (кортико-спинальный) путь, 13 – затылочно-височно-теменно-мостовой путь, 14 – медиальная петля, 15 – ручка заднего холмика, 16 – среднемозговое ядро тройничного нерва, 17 – передний холмик, 18 – водопровод среднего мозга, 19 – центральное серое вещество

Крыша среднего мозга. Крыша среднего мозга представлена четверохолмием: передними и задними холмами.

Передние холмы – парные возвышения, составляющие ростральную часть четверохолмия (рис. 6). Они состоят из тел нейронов, т.е. представляют собой серое вещество. Передние холмы являются подкорковыми центрами зрительной сенсорной системы. *Афференты* передних холмов образованы волокнами зрительного тракта, аксонами нейронов зрительной области коры большого мозга и аксонами нейронов латерального коленчатого тела. *Эфференты* передних холмов направляются к латеральному коленчатому телу, к красным ядрам среднего мозга, к ядрам III и IV пар черепных нервов, а также к ядрам VI и VII пар черепных нервов.

Задние холмы представляют собой каудальную часть крыши среднего мозга (рис. 6). Как и передние холмы, они представляют собой скопление серого вещества. Задние холмы представляют собой подкорковый центр слуховой сенсорной системы. *Афференты* задних холмов поступают в составе латераль-

ной петли от нижележащих слуховых центров, а также от коры большого мозга. *Эфференты* задних холмов направляются к медиальному коленчатому телу, к клеткам передних холмов, к красному ядру, центральному серому веществу и ретикулярной формации среднего мозга.

Среднемозговое ядро тройничного нерва располагается вблизи задне-боковой стенки водопровода. Это ядро располагается на всём протяжении среднего мозга. *Афференты* ядра поступают от проприорецепторов лицевых мышц, а также от рецепторов, находящихся в полости водопровода среднего мозга. *Эфференты* ядра адресованы моторным ядрам V, VII, IX, XI черепных нервов, а также шейным сегментам спинного мозга.

Ножки мозга. Ножки мозга состоят из двух компонентов: вентрально расположенного основания и дорсально расположенной покрывки.

Покрывка ножек среднего мозга образована белым веществом, в котором располагаются ядра серого вещества (рис. 6).

Серое вещество покрывки представлено несколькими парами ядер: красными ядрами, чёрной субстанцией, а также ядрами глазодвигательного (III пара) и блокового (IV пара) черепных нервов. Значительная часть покрывки занята структурами ретикулярной формации. В дорсальных отделах покрывки расположено *центральное серое вещество*, окружающее сильвиев водопровод

Красные ядра (рис. 6) располагаются в вентральных отделах покрывки и имеют вид цилиндрической колонны клеток, протянувшейся по всей длине среднего мозга. Красное ядро состоит из двух частей: каудально расположенной *крупноклеточной части* и рострально расположенной *мелкоклеточной части*.

Афференты красных ядер приходят из нескольких источников. Первая группа афферентов образована аксонами нейронов мозжечковых ядер. Эти нервные волокна приходят к среднему мозгу в составе верхних мозжечковых ножек. Вторая группа афферентов - нервные волокна, приходящие от структур конечного мозга. Третья группа - аксоны некоторых нейронов передних и задних холмов четверохолмия.

Эфференты красных ядер можно разделить на восходящие и нисходящие. Восходящие афференты адресованы ядрам таламуса и базальным ядрам конечного мозга. Нисходящие - представляют собой рубро-бульбарный, рубро-оливарный и рубро-спинальный тракты, направляющиеся к ядрам черепных нервов, располагающимся в продолговатом мозге и мосту, нижним оливам, а также к серому веществу спинного мозга.

Красные ядра являются важным эфферентным элементом экстрапирамидной системы - системы бессознательной регуляции двигательной активности.

Чёрная субстанция представляет собой широкий пласт пигментированных нейронов, располагающихся в вентральных отделах покрышки среднего мозга (рис. 6). Именно чёрная субстанция является границей между покрышкой и основанием ножек мозга. Это ядро включает в себя дорсальную компактную часть и вентральную ретикулярную.

Чёрная субстанция получает *афференты* от гипоталамуса, базальных ядер конечного мозга, некоторых ядер промежуточного мозга. *Эфференты* направляются к базальным ядрам конечного мозга, ядрам таламуса и некоторым ядрам среднего мозга. Чёрную субстанцию принято рассматривать как элемент экстрапирамидной системы.

Ядра глазодвигательного нерва (III пара черепных нервов) представлены двигательным ядром и парасимпатическим ядром Якубовича.

Двигательное ядро лежит ниже водопровода мозга на уровне верхних холмов четверохолмия. Оно достаточно сложно организовано и состоит из нескольких компонентов. Ядро получает *афференты* от вестибулярных ядер и от ядер четверохолмия. *Эфференты* направляются к наружным мышцам глазного яблока (внутренней, нижней и верхней прямым и нижней косой мышцам), а также к мышце, поднимающей верхнее веко. Часть мышц иннервируются ядрами одноимённой стороны, некоторые - ядрами противоположной части среднего мозга. Благодаря работе ядра возможны такие реакции как мигание и движение глазного яблока.

Ядро Якубовича является парасимпатическим ядром III пары черепных нервов (рис. 6). Оно получает *афференты* от передних холмов четверохолмия. *Эфференты* ядра направляются к нейронам периферического ресничного ганглия. Нейроны ресничного ганглия осуществляют иннервацию внутренних мышц глазного яблока - ресничной мышцы, которая изменяет кривизну хрусталика, и мышцы, суживающей зрачок.

Ядро блокового нерва (IV пара черепных нервов) является двигательным ядром. Это ядро получает *афференты* от ядер вестибулярного комплекса и от передних холмов четверохолмия. *Эфференты* ядра иннервируют верхнюю косую мышцу противоположного глаза.

Центральное серое вещество среднего мозга окружает сильвиев водопровод в виде слоя нейронов толщиной около двух миллиметров (рис. 6).

Афференты центрального серого вещества приходят от многих образований ЦНС, относящихся к различным сенсорным системам: зрительной, слуховой, соматосенсорной, вкусовой, болевой и др.

Эфференты центрального серого вещества также достаточно многочисленны. Это структуры конечного мозга, таламуса, гипоталамуса, ретикулярной формации среднего мозга и моста. Функции центрального серого вещества

среднего мозга практически не изучены. Предполагается, что оно имеет отношение к структурам лимбической системы и участвует в формировании голосовых реакций при эмоциональном возбуждении. Существует также гипотеза о роли центрального серого вещества в регуляции полового поведения.

Сводная характеристика ядер среднего мозга приведена в таблице 4.

Таблица 4

Характеристика основных ядер среднего мозга

Ядро	Афферентные связи	Эфферентные связи
Передние холмы четверохолмия	1) от ганглиозных клеток сетчатки 2) от зрительной области коры конечного мозга 3) от латерального коленчатого тела	1) к латеральному коленчатому телу 2) к красному ядру 3) к ядрам глазодвигательного и блокового и тройничного нервов
Задние холмы четверохолмия	от нижележащих слуховых центров (в составе латеральной петли)	1) к медиальному коленчатому телу 2) к передним холмам 3) к красному ядру 4) к центральному серому веществу 5) к ретикулярной формации
Красные ядра	1) от ядер мозжечка (в составе верхних мозжечковых ножек) 2) от структур конечного мозга 3) от передних и задних холмов четверохолмия	1) к ядрам таламуса 2) к базальным ядрам 3) к ядрам черепных нервов уровня продолговатого мозга (в составе рубро-бульбарного тракта) 4) к нижним оливам (в составе рубро-оливарного тракта) 5) к серому веществу спинного мозга (в составе рубро-спинального тракта)
Чёрная субстанция	1) от гипоталамуса 2) от базальных ядер 3) от ядер таламуса	1) к базальным ядрам 2) к ядрам таламуса 3) к ядрам среднего мозга
Двигательное ядро глазодвигательного нерва	1) от вестибулярных ядер 2) от ядер четверохолмия	К внутренней, нижней и верхней прямым, нижней косой мышцам глазного яблока (в составе глазодвигательного нерва)

Ядро	Афферентные связи	Эфферентные связи
Ядро Якубовича (вегетативное ядро глазодвигательного нерва)	от передних холмов четверохолмия	К ресничному ганглию (в составе глазодвигательного нерва)
Двигательное ядро блокового нерва	1) от вестибулярных ядер 2) от передних холмов четверохолмия	К верхней косой мышце глазного яблока (в составе блокового нерва)
Центральное серое вещество	от различных сенсорных структур ЦНС	К структурам конечного мозга, таламуса, гипоталамуса, ретикулярной формации

Белое вещество покрышки представляет собой совокупность проводящих путей. Среди них различают восходящие и нисходящие тракты.

Восходящие проводящие пути преобладают среди нервных волокон покрышки. К ним относятся медиальная петля, спиноталамический тракт и волокна верхних мозжечковых ножек.

Нисходящие проводящие пути представлены медиальным и дорсальным продольными пучками, а также упомянутыми выше руброспинальными, руброоливарными и рубробульбарными трактами. *Медиальный продольный пучок* образован эфферентами стволовых ядер различных уровней головного мозга. Он соединяет ствол мозга с двигательными отделами спинного мозга. *Дорсальный продольный пучок* содержит проводящие пути, связывающие структуры среднего и промежуточного мозга с вегетативными ядрами ствола.

Основание ножек мозга. В составе основания ножек мозга проходят проводящие пути нисходящего направления. Это, главным образом, нервные волокна, идущие от коры конечного мозга: височно- и затылочно-мостовые, пирамидные (корково-спинномозговые), корково-ядерные, лобно-мостовые и лобно-глазодвигательные. Особенность проводящих путей основания ножек заключается в отсутствии переключений на уровне структур среднего мозга.

Промежуточный мозг. Промежуточный мозг является непосредственным продолжением среднего мозга.

Промежуточный мозг состоит из следующих отделов: таламуса, эпиталамуса и гипоталамуса (рис 7). Гипоталамус располагается вентрокаудально относительно таламуса. Эпиталамус примыкает к дорсокаудальной поверхности таламуса.

Полость промежуточного мозга носит название III желудочка. III желудочек является продолжением силвиева водопровода среднего мозга. Рострально III желудочек переходит в полость конечного мозга.

Таламус (зрительный бугор) является самым крупным отделом промежуточного мозга. Он состоит из двух яйцевидных симметричных отделов, соединённых межбугорным сращением.

Заострённый конец зрительного бугра обращён рострально и носит название *бугорка*. Каудальный конец зрительного бугра достаточно массивен и носит название *подушки*. От конечного мозга таламус ограничен волокнами внутренней капсулы и дном центральной части бокового желудочка. Основную массу таламуса составляют ядра. Они достаточно многочисленны и образуют сложную систему связей друг с другом, а также с выше- и нижележащими отделами.

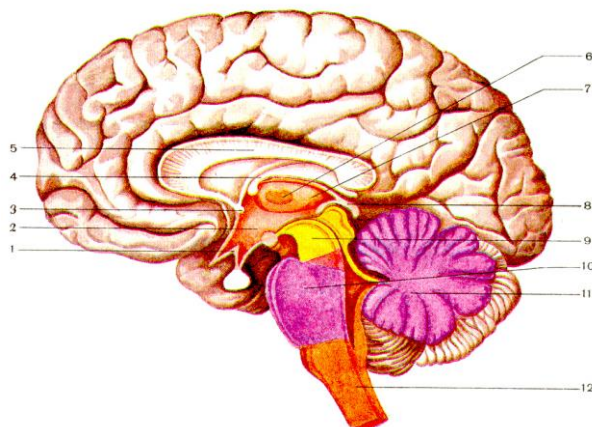


Рис. 7. Промежуточный мозг на срединном продольном срезе головного мозга
(по М.Р. Сапину, Г.Л. Билич, 2001)

1 – гипоталамус, 2 – полость третьего желудочка, 3 – передняя (белая) спайка, 4 – свод мозга, 5 – мозолистое тело, 6 – межталамическое сращение, 7 – таламус, 8 – эпиталамус, 9 – средний мозг, 10 – мост, 11 – мозжечок, 12 – продолговатый мозг

Ядра таламуса принято классифицировать по двум принципам. Первый, топографический принцип, позволяет разделить их на три отдела: передний, медиальный и латеральный.

Передний отдел таламуса занимает область таламического бугорка. У человека этот отдел представлен тремя ядрами: *передневентральным*, *переднедорсальным* и *переднемедиальным*. Основные *афференты* этих ядер образованы нейронами мамиллярных тел гипоталамуса, а также нейронами гиппокампа и некоторых других отделов конечного мозга. *Эфференты* передней группы ядер направляются в лимбическую область коры и в область гиппокампа.

Медиальный отдел таламуса включает в себя *медиодорсальное ядро* и *вентральное медиальное ядро*. Эти ядра получают *афференты* из разных структур мозга, в том числе ядер шва, миндалевидного тела, гипоталамуса, гиппокампа, коры лобной доли полушарий большого мозга. *Эфференты* адресованы фронтальной области коры. Вентральное медиальное ядро принято рассматривать как часть лимбической системы.

Латеральный отдел таламуса включает латеральную, вентральную и заднюю группы ядер.

Латеральная группа латерального отдела представлена латеральным задним и латеральным дорсальным ядрами. Они получают *афференты* от сенсорных ядер таламуса и ядер переднего отдела. *Эфференты* адресованы, главным образом, теменной области коры больших полушарий.

Вентральная группа латерального отдела представлена вентральным латеральным, вентральным передним и вентральным задним ядрами.

Вентральное латеральное и вентральное переднее ядра очень близки по строению, расположению и выполняемым функциям. *Афференты* этих ядер образованы спинно-таламическими и мозжечково-таламическими трактами, а также волокнами от некоторых базальных ядер. *Эфференты* ядер направляются к моторным зонам коры больших полушарий. Таким образом, указанные два ядра получают сенсорную информацию по волокнам спинно-таламического тракта, связаны со структурами, участвующими в обработке проприоцептивной информации и регуляции мышечного тонуса (базальные ядра, мозжечок), и с моторными (двигательными) зонами коры.

Заднее вентральное ядро объединяет в своём составе несколько ядер. Структуры этого ядра получают *афференты* от образований ствола и спинного мозга. По *афферентам* в заднее вентральное ядро поступает соматическая и вестибулярная сенсорная информация. *Эфференты* ядра адресованы соматосенсорной области коры.

Для ядер вентральной группы латерального отдела характерен *соматотопический принцип организации* - нервные волокна, приходящие от различных областей тела, проецируются в различные структуры.

Задняя группа латерального отдела включает в себя ядра подушки и образования метаталамуса (латеральное и медиальное коленчатые тела).

Ядра подушки получают большое число *афферентов* от структур соматосенсорной и зрительной систем, височной и лобной областей коры. *Эфференты* адресуются теменной, затылочной, височной и лобной областям коры.

Латеральное коленчатое тело представляет собой комплекс из нескольких ядер. Латеральное коленчатое тело получает *афференты* непосредственно в виде волокон зрительного тракта, а также в составе трактов, идущих от передних холмов четверохолмия. *Афференты*, получаемые от зрительного тракта, характеризуются строгой *ретинотопической организацией*. Это означает, что информация от различных областей сетчатки поступает в строго определённые зоны латерального коленчатого тела. Причём доминирующим является представление контрлатерального глаза. *Эфференты* латерального коленчатого тела направляются в зрительную зону коры больших полушарий, к некоторым

таламическим ядрам, ядрам гипоталамуса и ретикулярной формации среднего мозга.

Медиальное коленчатое тело является таламическим отделом слуховой сенсорной системы. *Афференты* медиального коленчатого тела приходят из нижележащих слуховых центров. Большинство из этих входов несут информацию от контрлатерального уха. Клетки медиального коленчатого тела имеют строгую тонотопическую организацию. *Эфференты* направляются в первичную слуховую область коры, а также к задним холмам и некоторым таламическим ядрам.

Сводная характеристика ядер таламуса в соответствии с их топографической классификацией приведена в таблице 5.

Таблица 5

Характеристика основных ядер таламуса

Ядро	Афферентные связи	Эфферентные связи
Передний отдел таламуса		
Передневентральное, переднедорсальное и переднемедиальное ядра	1) от мамиллярных тел гипоталамуса 2) от гиппокампа	в лимбическую кору и гиппокамп
Медиальный отдел таламуса		
Медиодорсальное и вентральное медиальное ядра	1) от ядер шва 2) от миндалевидного тела 3) от гипоталамуса 4) от гиппокампа 5) от коры лобной доли	к коре лобной доли
Латеральная группа ядер латерального отдела таламуса		
Латеральное заднее и латеральное дорсальное ядра	от других ядер таламуса	к коре теменной доли
Вентральная группа ядер латерального отдела таламуса		
Вентральное латеральное и вентральное переднее ядра	1) от спинного мозга (в составе спинно-таламических трактов) 2) от мозжечка (в составе мозжечково-таламических трактов) 3) от базальных ядер	к моторной зоне коры
Заднее вентральное ядро	1) от ядер ствола (в составе бульбо-таламических трактов) 2) от серого вещества спинного мозга (в составе спинно-таламических трактов)	к соматосенсорной зоне коры

Ядро	Афферентные связи	Эфферентные связи
Задняя группа ядер латерального отдела таламуса		
Ядра подушки	1) от различных структур соматосенсорной и зрительной систем 2) от коры височной и лобной долей	к коре теменной, затылочной, височной и лобной долей
Латеральное коленчатое тело	1) от ганглиозных клеток сетчатки 2) от передних холмов четверохолмия	1) к коре затылочной доли (зрительная зона) 2) к ядрам таламуса и гипоталамуса 3) к ретикулярной формации
Медиальное коленчатое тело	от нижележащих слуховых центров	1) к коре височной доли (слуховая зона) 2) к задним холмам 3) к ядрам таламуса

Второй принцип, морфофункциональный, различает *проекционные, ассоциативные и неспецифические* ядра таламуса.

Проекционные ядра таламуса характеризуются чёткой пространственной организацией афферентов и строгой корковой направленностью эфферентов. В зависимости от того, в какую область коры направлены эти эфференты, различают *сенсорные, моторные и лимбические* проекционные ядра. Общей функцией проекционных ядер таламуса является проведение сенсорной афферентации в определённые области коры больших полушарий.

Проекционные сенсорные ядра получают поток афферентной информации от зрительных, слуховых и соматических рецепторов соответственно. Эфференты этих ядер направляются в соответствующие отделы коры больших полушарий. Клетки сенсорных ядер характеризуются ретино-, тоно- и соматотопической организацией. Черты указанной упорядоченности сохраняются и при распределении эфферентов в коре больших полушарий.

Проекционные моторные ядра получают афференты от различных подкорковых моторных структур (мозжечка, некоторых базальных ядер и др.). Их эфференты проецируются в сенсомоторную область коры.

Проекционные лимбические ядра участвуют в передаче информации между отделами лимбической системы.

Ассоциативные ядра в отличие от проекционных имеют огромное количество источников афферентации, происходящих из различных отделов мозга. Эфференты ядер этой группы адресованы так называемым ассоциативным областям коры больших полушарий.

Неспецифические ядра таламуса представляют собой крайне неоднородную по составу группу ядер. Они получают афференты от подкорковых отделов различных сенсорных систем. Афференты ядер этой группы направляются в различные области коры больших полушарий. Однако строение и структура связей этих ядер принципиально отличаются от выше описанных групп. По структурно-функциональным чертам неспецифические ядра таламуса в большей мере сходны с ядрами ретикулярной формации. Поэтому некоторые ядра этой группы часто расценивают как ростральный отдел ретикулярной формации.

Таким образом, таламус является промежуточным этапом передачи практически любой сенсорной информации в кору больших полушарий и его можно считать высшим подкорковым центром чувствительности.

Гипоталамус занимает самое вентральное положение из всех отделов промежуточного мозга (рис. 7). Анатомически в гипоталамусе выделяют несколько внешне различимых образований. В центральной части гипоталамуса располагаются так называемые сосцевидные (мамиллярные) тела. Ростральнее от них расположен серый бугор. Серый бугор книзу переходит в воронку, на конце которой находится гипофиз.

Гистологически в составе гипоталамуса различают ядра, области с наибольшей плотностью скопления нейронов, и поля-зоны с диффузно расположенными нейронами. Среди нейронов гипоталамуса встречаются нейросекреторные клетки. Они образуют синапсы с капиллярами гипоталамуса и способны выделять биологически активные вещества в кровоток.

В гипоталамусе принято выделять три структурные зоны: перивентрикулярную, медиальную и латеральную.

Перивентрикулярная зона гипоталамуса представляет собой узкую полосу нейронов, примыкающую к стенке III желудочка. В составе зоны выделяют два основных типа нейронов.

Первый тип - нейросекреторные клетки, вырабатывающие рилизинг-факторы. Рилизинг-факторы транспортируются по аксонам и выделяются в капиллярное русло. С током крови они транспортируются в переднюю долю гипофиза, где регулируют выработку гормонов. Нейросекреторные клетки сосредоточены главным образом в пределах *ядра воронки*.

Второй тип нейронов перивентрикулярной зоны получает прямые афференты от сетчатки.

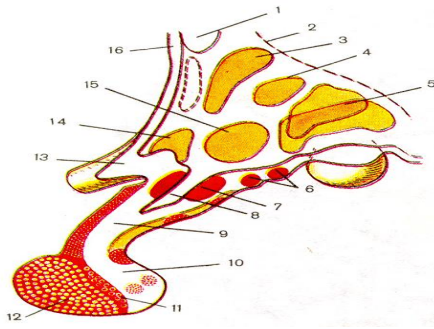


Рис. 8. Схема расположения ядер гипоталамуса. Сагиттальный разрез
(по М. Р. Сапину, Г. Л. Билич, 2001)

1 – передняя спайка, 2 – гипоталамическая борозда, 3 – паравентрикулярное (околожелудочковое ядро), 4 – верхнемедиальное ядро, 5 – заднее ядро, 6 – ядра серого бугра, 7 – ядро воронки, 8 – углубление воронки, 9 – воронка гипофиза, 10 – задняя доля гипофиза (нейрогипофиз), 11 – промежуточная часть гипофиза, 12 – передняя доля гипофиза (аденогипофиз), 13 – зрительный перекрест (хиазма), 14 – супраоптическое (надзрительное) ядро, 15 – нижнемедиальное ядро, 16 – терминальная пластинка

Медиальная зона гипоталамуса состоит из нескольких ядер (рис. 8). *Супраоптическое и паравентрикулярное ядра* характеризуют наличием большого числа нейросекреторных клеток. Аксоны этих нейронов образуют мощный гипоталамо-гипофизарный тракт, достигающий задней доли гипофиза. Там из нервных окончаний выделяются в кровоток гормоны вазопрессин и окситоцин. *Супрахиазматическое ядро* располагается непосредственно над перекрестом зрительных нервов. Нейроны ядра получают прямые афференты от сетчатки, а также от латеральных коленчатых тел. Эфференты супрахиазматического ядра адресованы эпифизу. Предполагается, что функция данного ядра заключается в регуляции биологических ритмов.

Ядра сосцевидных (мамиллярных) тел получают большую часть афферентов от нейронов гиппокампа. Эфференты же их направляются к ядрам таламуса и к лимбической коре.

Латеральная зона гипоталамуса содержит несколько ядер. Самыми крупными из них являются *ядра серого бугра*.

Функции гипоталамуса очень сложны и многообразны. Это регуляция обмена веществ и гомеостаза, регуляция мотивационно-эмоциональных процессов и биологических ритмов.

Эпиталамус располагается дорсокаудально относительно таламуса (рис. 7). Этот отдел промежуточного мозга представлен *эпифизом* и *поводками*.

Эпифиз образован клетками - *пинеалоцитами*, синтезирующими мелатонин и некоторые другие биологически активные вещества. Функции эпифиза заключаются в регуляции биологических ритмов и процессов роста и развития.

Поводки содержат в своих основаниях по две пары ядер поводков. Каждый поводок имеет медиальное и латеральное ядра. Ядра поводков получают *афференты* от лимбической системы, от образований таламуса и гипоталамуса, а также от базальных ядер. *Эфференты* адресованы к ядрам среднего мозга.

Конечный мозг состоит из двух *полушарий большого мозга*, отделённых друг от друга продольной щелью. Полушария соединяются друг с другом тремя структурами: *мозолистым телом, передней, задней спайками и спайкой свода*.

Полушария большого мозга образованы серым и белым веществом. Серое вещество образовано скоплениями тел нейронов и дендритов. Серое вещество полушарий формирует следующие структуры: поверхностно расположенную кору полушарий и базальные ядра, находящиеся в глубине белого вещества. Белое вещество заполняет пространство между корой и базальными ядрами, а также образует структуры, соединяющие правое и левое полушария (см. выше).

Полушария большого мозга имеют полости – боковые желудочки. Они являются продолжениями третьего желудочка.

В каждом полушарии выделяют три полюса – лобный, затылочный и височный, три края – верхний, нижний и медиальный, и три поверхности – верхнелатеральную, медиальную и нижнюю.

Поверхности полушария имеют углубления – борозды. Крупные борозды делят полушария на доли. *Центральная борозда (роландова борозда)* отделяет лобную долю от теменной. *Латеральная борозда (сильвиева борозда)* – височную от лобной и теменной. *Теменно-затылочная борозда* – теменную долю от затылочной. В глубине роландовой борозды располагается островковая доля. Таким образом, в полушариях большого мозга можно выделить пять долей: *лобную, височную, теменную, затылочную и островковую*.

Помимо названных выше борозд на поверхности полушарий есть и мелкие борозды. Они делят поверхности долей на извилины.

Рассмотрим структуру поверхностей больших полушарий.

Верхнелатеральная поверхность полушария (рис 9.) характеризуется чётким разграничением отдельных долей.

Лобная доля расположена в переднем отделе полушария. Она ограничена снизу *латеральной бороздой*, а сзади – *центральной бороздой*. Спереди от центральной борозды находится *предцентральная извилина*. Между центральной и предцентральной бороздами расположена *предцентральная извилина*. Вперёд от предцентральной борозды направляются *верхняя и нижняя лобные борозды*. Над верхней лобной бороздой лежит *верхняя лобная извилина*. Между верхней и нижней лобными бороздами – *средняя лобная извилина*. Книзу от нижней лобной борозды расположена *нижняя лобная извилина*.

Теменная доля ограничена спереди *центральной бороздой*, снизу - *задней ветвью латеральной борозды*, сзади - *теменно-затылочной бороздой*. Позади центральной борозды, практически параллельно ей, проходит *постцентральная борозда*. Между центральной и постцентральной бороздами располагается *постцентральная извилина* (рис. 9). Вверху она переходит на медиальную поверхность полушария, где соединяется с *предцентральной извилиной* лобной доли, образуя *предцентральную дольку*. На верхнелатеральной поверхности полушария внизу постцентральная извилина также переходит в *предцентральную извилину*.

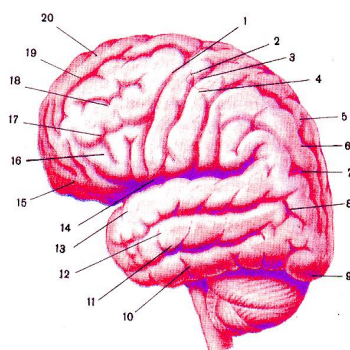


Рис. 9. Верхнелатеральная поверхность полушарий большого мозга
(по М. Р. Сапину, Г. Л. Билич, 2001)

1 – предцентральная борозда, 2 – предцентральная извилина, 3 – центральная борозда, 4 – постцентральная извилина, 5 – верхняя теменная долька, 6 – внутритеменная борозда, 7 – нижняя теменная долька, 8 – угловая извилина, 9 – затылочный полюс, 10 – нижняя височная извилина, 11 – нижняя височная борозда, 12 – средняя височная извилина, 13 – верхняя височная извилина, 14 – латеральная (боковая борозда), 15 – лобная доля, 16 – нижняя лобная извилина, 17 – нижняя лобная борозда, 18 – средняя лобная извилина, 19 – верхняя лобная борозда, 20 – верхняя лобная извилина

Назад от постцентральной извилины отходит *внутритеменная борозда*, параллельная верхнему краю полушария. Кверху от внутритеменной борозды расположена *верхняя теменная долька*, книзу - *нижняя теменная долька* (рис. 9).

Затылочная доля имеет самые малые размеры. Она расположена позади теменно-затылочной борозды. Эта доля разделена на извилины несколькими мелкими бороздами. Из них самая крупная - *поперечная затылочная борозда*.

Височная доля отделена от лобной и теменной долей латеральной бороздой (рис. 9). Параллельно латеральной борозде в височной доле проходят *верхняя и нижняя височные борозды*. Между латеральной бороздой и верхней височной бороздой располагается *верхняя височная извилина*. Между верхней и нижней височными бороздами - *средняя височная извилина*. Под нижней височной бороздой - *нижняя височная извилина* (рис. 9). На верхней поверхности

верхней височной извилины имеются несколько слабо выраженных поперечных извилин. Они называются *извилинами Гешле*.

Островковая доля (островок) располагается в глубине латеральной борозды. Он прикрыт участками лобной, теменной и височной долей. От окружающих отделов мозга островок прикрыт глубокой *круговой бороздой*.

Медиальная поверхность полушария. Медиальная поверхность полушария большого мозга образована всеми долями, кроме островковой (рис. 10).

Границы между отдельными долями на медиальной поверхности полушария выражены нечётко. *Борозда мозолистого тела* огибает мозолистое тело, отделяя его от *поясной извилины* (рис. 10). Борозда мозолистого тела направляется книзу и кпереди и продолжается в *борозду гиппокампа* (рис. 10). *Поясная борозда* ограничивает сверху поясную извилину. Она начинается кпереди и книзу от клюва мозолистого тела и направляется параллельно борозде мозолистого тела. На уровне валика мозолистого тела от поясной борозды отходит её краевая часть, а сама борозда продолжается в *подтеменную борозду*. Краевая часть поясной борозды сзади ограничивает *околоцентральной дольку*, а спереди – *предклинье* (рис. 10). Книзу и кзади поясная извилина переходит в *парагиппокампальную извилину* (рис. 10). Последняя заканчивается крючком и ограничена сверху *бороздой гиппокампа*. Поясную извилину и парагиппокампальную извилину объединяют под названием *сводчатой извилины*. В глубине борозды гиппокампа расположена *зубчатая извилина*.

Нижняя поверхность полушария большого мозга. Нижняя поверхность полушария большого мозга имеет достаточно сложный рельеф (рис. 10). Здесь, как и на медиальной поверхности, отсутствуют чёткие границы между долями. На нижней поверхности лобной доли располагается *обонятельная борозда*. Медиально от неё находится *прямая извилина*. Латерально лежат *глазничные извилины*.

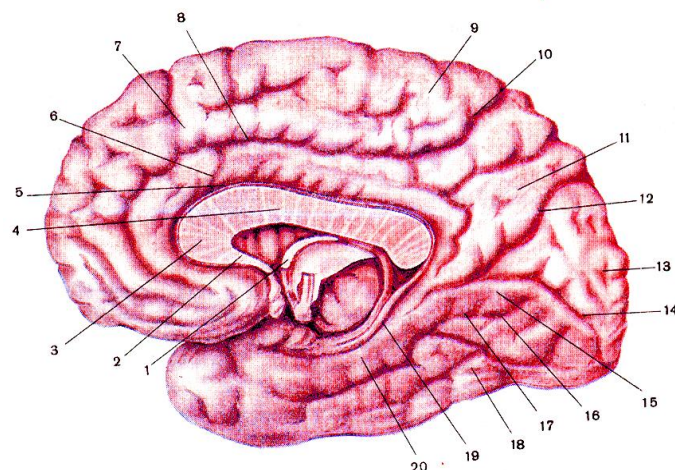


Рис. 10. Медиальная и нижняя поверхности правого полушария большого мозга
(по М. Р. Сапину, Г. Л. Билич, 2001)

1 – свод, 2 – клюв мозолистого тела, 4 – ствол мозолистого тела, 5 – борозда мозолистого тела, 6 – поясная извилина, 7- верхняя лобная извилина, 8 – поясная борозда, 9 – парацентральная долька, 10 – поясная борозда, 11 – предклинье, 12 – теменно-затылочная борозда, 13 – клин, 14 – шпорная борозда, 15 – язычная извилина, 16 – медиальная затылочно-височная извилина, 17 – затылочно-височная борозда, 18 – латеральная затылочно-височная извилина, 19 – борозда гиппокампа, 20 – парагиппокампальная извилина

В области височной и затылочной долей находится *затылочно-височная борозда* (рис. 10). Медиально от неё расположена *язычная извилина* (рис. 10). Затылочно-височная борозда переходит на нижнюю поверхность височной доли, где разделяет *парагиппокампальную* и *медиальную затылочно-височную извилины* (рис. 10). С латеральной стороны от указанной борозды лежит *латеральная затылочно-височная извилина* (рис. 10). Кпереди от затылочно-височной борозды расположена *носовая борозда*. Она ограничивает передний конец парагиппокампальной борозды - *крючок*.

На медиальной и нижней поверхностях полушарий находится ряд образований, относящихся к *лимбической системе*.

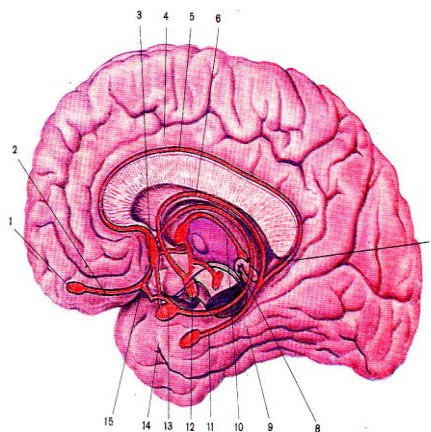


Рис. 11. Структуры лимбической системы головного мозга
(по М. Р. Сапину, Г. Л. Билич, 2001)

1 – обонятельная луковица, 2 – обонятельный тракт, 3 – обонятельный треугольник, 4 – поясная извилина, 5 – серый покров, 6 – свод, 7 – перешеек поясной извилины, 8 – терминальная полоска, 9 – парагиппокампальная извилина, 10 – мозговая полоска таламуса, 11 – гиппокамп, 12 – сосцевидное (мамиллярное) тело, 13 – миндалевидное тело, 14 – крючок, 15 – паратерминальная извилина

Лимбическая система – это совокупность структур, отвечающих за эмоциональные реакции человека на внешние стимулы и формирующих поведение на основе доминирующих мотиваций.

В состав лимбической системы включают *поясную, парагиппокампальную, зубчатую извилины, обонятельную луковицу, обонятельный треугольник, обонятельный тракт, переднее продырявленное вещество, сосцевидные тела, миндалину, септальные ядра и некоторые ядра таламуса*. Отдельные элементы лимбической системы представлены на рисунке 11.

Особенностью структурно-функциональной организации лимбической системы является наличие большого числа различных сенсорных *афферентов*. *Эфференты* лимбической системы направляются главным образом к гипоталамусу, центральному серому веществу и миндалине. Связь лимбической системы с гипоталамусом обеспечивает возможность её воздействия на вегетативные процессы. Связь с центральным серым веществом играет роль в формировании звукового эмоционального ответа в соответствии с вегетативным состоянием организма. Связь с миндалиной обуславливает опосредованное влияние лимбической системы на структуры новой коры.

В зависимости от эволюционного возраста принято выделять *древнюю, старую и новую кору*. Последняя составляет основной объём коры (95,6%).

Древняя кора. Древняя кора занимает в полушарии вентральное положение и ограничена от латеральной поверхности носовой бороздой. В большинстве отделов старой коры отсутствует разделение на слои. К древней коре отно-

сят обонятельную луковицу и так называемые обонятельные зоны коры. *Обонятельную кору* делят на три зоны: латеральную, промежуточную и медиальную.

Латеральная обонятельная область включает в себя участки коры вблизи носовой борозды (энторинальная кора), переднюю часть парагиппокампальной извилины, полулунную извилину, а также латеральную обонятельную извилину.

Медиальная и промежуточная обонятельные области образованы областью обонятельного треугольника, передним продырявленным веществом и септальной областью.

Афференты в структуры древней коры поступают в составе проводящих путей обонятельной сенсорной системы. *Эфференты* направляются в различные зоны мозга как вышележащие, так и нижележащие.

Функционально древняя кора выполняет функцию обонятельного мозга. Её отделы являются центральным звеном обонятельной сенсорной системы.

Старая кора. Старая кора занимает дорсомедиальные отделы полушарий. Этот тип коры представлен структурами гиппокампа. В составе гиппокампа выделяют три отдела: *зубчатую извилину, аммонов рог и субикулум*. В мозге человека гиппокамп представляет собой С-образную структуру, образующую в проекции на стенку полушария почти полный круг.

Клеточная организация гиппокампа достаточно сложна. В некоторых его зонах клетки образуют несколько слоёв.

Связи гиппокампа многочисленны. *Афференты*, поступающие в него, адресованы главным образом зубчатой извилине и аммониеву рогу. Афференты гиппокампа приходят от многочисленных образований конечного мозга, а также от стволовых структур. Большинство афферентов поступают через энторинальную кору. Значительная часть *эфферентов* сформирована нейронами субикулума. Они адресованы главным образом энторинальной коре. Нейроны энторинальной коры опосредуют связи гиппокампа с другими областями мозга.

Функции гиппокампа изучены крайне недостаточно. Этому отделу коры отводится важная роль в процессах обучения и памяти. Предполагается, что роль гиппокампа заключается в обеспечении процесса консолидации, то есть перевода информации из краткосрочной памяти в долговременную.

Новая кора. Новая кора занимает большую часть поверхности полушарий большого мозга. Её площадь составляет около 1500 см². На поверхности извилин находится только около 30% новой коры. Основная её часть скрыта в глубине борозд.

Новая кора имеет во всех отделах слоистое строение благодаря упорядоченному расположению клеточных тел и волокон. Большую часть коры состав-

ляют нервные клетки, разнообразных размеров и форм. Слои различаются по размерам, соотношению разных форм нейронов, организации межнейронных связей. Помимо клеток в коре больших полушарий имеются и нервные волокна. Они делятся на три группы: *проекционные* (соединяют кору с нижележащими отделами мозга), *комиссуральные* (соединяют между собой участки коры обоих полушарий) и *ассоциативные* (соединяют участки коры в пределах одного полушария).

Упорядоченность расположения нейронов в коре больших полушарий принято обозначать термином цитоархитектоника.

Рассмотрим цитоархитектонику коры больших полушарий у человека (рис. 12).

В ней выделяют семь слоёв (снаружи - внутрь):

Слой I, молекулярный, зональный или плексиформный. Содержит небольшое количество мелких ассоциативных нейронов. Большую часть слоя составляют волокна, идущие параллельно поверхности коры. Эти волокна являются отростками нейронов нижележащих слоёв. Первый слой обеспечивает межнейронные связи многочисленных клеток разных слоёв. В связи с этим его рассматривают как основное синаптическое поле коры.

Слой II, наружный зернистый, образован множеством мелких мультиполярных нейронов. Дендриты их направляются в молекулярный слой, а аксоны - в белое вещество, либо также в молекулярный слой, где проходят параллельно поверхности коры. Именно к нейронам наружного зернистого слоя приходят многочисленные комиссуральные и ассоциативные волокна.

Слой III, наружный пирамидный, содержит нейроны пирамидной формы. Размер тел этих нейронов увеличивается с глубиной. *Афферентами* данного слоя являются ассоциативные волокна. *Эфферентами* - ассоциативные и комиссуральные волокна.

Слой IV, внутренний зернистый, образован мелкими звездчатыми нейронами. Эти клетки имеют короткие аксоны, заканчивающиеся на нейронах нижних слоёв. Большая часть *афферентов* коры, приходящих из таламуса, образуют синапсы с клетками именно этого слоя.

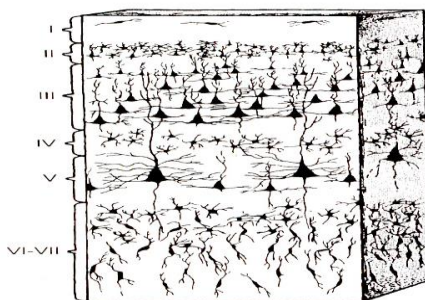


Рис. 12. Цитоархитектура новой коры

I – молекулярный слой, II – наружный зернистый слой, III – наружный пирамидный слой, IV – внутренний зернистый слой, V – внутренний пирамидный слой, VI и VII – мультиформные слои

Слой V, внутренний пирамидный, содержит крупные пирамидные клетки. Наибольших размеров эти клетки достигают в предцентральной извилине, где получают название гигантских пирамидных клеток Беца. Дендриты этого слоя коры достигают молекулярного слоя, а аксоны дают начало большей части корковых проекционных эфферентов.

Слои VI и VII, мультиформные, образованы клетками разных форм. Дендриты этих клеток достигают молекулярного слоя, а аксоны образуют различные комиссуральные, проекционные и ассоциативные волокна.

Таким образом, для многих слоёв коры характерна определённая функциональная роль. Основной объём афферентов, поступающих в любое поле новой коры, адресован гранулярным слоям. При этом наружный гранулярный слой получает афференты от коры, а внутренний гранулярный – от таламуса. Эфференты коры сформированы главным образом аксонами нейронов пирамидных слоёв: ассоциативные и комиссуральные эфференты идут от пирамид слоя III, нисходящие проекционные эфференты – от клеток слоя V.

В различных областях коры слои сильно варьируют по своей выраженности. Так, в ассоциативных областях коры очень выражен слой III. В моторной области коры не выражен слой IV, но развит слой V. В сенсорных зонах коры напротив, слой IV очень широкий.

На основании изучения особенностей цитоархитектоники в различных участках коры полушарий большого мозга К. Бродман в 1903-1909 гг. выделил в коре большого мозга 52 цитоархитектонических поля (рис. 13).

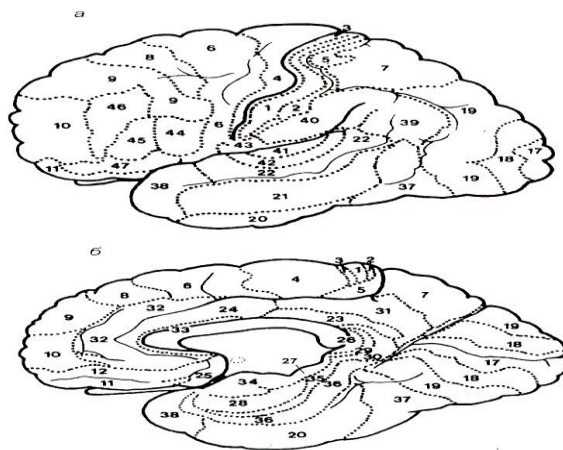


Рис. 13. Цитоархитектоническая карта полей коры полушарий большого мозга по К. Бродману (по Brodmann, 1909)

а- латеральная поверхность полушария, б – медиальная поверхность полушария

Структурно-функциональная характеристика новой коры

Отдельные поля коры большого мозга различаются как по цитоархитектонике, так и по своему функциональному значению. По структурно-функциональному принципу принято различать первичные, вторичные и третичные (ассоциативные) поля. Первичные и вторичные поля входят в состав отделов коры, связанных с функционированием отдельных сенсорных систем. Первичные поля получают прямые афференты от ядер таламуса. Вторичные – как от ядер таламуса, так и от первичных полей. Как правило, корковое представительство того или иного анализатора включает одно первичное поле и несколько вторичных. Первичное поле ответственно за непосредственное восприятие данного сенсорного стимула, тогда как вторичные обуславливают реализацию более сложных функций, связанных с данным видом чувствительности. Ассоциативные поля характеризуются связями с ассоциативными ядрами таламуса, а также большим количеством корково-корковых связей.

Ассоциативные области новой коры нельзя связать с какими-либо конкретными сенсорными или моторными системами. Эти области участвуют в формировании наиболее сложных поведенческих реакций, протекающих с сопряжением разных видов чувствительности и включением механизмов памяти.

Рассмотрим характеристики основных функциональных зон.

Соматосенсорная зона располагается в постцентральной извилине и занимает заднюю стенку центральной борозды. Она включает в себя первичное поле 3 и несколько вторичных полей в соответствии с классификацией Бродмана. *Афференты* данных полей приходят от ядер таламуса и несут сенсорную информацию общей чувствительности. Для организации данной зоны характерны две особенности. Во-первых, в данное поле приходят афференты от контрлатеральных (противоположных) областей тела. Во-вторых, для данного

поля характерна соматотопическая организация (рис.14). Другими словами, каждый участок тела человека проецируется в определённый участок соматосенсорной зоны коры.

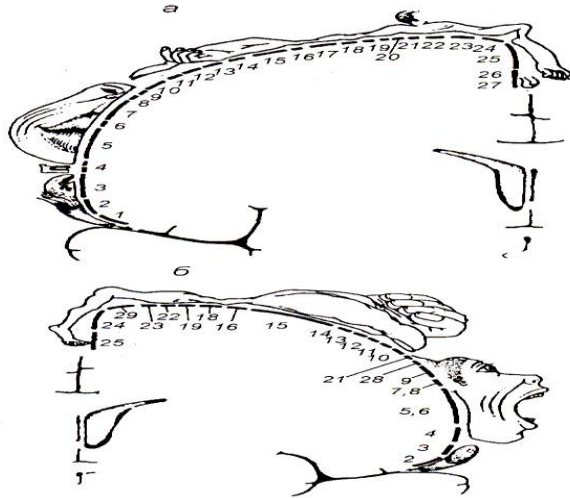


Рис. 14. Соматотопическая организация первичной соматосенсорной и моторной областей коры (по Penfield, Ramussen, 1950)

а- соматотопическая организация первичной соматосенсорной области коры («сенсорный гомункулус» Пенфилда); б – соматотопическая организация первичной моторной области коры («моторный гомункулус» Пенфилда).

1 – внутренние органы, 2 – глотка, 3 – язык, 4 – зубы и челюсти, 5 – 9 - лицо: нижняя (5) и верхняя (6) губа, щека (7), нос (8), глаз (9); 10 – 14 – пальцы руки: большой (10), указательный (11), средний (12), безымянный (13), мизинец (14); 15 - пясть, 16 – запястье, 17 – предплечье, 18 – локоть, 19 – плечо, 20 – голова, 21 – шея, 22 – туловище, 23 – 26 – нога: бедро (23), голень (24), стопа (25), пальцы ноги (26); 27 - половые органы, 28 - брови, 29 – колено

При этом области представительства кисти руки и лица занимают более половины поверхности поля. Соматотопическая организация соматосенсорной зоны отражена на рисунке 14.

Эфференты данного поля связывают его с другими полями коры.

Моторная зона располагается в предцентральной извилине по передней стенке центральной борозды. Она также включает в себя несколько citoархитектонических полей. Функциональное значение этой области двояко. С одной стороны, оно является первичной моторной областью. С другой стороны, в данной зоне находится корковое представительство проприоцептивной системы. *Афференты* приходят к клеткам данного поля от ядер таламуса, из соматосенсорной зоны, а также из других полей новой коры, имеющих отношение к реализации моторной функции. *Эфференты* этого поля образуют прямые синаптические контакты с двигательными нейронами спинного мозга. Стимуляция моторной коры приводит к активации определённых групп мышц. Рассматриваемое поле имеет две структурно-функциональные особенности. Во-первых,

его эфференты обеспечивают иннервацию мышц противоположной стороны тела. Во-вторых, поле соматотопически организовано (рис. 14).

Зрительная зона окружает так называемую борозду птичьей шпоры (шпорную борозду) и располагается на медиальной поверхности затылочной доли полушарий. В этой области находится корковое представительство зрительной сенсорной системы. Основные афференты зрительная кора получает от латерального коленчатого тела. Для рассматриваемой зоны присуща ретинопическая организация: каждый участок сетчатки проецируется в конкретную зону зрительной коры. Зрительная зона коры правого полушария получает афферентацию от правых половин сетчаток правого и левого глаз, левого полушария - от левых половин сетчаток.

Слуховая зона находится на дне латеральной, или сильвиевой, борозды по верхней поверхности верхней височной извилины. Она является центральным отделом слуховой сенсорной системы. *Афференты* слуховой зоны приходят от медиального коленчатого тела. Они несут информацию от контрлатерального уха и характеризуются тонотопической организацией.

Ассоциативные области коры. Третичные, или ассоциативные поля занимают более половины всей поверхности полушарий и относятся к эволюционно наиболее молодым отделам. Выделяют *лобную, теменную и височную ассоциативные области*.

Лобная ассоциативная область является наиболее обширной ассоциативной зоной новой коры. У человека она занимает около 25% всей поверхности полушарий. Она получает *афференты* от медиодорсального ядра таламуса и от большого числа корковых образований. *Эфференты* лобной ассоциативной области направляются также ко многим полям коры большого мозга. Главной особенностью рассматриваемой области являются её обширные корково-корковые связи.

Предполагается, что лобная ассоциативная область принимает участие в формировании самых сложных поведенческих реакций человека. Поражение лобной ассоциативной области приводит к нарушениям в психической сфере, известным под названием лобного синдрома. Лобный синдром проявляется в нарушении внимания, утрате способности планировать свои действия и предвидеть их результаты, что приводит к неадекватному поведению больных в обществе.

Теменная ассоциативная область располагается каудально от соматосенсорных зон коры. Она получает *афференты* от латерального дорсального и латерального заднего ядер таламуса, а также от ядер подушки таламуса. Большое количество афферентов приходят и от других зон коры большого мозга. *Эфференты* теменной ассоциативной области носят корково-корковый характер.

Повреждение верхней части теменной ассоциативной области приводит к нарушению стереогнозиса - способности определять предметы на ощупь. Поражение нижних отделов рассматриваемой зоны вызывает агнозию - неспособность опознать сенсорные воздействия и, как следствие, моторную апраксию - неспособность выполнять какое-либо действие по заданию.

Височная ассоциативная область получает афференты от ядер подушки, а также в виде корково-корковых афферентаций. Эфференты направляются к другим зонам коры большого мозга. Височная ассоциативная область имеет непосредственное отношение к осуществлению речевой функции. Значительная роль отводится ей в восприятии сложных зрительных и слуховых стимулов.

В целом ассоциативные области коры характеризуются участием в осуществлении наиболее сложных реакций, протекающих на основе синтеза различной сенсорной информации с включением механизмов памяти.

Базальные ядра представляют собой скопления серого вещества, расположенные в толще белого вещества больших полушарий. Эти ядра залегают ближе к основанию мозга. К ним относятся *полосатое тело, ограда и миндалевидное тело* (рис. 15).

Полосатое тело на разрезах мозга имеет вид чередующихся полос серого и белого вещества. Оно включает в себя несколько структур: *хвостатое ядро, чечевицеобразное ядро, внутреннюю капсулу*.

Хвостатое ядро располагается в переднемедиальной части полосатого тела. Эта структура расположена латеральнее и выше таламуса, отделена от него коленом внутренней капсулы. Хвостатое ядро состоит из трёх элементов: головки, тела и хвоста. Головка хвостатого ядра залегает в лобной доле, тело лежит над теменной долей, а хвост находится в переднемедиальных отделах височной доли.

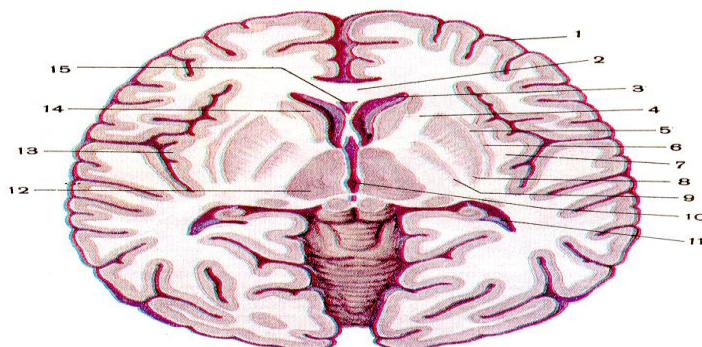


Рис. 15. Горизонтальный разрез головного мозга. Базальные ядра.

1 – кора большого мозга, 2 – колено мозолистого тела, 3 – передний рог бокового желудочка, 4 – внутренняя капсула, 5 – наружная капсула, 6 – ограда, 7 – самая наружная капсула, 8 – скорлупа, 9 – бледный шар, 10 – III желудочек, 11 – задний рог бокового желудочка, 12 – зрительный бугор, 13 – кора островка, 14 – головка хвостатого ядра, 15 – полость прозрачной перегородки

Чечевицеобразное ядро расположено латеральнее от хвостатого ядра. На фронтальном срезе мозга оно имеет форму треугольника, вершина которого обращена в медиальную, а основание в латеральную сторону. Две параллельные вертикальные прослойки белого вещества делят чечевицеобразное ядро на три части. Наиболее латерально лежит более тёмная *скорлупа*, медиальнее находится *бледный шар*, состоящий из двух сегментов - внутреннего и наружного.

Внутренняя капсула представляет собой прослойку белого вещества, отделяющую чечевицеобразное ядро от хвостатого ядра и от таламуса.

Структуры полосатого тела можно условно разделить на филогенетически молодые (неостриатум) и филогенетически старые (палеостриатум). К неостриатуму относятся хвостатое ядро и скорлупа, палеостриатуму – бледный шар.

Основные *афференты* неостриатума приходят из трёх источников: от новой коры, от таламуса и от чёрной субстанции. Особенности морфофункциональной организации корковых афферентов является сохранение соматотопии, а также перекрытие входов от различных полей коры.

Эфференты этого отдела полосатого тела следуют к бледному шару и коре большого мозга.

Афференты бледного шара (палеостриатум) приходят из неостриатума. *Эфференты* образованы, главным образом, аксонами внутреннего сегмента. Они образуют проводящие пути, направляющиеся к субталамическим, таламическим и красным ядрам, а также чёрной субстанции и другим ядрам ствола мозга.

Полосатое тело принято рассматривать в качестве основного звена экстрапирамидной двигательной системы.

Ограда располагается в белом веществе полушария сбоку от скорлупы. Она отделена от последней *наружной капсулой*. От коры ограду отделяет *самая наружная капсула*. Среди *афферентов* ограды преобладают корковые входы, приходящие ото всех областей новой коры. Другие афференты ограды приходят из таламуса. *Эфференты* направляются к коре больших полушарий, ядрам таламуса и среднего мозга. Функциональная роль ограды исследована слабо. Предполагается, что она участвует в формировании вегетативных составляющих эмоциональных реакций.

Миндалевидное тело состоит из большого числа (до 10) ядер, которые объединяются в несколько групп. Миндалевидное тело представляет собой довольно крупное образование, расположенное в дорсомедиальной части височной доли. *Афференты* миндалевидного тела образованы, главным образом,

входами от структур обонятельной системы, а также другими сенсорными проекциями. *Эфференты* направляются к различным структурам конечного и промежуточного мозга. Функционально миндалевидное тело рассматривают как составляющую лимбической системы.

Ретикулярная формация представляет собой диффузное скопление разрозненных нервных клеток и нервных волокон в стволовых отделах мозга. Нервные клетки, входящие в состав ретикулярной формации, могут образовывать ядра, либо лежат по отдельности. Структуры ретикулярной формации располагаются от верхних отделов спинного мозга до промежуточного мозга. Характерно, что наибольший объём ретикулярных образований содержится в вышележащих отделах. Ретикулярная формация характеризуется большим числом афферентов от различных сенсорных образований и наличием эфферентных проекций к моторным структурам различных уровней.

В ретикулярной формации принято выделять три зоны: медианную, медиальную и латеральную.

Медианная зона располагается по средней линии ствола мозга. Скопление структур ретикулярной формации по средней линии ствола носит название *шва*. К ядрам шва относят тёмное и бледное ядра шва, располагающиеся на уровне продолговатого мозга, большое и мостовое ядра шва, находящиеся на уровне моста, а также верхнее центральное и дорсальное ядра среднего мозга (рис. 16).

Афферентами ядер шва являются коллатерали восходящих проводящих сенсорных путей, а также входы от других структур ретикулярной формации.

Эфференты ядер шва имеют восходящее направление. Они адресованы структурам конечного мозга и отделам среднего и промежуточного мозга.

Функциональное значение ядер медианной зоны неспецифично. Оно определяется их восходящими активирующими влияниями на вышележащие отделы мозга. Ядра шва оказывают системное влияние на кору большого мозга и участвуют в регуляции сна и двигательной активности, а также некоторых сложных форм поведения.

Медиальная зона представляет собой наиболее обширный отдел ретикулярной формации. Она располагается в медиальных отделах ствола мозга. Особенности строения медиальной зоны заключается в наличии специфических ретикулярных нейронов.

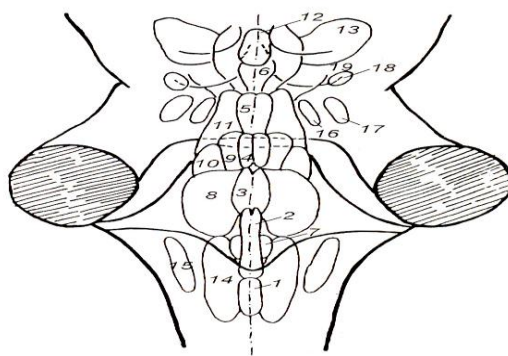


Рис. 16. Ядра ретикулярной формации (по Neiuwenhuys et al. 1978)

1 – 6 - медианная зона: бледное (1), тёмное (2), большое (3), мостовое (4), верхнее центральное (5), дорсальное (6) ядра шва; 7 – 13 – медиальная зона: ретикулярное парамедианное (7), гигантоклеточное (8), ретикулярное ядро покрышки моста (9), каудальное (10) и оральное (11) ядра, дорсальное ядро покрышки (12), клиноподобное ядро (13); 14 – 19 – латеральная зона: центральное ретикулярное ядро продолговатого мозга (14), латеральное ретикулярное ядро (15), медальное (16) и латеральное (17) парабрахияльные ядра, педункулопонтинное ядро (18,19)

Они имеют характерный способ ветвления дендритов и аксоны, дающие две ветви - нисходящую и восходящую. В результате активации такого нейрона осуществляется одновременное воздействие на множество других клеток. Основные ядра медиального отдела изображены на рис. 16.

Афферентами ядер медиальных отделов ретикулярной формации являются коллатерали восходящих сенсорных путей, а также коллатерали пирамидного тракта, волокна от ядер мозжечка, гипоталамуса и базальных ядер конечного мозга.

Эфференты медиальной зоны образуют восходящие и нисходящие пути. Нисходящие пути следуют к моторным ядрам черепных нервов и к передним рогам спинного мозга. Эфференты некоторых ядер ретикулярной формации направляются к мозжечку. Восходящие эфференты ядер медиальной зоны адресованы к коре, базальным ядрам, ядрам таламуса и гипоталамуса.

Значение ядер медиальной зоны проявляется в *неспецифических и специфических функциях*.

Неспецифические функции медиальной ретикулярной формации определяется её воздействиями на выше- и нижележащие отделы центральной нервной системы. Воздействие медиальной ретикулярной формации на вышележащие отделы имеет вид восходящих активирующих влияний. В тоже время нисходящие проекции медиальной зоны тормозят нижележащие нервные центры.

Специфические функции медиальной ретикулярной формации связаны с её участием в регуляции жизненно важных функции организма. В частности, каудальные отделы ретикулярной формации осуществляют регуляцию дыхания, сосудистых реакций, а также пищеварительной функции. Известные в фи-

зиологии регуляторные центры, именуемые как «дыхательный центр» и «сосудодвигательный центр», представляют собой совокупность структур ретикулярной формации продолговатого мозга и моста.

Латеральная зона ретикулярной формации располагается в латеральных отделах ствола. Наиболее выраженная группа этих ядер находится в области продолговатого мозга и моста. Самые крупные ядра латеральной зоны – это латеральное ретикулярное ядро, медиальное и латеральное парабрахияльные ядра.

Большинство *афферентов* этой зоны ретикулярной формации представлены волокнами спинно-ретикулярного тракта, коллатералиями и прямыми входами от сенсорных ядер, а также проекциями от коры большого мозга и красных ядер. *Эфференты* латеральной зоны представлены относительно короткими восходящими и нисходящими путями. Эти проводящие пути направляются к ядрам медиальной ретикулярной формации, моторным ядрам ствола и мозжечку.

Функциональное значение латеральной зоны ретикулярной формации неспецифично. Оно заключается в регуляции взаимодействия сенсорных и моторных систем центральной нервной системы.

Спинной и головной мозг покрыты тремя оболочками: наружной – твёрдой мозговой оболочкой, средней – паутинной и внутренней – мягкой оболочкой мозга.

Мягкая мозговая оболочка прилежит непосредственно к поверхности головного и спинного мозга и проникает во все щели и борозды мозга. Она образована рыхлой соединительной тканью и содержит большое количество кровеносных сосудов. От неё отходят соединительнотканые волокна, которые вместе с кровеносными сосудами проникают в вещество мозга.

Паутинная оболочка располагается снаружи от сосудистой оболочки. Она образована тонким слоем рыхлой волокнистой соединительной ткани, бедной кровеносными сосудами. Паутинная и мягкая мозговая оболочки связаны между собой трехмерной сетью соединительнотканых перекладин. Паутинная оболочка не проникает в вещество мозга, в его щели и борозды. Пространство между мягкой и паутинной оболочками мозга носит название *подпаутинного пространства*.

Подпаутинное пространство имеет ширину 120-140 мкм и заполнено спинномозговой жидкостью. Подпаутинное пространство спинного мозга сообщается с подпаутинным пространством головного мозга. Над крупными щелями и бороздами подпаутинное пространство образует объёмные расширения – цистерны. Известны следующие цистерны: мозжечково-мозговая (располагается между мозжечком и продолговатым мозгом), цистерна латеральной

борозды (находится в переднем отделе латеральной борозды полушария большого мозга), цистерна зрительного перекрёста (расположена на основании мозга кпереди от зрительного перекреста), межножковая цистерна (лежит между ножками мозга).

Твёрдая мозговая оболочка находится снаружи от паутинной оболочки и образована плотной волокнистой соединительной тканью. Это достаточно прочная оболочка.

Твёрдая мозговая оболочка спинного мозга прочно срастается с краями большого затылочного отверстия и выше переходит в твёрдую мозговую оболочку головного мозга. В некоторых участках твёрдая мозговая оболочка глубоко впячивается в виде отростков в щели, отделяющие друг от друга части мозга. В местах отхождения отростков и в зонах прикрепления к костям внутреннего основания черепа оболочка расщепляется, образуя синусы твёрдой мозговой оболочки. В эти синусы из мозга по венам оттекает венозная кровь, которая затем поступает во внутренние яремные вены.

В структуре головного и спинного мозга имеются полости. Полости различных отделов центральной нервной системы сообщаются друг с другом и в определённых местах – с подпаутинным пространством. Внутри описанной системы содержится спинномозговая жидкость - ликвор.

Рассмотрим структуру и взаимное расположение полостей головного и спинного мозга.

Боковые желудочки (I и II) являются полостями полушарий большого мозга. Они расположены под мозолистым телом. В каждом желудочке выделяют четыре части: передний рог (располагается в лобной доле), центральную часть (располагается в теменной доле), нижний рог (располагается в височной доле) и задний рог (располагается в затылочной доле). Центральная часть бокового желудочка изгибается вокруг таламуса, образует дугу и переходит кзади в задний рог, книзу в нижний рог. Медиальной стенкой нижнего рога является гиппокамп. На медиальной поверхности заднего рога бокового желудочка имеется выпячивание - птичья шпора, соответствующая шпорной борозде. В центральной части и нижнем роге бокового желудочка располагается сосудистое сплетение. Боковые желудочки соединяются с полостью третьего желудочка через межжелудочковые отверстия.

III желудочек является полостью промежуточного мозга. Представляет собой узкое щелевидное пространство, располагающееся между медиальными поверхностями таламусов. Верхняя стенка желудочка образована сосудистой основой, в которой залегает сосудистое сплетение. Полость третьего желудочка спереди по бокам через межжелудочковые отверстия сообщается с боковыми желудочками, сзади - переходит в водопровод среднего мозга.

Водопровод среднего мозга (сильвиев водопровод) представляет собой узкий канал, соединяющий III и IV желудочки. Сверху водопровод ограничен пластинкой крыши, снизу - покрывками ножек мозга.

IV желудочек является полостью заднего мозга. Книзу он продолжается в центральный канал спинного мозга, вверху через водопровод мозга соединяется с III желудочком.

Крыша IV желудочка образована верхним мозговым парусом, натянутым между верхними мозжечковыми ножками и нижним мозговым парусом, натянутым между нижними мозжечковыми ножками. К нижнему мозговому парусу в полости желудочка прилежит сосудистая основа, содержащая сосудистое сплетение. Через три отверстия в крыше IV желудочек сообщается с подпаутинным пространством.

Дно IV желудочка благодаря своей форме называется ромбовидной ямкой. Она образована задней поверхностью продолговатого мозга и моста.

Центральный канал спинного мозга является полостью последнего. В верхних отделах он сообщается с полостью IV желудочка, в нижних - слепо заканчивается.

Периферическая нервная система. Периферическая нервная система обеспечивает связь центральной нервной системы с различными структурами организма. Именно через периферическую нервную систему осуществляется регуляторное влияние ЦНС на различные клетки, ткани и органы.

Периферическая нервная система формируется двумя источниками: черепными нервами и спинномозговыми нервами. Каждый из периферических нервов несёт в своём составе чувствительные, двигательные и вегетативные нервные волокна.

Чувствительные нервные волокна представляют собой дендриты чувствительных (афферентных) нейронов, лежащих в чувствительных ганглиях вблизи спинного или головного мозга. Аксоны этих нейронов следуют в ЦНС и образуют синапсы на нейронах чувствительных ядер ствола мозга, либо задних рогов спинного мозга.

Двигательные нервные волокна являются аксонами мотонейронов (эфферентных нейронов), лежащих либо в двигательных ядрах черепных нервов, либо в передних рогах спинного мозга.

Вегетативные нервные волокна являются аксонами нейронов боковых рогов спинного мозга, либо вегетативных ядер черепных нервов. Однако их ход прерывается вегетативными ганглиями, где происходит переключение информации на другие нейроны.

Как было отмечено выше, ход нервных волокон может прерываться нервными узлами. В нервных узлах происходит переключение возбуждения на дру-

гие нейроны. Различают два вида нервных узлов. Первый вид – это чувствительные ганглии, содержащие тела чувствительных нейронов. Чувствительные ганглии располагаются в непосредственной близости от головного и спинного мозга. Второй вид нервных узлов – это вегетативные ганглии. В них происходит переключение информации между различными нейронами вегетативной нервной системы.

12 пар черепных нервов отходят от ствола головного мозга. Ядра этих черепных нервов заложены в стволе головного мозга. Черепные нервы несут в своём составе чувствительные, двигательные и вегетативные волокна.

Чувствительные нервные волокна являются отростками чувствительных нейронов. Чувствительные нейроны лежат в чувствительных нервных узлах. Эти узлы находятся в полости черепа, либо в мягких тканях головы. Дендриты чувствительных нейронов несут информацию от рецепторов. Аксоны - направляются в ствол мозга, где образуют синапсы с клетками чувствительных ядер.

Двигательные нервные волокна являются аксонами мотонейронов, лежащих в двигательных (моторных) ядрах. Аксоны направляются к иннервируемым ими органам.

Вегетативные нервные волокна являются аксонами нейронов вегетативных ядер. Эти аксоны идут на периферию и образуют синапсы с нейронами вегетативных ганглиев. Аксоны нейронов вегетативных ганглиев следуют к иннервируемым внутренним органам.

Черепные нервы имеют собственные названия и порядковый номер, обозначаемый римскими цифрами. Рассмотрим более подробно формирование и области иннервации черепных нервов.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие функции выполняет нервная система? Как связаны функции, выполняемые нервной системой, с её строением?
2. Из каких структурных компонентов состоит нервная ткань?
3. Какие классификации нервной системы Вы знаете?
4. Охарактеризуйте топографию спинного мозга в позвоночном канале.
5. Опишите внешнее строение спинного мозга.
6. Что представляют собой передние и задние корешки спинного мозга? Каково их функциональное значение? Какое количество корешков отходит от спинного мозга?
7. Какое количество спинно-мозговых нервов отходит от спинного мозга? Каким образом они формируются?

8. Что такое сегмент спинного мозга? Какое количество сегментов различают в спинном мозге? Назовите основные отделы спинного мозга. Из какого количества сегментов они состоят?

9. Опишите внутреннее строение спинного мозга. Что представляют собой серое и белое вещество спинного мозга?

10. Сформулируйте функции, выполняемые спинным мозгом.

11. Опишите расположение и внешнее строение варолиева моста.

12. Какие элементы вегетативной нервной системы располагаются в варолиевом мосту?

13. Как осуществляются связи структур моста с мозжечком, с корой больших полушарий?

14. Опишите внешнее строение и расположение продолговатого мозга.

15. Какие группы ядер располагаются в продолговатом мозге?

16. Какие проводящие пути проходят в составе продолговатого мозга?

17. Охарактеризуйте функциональное значение продолговатого мозга.

18. Каково расположение и внешнее строение мозжечка?

19. Как распределены в мозжечке серое и белое вещество?

20. Из каких отделов состоит средний мозг?

21. На основании знания строения среднего мозга охарактеризуйте функциональное значение этого отдела ствола.

22. Дайте характеристику серого и белого вещества в конечном мозге.

23. Опишите ассоциативные поля коры большого мозга.

24. Какие отделы выделяют в составе таламуса?

25. Каковы функции таламуса?

26. Опишите строение и функции гипоталамуса. Что такое нейросекреция? Какова структурно-функциональная взаимосвязь гипоталамуса и гипофиза?

27. Охарактеризуйте топографию, строение и функции эпифаламуса.

28. Что такое ретикулярная формация? Каково её расположение? Какие отделы выделяют в составе ретикулярной формации?

1.2 Теория функциональных систем

Биологически активное вещество (медиатор) синтезируется в теле нервной клетки, транспортируется по аксону и накапливается в нервном окончании. При возбуждении нейрона по аксону распространяется нервный импульс (потенциал действия), который вызывает выделение накопленного ранее медиатора. Медиатор взаимодействует с мембранными рецепторами иннервируемой клетки, вызывая в ней возбуждение.

Для нервной регуляции характерны:

- высокая скорость воздействия (достигает 120 м/с);
- точная локализация воздействия;
- краткосрочность воздействия (продолжительность нервного импульса 3–5 мс);
- мобильность регуляции;
- регуляция быстрых процессов: бег, добывание пищи.

Нервная система обеспечивает интеграцию и координацию всех функций в организме, и взаимодействие организма с внешней средой. Фундаментом интегративно-координационной деятельности нервной системы является взаимодействие процессов возбуждения и торможения. Именно универсальный физиологический процесс – распространяющееся возбуждение (нервный импульс) – обеспечивает рефлекторную деятельность. Самое важное свойство нервного импульса – способность к самораспространению. Благодаря этому свойству нервный импульс выполняет сигнальную функцию и является практически единственным носителем информации в пределах нервной системы. Нервный импульс распространяется от рецепторов к нервным центрам и от них к исполнительным органам, имеет постоянную амплитуду и продолжительность. Поэтому кодирование информации в нервной системе возможно путем учащения или урежения импульсов – частотное кодирование. Причем используется двоичный код: «да» или «нет», 1 или 0. В рецепторах и синапсах возможно аналоговое кодирование информации.

Основная форма нервной деятельности – рефлекс.

Рефлекс – возникновение, изменение или прекращение функциональной активности органов, тканей или целого организма в ответ на раздражение сенсорных рецепторов при участии центральной нервной системы.

Структурная основа рефлекса – цепь нейронов, рефлекторная дуга. Любая рефлекторная дуга состоит из пяти звеньев:

- 1) рецепторного звена, обеспечивающего перевод энергии определенного раздражителя в энергию нервного возбуждения;
- 2) афферентного звена, обеспечивающего проведение возбуждения от рецептора к нервному центру;
- 3) нервного центра;
- 4) эфферентного звена, обеспечивающего проведение нервного возбуждения от нервного центра к исполнительному органу;
- 5) исполнительный орган (или клетка).

Время от начала возбуждения рецептора до начала ответной реакции называется временем рефлекса. Большая часть этого времени тратится на

проведение возбуждения в нервном центре, так как в нервном центре наибольшее количество синапсов.

В настоящее время на смену представлению о рефлекторной дуге пришло представление о функциональной системе.

На основе изучения нейрофизиологических механизмов П.К.Анохин выдвинул концепцию о функциональной системе как основе мозговой организации любого поведенческого акта, любого рефлекса.

Функциональная система – временное объединение нервных элементов разных уровней и различных систем организма для выполнения конкретной задачи, для получения конечного полезного, приспособительного результата.

С точки зрения теории функциональных систем любой рефлекс можно представить как многокомпонентную реакцию, которая протекает в четыре стадии.

Стадия афферентного синтеза (рис.17) происходит при сочетании трех видов возбуждений:

- обстановочной афферентации (возбуждение от факторов внешней и внутренней среды); воздействие на организм всей совокупности факторов, составляющих конкретную обстановку, на фоне которой происходит приспособительная деятельность;

- мотивационного возбуждения;

- возбуждения аппарата памяти.

При совпадении во времени этих трех возбуждений формируется пусковая афферентация или выделяется главный, пусковой раздражитель. На этом стадия афферентного синтеза заканчивается.

Основа физиологических процессов афферентного синтеза – конвергенция возбуждения. Конкретный механизм, обеспечивающий афферентный синтез – подкорковая реверберация возбуждения и периферическая настройка сенсорных рецепторов (анализаторов).

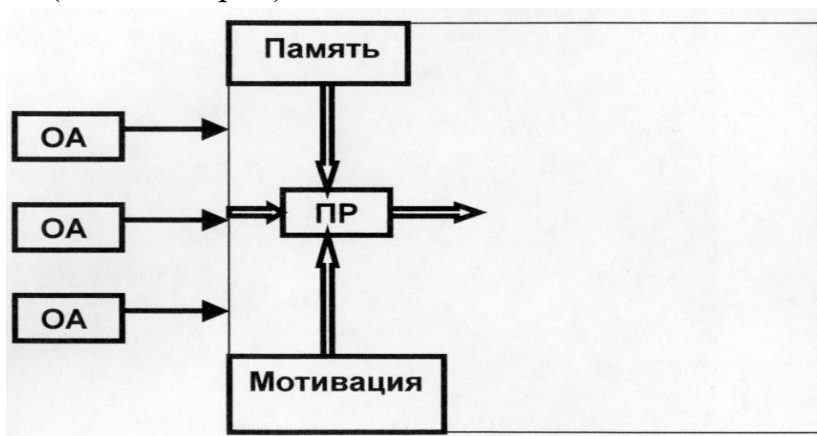


Рис.17. Стадия афферентного синтеза:

ОА – обстановочная афферентация; ПР – пусковой раздражитель.

Стадия принятия решения (рис. 18) – результат афферентного синтеза.

Главный объективный признак специфического состояния, претерпеваемого центральной нервной системой в этот момент, состоит в том, что организм неизбежно должен произвести выбор одной единственной возможности поведения из многочисленных, которыми он располагает в каждый данный момент. Принятие решения освобождает организм от большого числа степеней свободы, способствуя формированию ответа именно в данный момент, именно в данной ситуации. Принятие решения – переломный момент в деятельности любой функциональной системы. До принятия решения задействована чувственная сфера деятельности. После принятия решения вся деятельность принимает исполнительный, эфферентный характер.

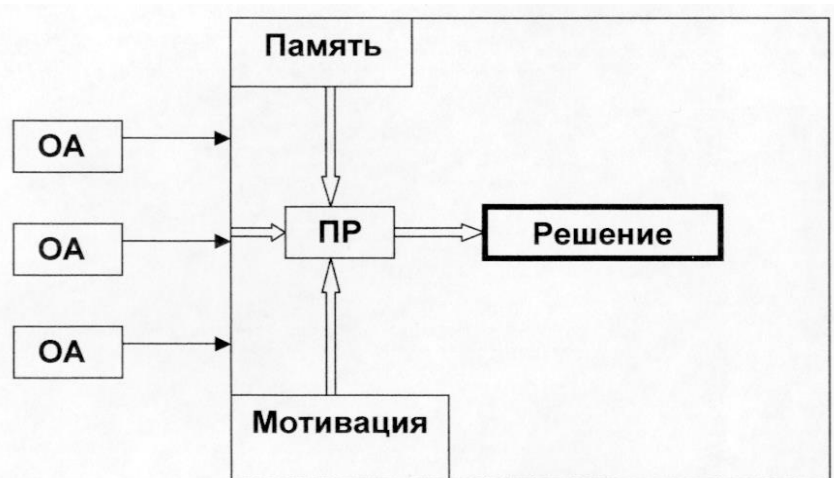


Рис. 18. Стадия принятия решения:

ОА – обстановочная афферентация; ПР – пусковой раздражитель.

Стадия эфферентного синтеза (Рис. 19) – начинается после принятия решения. На этой стадии формируются два функциональных аппарата: программа действия и акцептор результата действия.

Программа действия – что, как и в какой последовательности, необходимо сделать, чтобы претворить решение в жизнь и достичь конечного приспособительного результата.

Акцептор результата действия формируется одновременно с программой действия, на основе принятого решения и прошлого опыта (память). Акцептор результата действия – это аппарат предвидения (предугадывания или прогноза), афферентная модель результата действия. На следующей стадии акцептор результата действия уже будет выступать в качестве аппарата сравнения параметров результата действия с прогнозом, что необходимо для контроля целесообразности поведенческого акта.

По сути дела, рефлекс, рефлекторный акт представляют интерес только для исследователя – физиолога или психолога. Животному же или человеку

всегда интересны результаты действия. Только ради них предпринимаются поведенческие акты и только полученные результаты становятся стимулом для новых действий, поступков.

Стадия эфферентного синтеза заканчивается с началом действия.

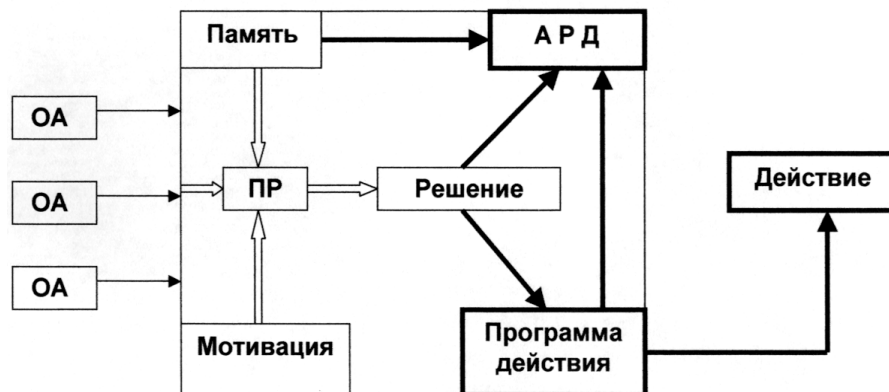


Рис. 19. Стадия эфферентного синтеза:

ОА – обстановочная афферентация; *ПР* – пусковой раздражитель; *АРД* – акцептор результата действия.

Стадия обратной афферентации (рис.20) начинается с началом действия. На этой стадии параметры результата действия по каналам обратной связи поступают в акцептор результата действия для сравнения результата с прогнозом. Если полученный результат совпадает с прогнозом, то цель достигнута (положительная эмоция).

Если полученный результат не совпадает с прогнозом, то в первое мгновение наступает торможение деятельности, необходимое для перестройки всей системы. Потом усиливается отрицательная эмоция из-за неудовлетворенной потребности, и действие повторяется снова. Таким образом, акцептор результата действия на стадии обратной афферентации дает организму возможность исправить ошибки в реализации целенаправленного поведения.

Любые функциональные системы формируются и функционируют для достижения конечного приспособительного результата, который и является главным системообразующим фактором.

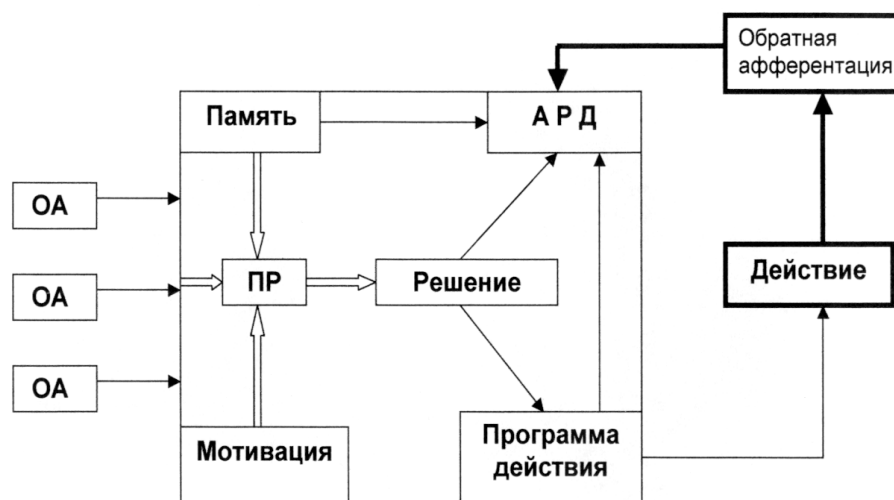


Рис. 20. Стадия обратной афферентации:
ОА – обстановочная афферентация; *ПР* – пусковой раздражитель;
АРД – акцептор результата действия.

Самим действием все не заканчивается. Любое действие так или иначе влияет на состояние внутренней среды организма (гомеостаз), от чего в значительной степени зависят биологические мотивации. Это гуморальное звено стадии обратной афферентации (рис.21).

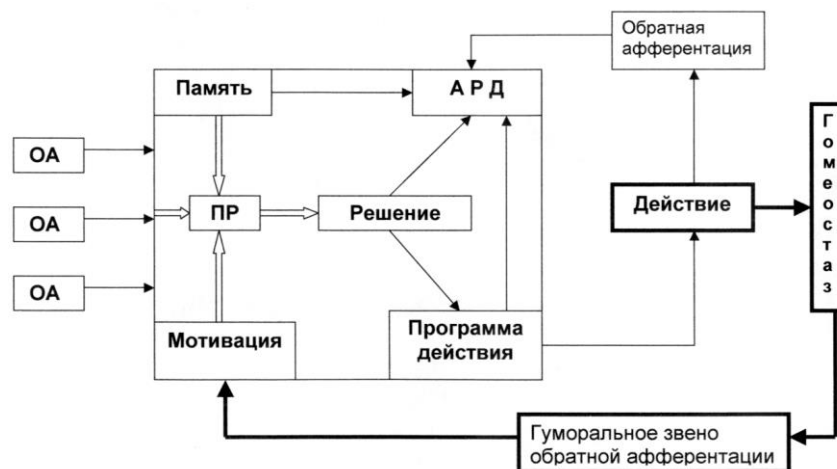


Рис. 21. Гуморальное звено стадии обратной афферентации.
ОА – обстановочная афферентация; *ПР* – пусковой раздражитель;
АРД – акцептор результата действия.

С точки зрения теории функциональных систем целостный организм представляет собой иерархию множества функциональных систем, действующих по принципу многосвязного и мультипараметрического взаимодействия.

Вопросы для самоконтроля

1. Для чего необходима регуляция функций в организме?
2. Что характерно для отрицательных обратных связей в регуляции функций?
3. Что характерно для положительных обратных связей?
4. Как называется специфическая деятельность системы или органа?
5. Что характерно для гуморальной регуляции функций в организме?
6. Что характерно для нервной регуляции функций?
7. Что является главным системообразующим фактором по теории функциональных систем?
8. Какие черты характеризуют любую функциональную систему?
9. Какие функции выполняет акцептор результата действия в функциональной системе любого рефлекса?
10. На какой стадии формирования функциональной системы происходит сопоставление результата действия с прогнозом?
13. Что происходит на стадии афферентного синтеза при формировании функциональной системы?
14. Что происходит на стадии эфферентного синтеза при формировании функциональной системы?

1.3. Классификация и функциональные особенности нервных и глиальных клеток

Нервная ткань состоит из *нервных клеток* (нейроны) и *глиальных клеток* (нейроглия).

Морфологически в нейроне выделяют тело и отростки. Тело является трофическим центром. Место перехода тел вставочных и эфферентных нейронов в аксон называется аксонным холмиком. Именно здесь возникает процесс распространяющегося возбуждения (нервный импульс). Аксон может ветвиться, что создает возможность иррадиации возбуждения. Аксон заканчивается синаптическими бляшками (пресинаптические образования), в которых накапливается медиатор, синтезируемый в теле нейрона. На телах вставочных и эфферентных нейронов находится большое количество синапсов (контакты аксонов других нервных клеток).

В афферентных нейронах возбуждение возникает в рецепторном окончании. Тело афферентного нейрона участие в возбуждении не принимает и выполняет только трофическую функцию. На телах афферентных нейронов отсутствуют синаптические окончания.

Нервные клетки подразделяются по конфигурации на следующие виды:

- униполярные (из отростков только аксон);
- биполярные (один аксон, один дендрит);
- мультиполярные (один аксон и много дендритов);
- псевдоуниполярные (Т-образные) все афферентные нейроны.

Существует также функциональная классификация, согласно которой нервные клетки подразделяются:

- на чувствительные (рецепторные, афферентные) нейроны;
- вставочные (интернейроны или ассоциативные) делятся на тормозные и возбуждающие;
- эфферентные (двигательные, моторные).

Нейроглия подразделяется на микроглию и макроглию. Клетки микроглии выполняют защитную функцию, являясь макрофагами нервной системы. Клетки макроглии подразделяются:

- *астроциты* – обеспечивают трофическую функцию тел нервных клеток, их связь с кровеносными капиллярами. Составляют 45 – 60% серого вещества мозга, покрывают 85% поверхности капилляров мозга;
- *олигодендроциты* – образуют миелиновую оболочку нервных волокон;
- *эпендимоциты* являются эпителиальными клетками, выстилающими поверхности желудочков мозга и спинномозгового канала, по которым циркулирует ликвор (спинномозговая жидкость).

В мозге взрослого человека 150-200 миллиардов глиальных клеток, что в 10 раз больше нервных клеток.

Глиальные клетки выполняют ряд функций:

- вместе с сосудами и мозговыми оболочками образуют строму ткани мозга – опорная функция;
- обеспечивают метаболизм нервных клеток, (в глиальных клетках содержится весь гликоген центральной нервной системы), удаляют избыток медиатора – трофическая функция;
- участвуют в интегративной деятельности мозга, обеспечивая миелинизацию «потенциальных» синаптических терминалей и перевод их в «актуальные», формирование следов воздействий (память), формирование условных рефлексов.

Аппликация на кору больших полушарий антиглиального гамма-глобулина, избирательно повреждающего клетки нейроглии, приводит к выраженным изменениям электрической активности нейронов, снижая объем конвергенции до полной потери способности к анализу и синтезу гетерогенных возбуждений.

Классификация нервных волокон. Нервные волокна подразделяются на три группы, различающиеся по электровозбудимости, скорости развития потенциала действия (скорость деполяризации и реполяризации) и скорости проведения возбуждения:

- А-альфа – диаметр 12 – 22 мкм, скорость проведения возбуждения 70-120 м/с; моторные волокна скелетных мышц, афферентные волокна от проприорецепторов;
- А-бета – диаметр 8 – 12 мкм, скорость проведения возбуждения 40 – 70 м/с; афферентные волокна от рецепторов прикосновения;
- А-гамма – диаметр 4 – 8 мкм; скорость проведения возбуждения 15 – 40 м/с; эфферентные волокна к мышечным веретенам, афферентные волокна от рецепторов прикосновения и давления;
- А-сигма – диаметр 1 – 4 мкм, скорость проведения возбуждения 5 – 15 м/с; афферентные волокна от некоторых рецепторов тепла, давления, боли;
- В – диаметр 1 – 3 мкм, скорость проведения возбуждения 3 – 18 м/с; преганглионарные вегетативные волокна;
- С – диаметр 0,5 – 2 мкм, скорость проведения возбуждения 0,5 – 3 м/с; постганглионарные вегетативные волокна, афферентные волокна от некоторых рецепторов тепла, давления, боли; лишены миелиновой оболочки.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие функции выполняют белки, входящие в состав мембран нервных клеток?
2. Из каких элементов состоят мембраны нервных клеток?

1.4. Процессы возбуждения и торможения в центральной нервной системе

Деятельность центральной нервной системы обеспечивает интеграцию и координацию всех функций в организме, а также взаимодействие организма с внешней средой. Деятельность нервной системы основана на взаимодействии двух процессов: возбуждения и торможения.

Возбуждение – физиологический процесс, которым клетки (нервные и мышечные) отвечают на внешнее воздействие. Способность клеток (тканей) к ответной реакции называется возбудимостью. Кроме возбудимых тканей (нервной и мышечной) выделяют возбудимые образования – рецепторы и синапсы.

Возбудимость – одна из форм раздражимости, обеспечивает наиболее оптимальное приспособление организмов к меняющимся условиям внешней среды. Возбудимость можно оценить количественно. Показателем возбудимо-

сти является порог раздражения. Порог раздражения – это та наименьшая величина раздражителя, которая вызывает максимальную ответную реакцию. Чем ниже порог, тем выше возбудимость.

Таким образом, *возбуждение – это процесс, а возбудимость – это свойство.*

Торможение – особый нервный процесс, вызываемый возбуждением и проявляющийся в предупреждении или прекращении возбуждения. Торможение является основой координационной деятельности нервной системы.

Процессы возбуждения, торможения и возбудимость тесно связаны с особенностями строения и функционирования клеточных мембран.

Биологические мембраны являются функционально активными структурами клеток, ограничивающими цитоплазму и большинство внутриклеточных образований. Они образуют единую внутриклеточную систему канальцев, складок и замкнутых полостей. Мембраны не являются жестко фиксированными структурами, это гибкие, постоянно обновляющиеся образования.

Общая толщина мембраны составляет 5-10 нм, что в 10 тысяч раз (!!!) меньше толщины человеческого волоса.

Мембрану, ограничивающую цитоплазму клетки снаружи, называют цитоплазматической мембраной или плазмолеммой. Название внутриклеточных (субклеточных) мембран обычно происходит от названия ограничиваемых ими субклеточных структур. Например, различают митохондриальную, ядерную и лизосомную мембраны, мембраны комплекса Гольджи, эндоплазматического ретикулума, саркоплазматического ретикулума и т.д.

Структурная основа мембраны – двойной слой фосфолипидов, в который встроены белки. Молекулы липидов амфотерны. Своими гидрофильными частями они обращены в сторону водной среды (межклеточная жидкость и цитоплазма), гидрофобные части молекул направлены внутрь липидного слоя. Белковые молекулы мембран выполняют роль каналов, биохимических (мембранных) рецепторов, транспортных систем (насосов), ферментов (рис. 22).

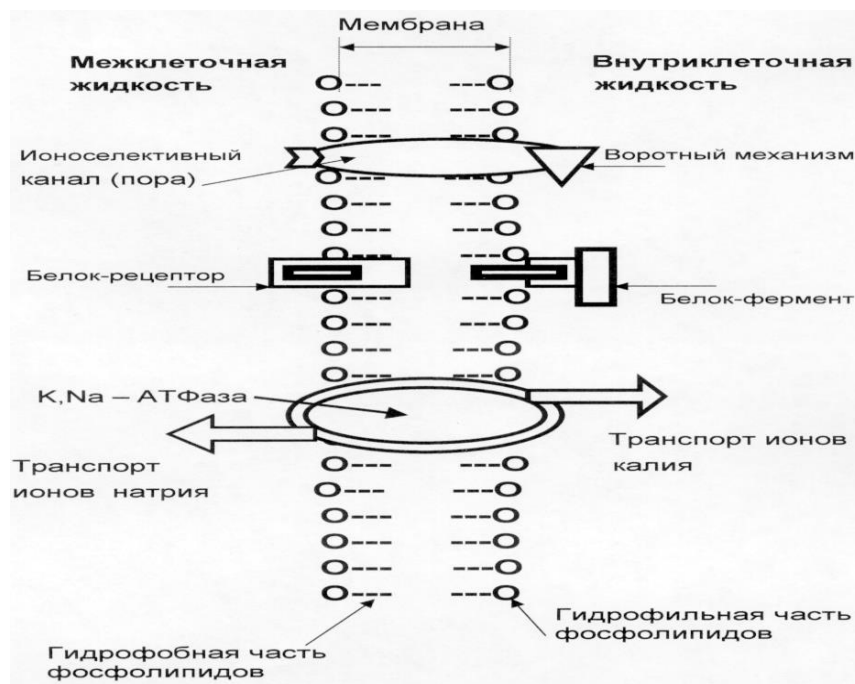


Рис. 22. Схематическое строение мембраны нервной клетки

Канал (ионоселективный канал) – белковая макромолекула, образующая пору через двухслойную липидную мембрану. На одном квадратном микроне мембраны может находиться до 75 каналов. Составными частями канала являются:

- пора – молекулярное динамическое образование, транспортный фермент, который способен в 200 раз ускорять диффузию;
- воротный механизм – белок на внутренней стороне мембраны, способный к конформации (изменение пространственной конфигурации). Чувствителен к химическим веществам и электрическому току.
- сенсор напряжения – белковая молекула в самой мембране, реагирующая на изменения мембранного потенциала.
- селективный фильтр – определяет однонаправленное движение ионов через канал и его избирательную проницаемость.

Существуют специфические блокаторы (ингибиторы) каналов:

- для натриевых каналов – тетродотоксин, новокаин;
- для калиевых каналов – тетраэтиламмоний, новокаин;
- для кальциевых каналов – токсин ботулизма, верапамил;
- для каналов транспорта воды, сделанных из аквапоринов, хлорид ртути (диуретик).

Биологические мембраны выполняют ряд функций:

1. *Роль механического барьера.* Обеспечивается нормальное осмотическое и гидростатическое давление. Вместе с цитоплазматическими белками мембраны образуют цитоскелет клетки.

2. *Транспортная функция.* Процесс переноса веществ через мембрану сопряжен с такими важными биологическими процессами, как поддержание внутриклеточного гомеостаза, трансформация энергии и создание ее запаса, процессы метаболизма, возбуждение и проведение импульсов возбуждения.

Транспорт веществ через мембраны может быть пассивным, без затрат энергии – диффузия по градиенту концентрации из высокой в низкую. Осмос – частный случай диффузии растворителя через полупроницаемую мембрану. Активный транспорт веществ через биологические мембраны связан с затратой энергии (гидролиз АТФ). Это работа насосов: калий-натриевая АТФаза, кальциевая АТФаза, протонная АТФаза.

Калий-натриевая АТФаза при гидролизе одной молекулы АТФ закачивает в клетку два иона калия и выкачивает из клетки три иона натрия. Этот механизм электрогенен, он увеличивает разность потенциалов на мембране. Калий-натриевая АТФаза имеет два активных полюса. Один из них находится снаружи клетки и чувствителен к избытку ионов калия. При взаимодействии ионов калия с этим полюсом активность калий-натриевой АТФазы увеличивается. Другой активный полюс молекулы калий-натриевой АТФазы обращен в цитоплазму и чувствителен к избытку ионов натрия. При увеличении количества ионов натрия в клетке активность калий-натриевой АТФазы увеличивается.

Калий-натриевая АТФаза обнаружена в мембранах клеток всех животных, растений и микроорганизмов. Для ее работы необходимы ионы магния и липидное окружение. Специфическим блокатором калий-натриевой АТФазы является строфантин.

Кроме калий-натриевой АТФазы обнаружены: кальциевая АТФаза (кальциевый насос) – в мембранах мышечных и нервных клеток, в мембранах саркоплазматического ретикулума. Для ее работы также необходимы ионы магния и липидное окружение. Специфический блокатор – ванадий. Протонная АТФаза локализована в мембранах митохондрий.

3. *Метаболическая функция мембран* определяется двумя факторами: объединением большого количества ферментов и ферментных систем с мембранами, а также способностью мембран механически разделять клетки на отсеки, отделяя тем самым метаболические процессы, протекающие в них.

4. *Клеточная рецепция и межклеточное взаимодействие.*

Трансформация химического сигнала в форму, которая может передаваться клетке, происходит с вовлечением ферментов, расположенных на внут-

ренной стороне мембраны и катализирующих синтез внутриклеточных посредников (циклических нуклеотидов).

5. Генерация биоэлектрических потенциалов и проведение возбуждения.

При возбуждении в клетке происходят различные изменения:

- *структурные*: меняется строение мембран, пор, каналов;
- *химические*: распад АТФ, высвобождение энергии;
- *функциональные*: проведение возбуждения по нерву, сокращение мышцы, выделение секрета;
- *физические*: изменение температуры и вязкости протоплазмы, электрического заряда (возникают электрические потенциалы).

Из всех этих проявлений процесса возбуждения наиболее точным и надежным показателем являются *биопотенциалы*.

В 1848 г. немецкий физиолог Э.Д. Реймон, используя зеркальный гальванометр, созданный Нобили в 1825 году, установил, что возбужденный участок нерва электроотрицателен по отношению к невозбужденному. После этого открытия электрофизиологический метод исследования процесса возбуждения является важнейшим. Появились такие методы как электрокардиография, электроэнцефалография, электромиография.

В 1949 г. британские физиологи Алан Ходжкин, Эндрю Хаксли и Джон Эклс, усовершенствовав микроэлектродную технику, положили начало экспериментальной разработке мембранной теории возбуждения.

Для регистрации биопотенциалов используется микроэлектродная техника. Микроэлектрод – стеклянная микропипетка (диаметр кончика 0,5 мкм), заполненная раствором электролита, вводится внутрь клетки, не нарушая ее функции. Второй электрод помещается в питающий раствор с исследуемой тканью. Электроды соединяются с усилителем постоянного тока и регистратором (осциллографом) (рис.23).

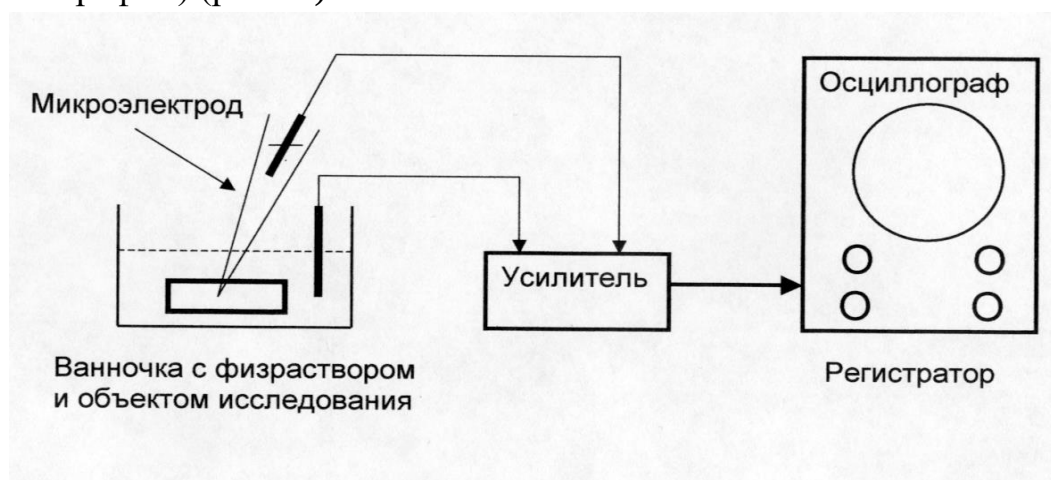


Рис. 23. Схема установки для регистрации биопотенциалов

В момент прокола мембраны клетки электродом на экране осциллографа происходит резкое смещение нулевого уровня книзу. Мембрана поляризована, на мембране имеется разность потенциалов. Эта разность потенциалов получила название потенциала покоя или мембранного потенциала. Смещение мембранного потенциала кверху называется деполяризацией, смещение мембранного потенциала книзу – гиперполяризацией. Величина мембранного потенциала отличается у клеток разных тканей: так у нервных клеток мембранный потенциал покоя составляет 60 – 80 мВ, у глиальных клеток 70 – 90 мВ, у мышц скелетных – 80 – 90 мВ, у гладкомышечных клеток – 30 – 70 мВ.

Теория, объясняющая происхождение мембранного потенциала покоя, базируется на двух основных положениях:

1. Мембрана избирательно проницаема для разных ионов. В состоянии покоя она проницаема для катионов и практически не проницаема для анионов. Причем, проницаемость для ионов калия значительно больше, чем для ионов натрия.

2. В мембране имеется биохимический механизм, получивший название насоса (калий-натриевая АТФаза), обеспечивающий активный транспорт ионов калия внутрь клетки, а ионов натрия наружу.

В состоянии покоя в цитоплазме клетки ионов натрия в 10 раз меньше, чем снаружи, а ионов калия в 50 раз больше, чем снаружи. Ионы калия необходимы в клетке для нормальной работы ферментов, для процессов синтеза белка. Ионы натрия, повышая осмотическое давление протоплазмы клетки, блокируют ферменты.

Это ионное неравновесие поддерживается работой насоса (калий-натриевая АТФаза). Работает насос против градиента концентрации, с затратой энергии. Несмотря на работу насоса, по закону осмоса, ионы калия стремятся выйти из клетки, а анионы не могут последовать за ними, что приводит к разделению зарядов и появлению на мембране разности потенциалов. Причем внутреннее содержимое клетки заряжено отрицательно, а снаружи оказываются положительные заряды.

Величина мембранного потенциала зависит от концентрации ионов калия внутри клетки и снаружи и может быть вычислена на основе законов физической химии (уравнение Нернста, уравнение Гольдмана-Катца-Ходжкина).

Работа натриевого насоса при гидролизе одной молекулы АТФ сопровождается выведением из клетки трех ионов натрия и введением в клетку двух ионов калия. В результате работы насоса разность потенциалов на мембране увеличивается. Кроме того, в создании отрицательного заряда принимают участие и белковые молекулы протоплазмы клетки.

При неизменном функциональном состоянии клетки величина мембранного потенциала не меняется, остается постоянной. Поддержание постоянной его величины обеспечивается нормальным протеканием клеточного метаболизма. Мембранный потенциал покоя проявляется как электрическое поле значительной напряженности (10 В/см). Это поле воздействует на макромолекулы мембраны и придает их заряженным группам определенную пространственную ориентацию.

Мембранный потенциал покоя обеспечивает закрытие натриевых каналов, что поддерживает состояние покоя и готовность к возбуждению. Даже частичная деполяризация мембраны открывает натриевые каналы и выводит клетку из состояния покоя, дает начало возбуждению. При возбуждении используется электрическая энергия, накопленная в потенциале покоя.

Показатель возбудимости – порог раздражения. Порог раздражения – это та наименьшая величина раздражителя, которая способна вызвать максимальное возбуждение. Чем ниже порог, тем выше возбудимость.

Порог раздражения – та критическая величина деполяризации клеточной мембраны, при которой активируется перенос ионов натрия внутрь клетки.

Раздражитель – фактор окружающей или внутренней среды, изменяющий состояние возбудимых структур. Раздражители могут быть адекватные и неадекватные. Адекватный – это раздражитель, действующий на биологическую структуру, специально приспособленную для взаимодействия с ним. Это привычный раздражитель. Для неадекватных раздражителей порог раздражения всегда несоизмеримо больше, чем для адекватных.

В физиологическом эксперименте широко используются разные раздражители, но наиболее удобно применять раздражение электрическим током в силу ряда причин:

- действует при малой силе (не вредит);
- можно быстро начать и прекратить воздействие;
- легко дозировать по силе, длительности и ритму.

При нанесении на клетку, в которой находится микроэлектрод, допороговых стимулов можно зарегистрировать уменьшение мембранного потенциала (деполяризация), которое обратимо и быстро проходит. Величина его зависит от силы стимула, но до определенного уровня. Ответы клетки при действии на нее раздражителей в допороговых величинах могут суммироваться.

При достижении мембранным потенциалом уровня критической деполяризации (20 – 30 % от величины мембранного потенциала) возникает резкое колебание мембранного потенциала, получившее название *потенциала действия* (ПД). При дальнейшем увеличении силы раздражения амплитуда потенциала действия уже не изменится (рис. 24).

Уровень, при достижении которого мембранным потенциалом происходит генерация потенциала действия, получил название *уровень критической деполяризации* (УКД). Все изменения мембранного потенциала до уровня критической деполяризации отображают местный процесс возбуждения (локальный ответ). Потенциал действия – это всегда распространяющееся возбуждение.

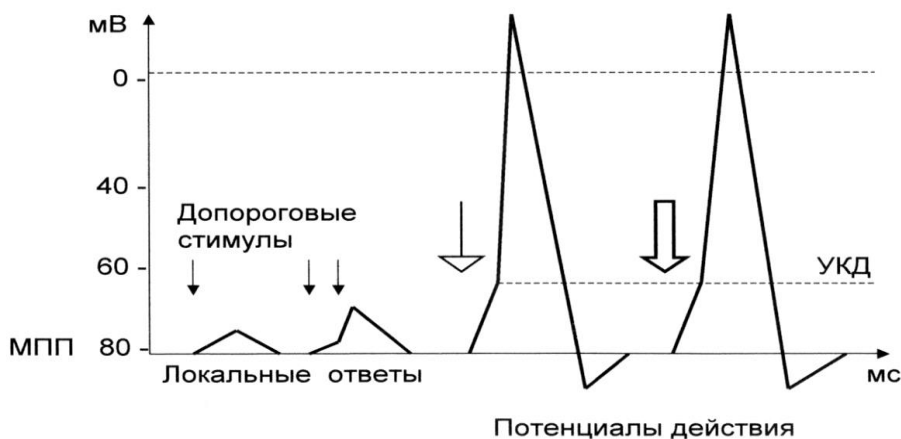


Рис.24. Возникновение локальных ответов и потенциалов действия:

УКД – уровень критической деполяризации;

МПП – мембранный потенциал покоя.

В потенциале действия различают пик и следовые потенциалы (рис. 25). Восходящая часть пика – деполяризация, нисходящая реполяризация. Овершут – перезарядка мембраны (или перескок) – основная причина самораспространения возбуждения. Различают также отрицательный следовой потенциал (следовая деполяризация) и положительный следовой потенциал (следовая гиперполяризация).

Амплитуда потенциала действия (потенциал покоя + овершут) в нервных клетках равна 110 – 120 мВ. Продолжительность потенциалов действия составляет:

- в нервных клетках 1 – 2 мс;
- в клетках скелетных мышц 3 – 5 мс;
- в клетках сердечной мышцы 50 – 600 мс.



Рис. 25. Потенциал действия нервной клетки:

УКД – уровень критической деполяризации;

МПП – мембранный потенциал покоя.

Если потенциал покоя присущ всем живым клеткам, то потенциал действия характерен в основном для нервных и мышечных клеток. ПД – электрофизиологический показатель процесса возбуждения. Он обеспечивает распространение возбуждения по мембранам нервных и мышечных клеток и является практически единственным носителем информации в пределах нервной системы (частотный принцип кодирования).

Возникновение ПД связано с изменением ионной проницаемости клеточной мембраны при ее возбуждении. При снижении мембранного потенциала до уровня критической деполяризации открываются натриевые каналы и ионы натрия по градиенту концентрации, без затраты энергии устремляются внутрь клетки, обуславливая фазу деполяризации ПД. Уровень мембранного потенциала падает до нуля, а потом происходит перезарядка мембраны (овершут).

Деполяризация и увеличение входа ионов натрия в клетку после достижения уровня критической деполяризации взаимообусловлены: чем больше деполяризация, тем больше проницаемость для натрия. Чем больше натрия входит в клетку, тем больше деполяризация. Этот лавинообразный поток ионов натрия в клетку продолжается до момента перезарядки мембраны. Во время овершута наступает резкое снижение проницаемости для натрия (натриевая активация), но резко увеличивается проницаемость мембраны для ионов калия, которые по градиенту концентрации, без затрат энергии выходят из клетки, компенсируя вошедшие положительно заряженные ионы натрия и обуславливая возвращение мембранного потенциала на исходный уровень (фаза реполяризации).

В клетке создается такое положение: по заряду (потенциалу) клетка вернулась на исходный уровень, а ионный состав ее нарушен. Внутри увеличилось

количество ионов натрия, а снаружи увеличилось количество ионов калия. А это именно та ситуация, когда калий-натриевая АТФаза работает наиболее активно, восстанавливая исходное ионное неравновесие клетки.

Для генерации второго ПД не требуется восстановления исходного ионного состояния, так как возможности входа ионов натрия и выхода ионов калия огромны.

Таким образом, на возбуждение клетки и генерацию потенциала действия энергия не расходуется. Затраты энергии наблюдаются только при восстановлении после возбуждения и в состоянии покоя.

Возникновение потенциала действия связано в основном с движением ионов натрия внутрь клетки. Поэтому ПД считают «натриевым потенциалом», в отличие от потенциала покоя, который считается в основном «калиевым».

В тканях и органах потенциалы действия отдельных синхронно или асинхронно возбуждающихся клеток могут суммироваться с помощью специальных приборов (внеклеточная регистрация биопотенциалов): электрокардиография, электроэнцефалография и др. Суммарные биопотенциалы различных органов отражают их функциональное состояние.

Торможение – это особый нервный процесс, вызываемый возбуждением и проявляющийся в подавлении возбуждения (этого или другого). Функциональное значение торможения – основа координационной деятельности нервной системы.

Понятие торможения ввели в физиологи братья Вебер (Эрнест и Эдуард). Торможение в ЦНС открыл И.М.Сеченов в 1862 году. Джон Эклз 1953 году закончил исследование тормозных процессов в нейронах, открыл клеточные механизмы торможения.

Торможение в ЦНС может быть первичное и вторичное. *Первичное* торможение – это всегда деятельность специализированных тормозных клеток (клетки Реншоу в спинном мозге, клетки Пуркинье в мозжечке и др.). Первичное торможение делится на постсинаптическое и пресинаптическое.

Постсинаптическое торможение возникает на постсинаптической мембране нейрона. Оно связано с деятельностью специфических тормозных клеток, которые выделяют медиатор, вызывающий гиперполяризацию или тормозный постсинаптический потенциал (ТПСП). ТПСП обусловлен повышением проницаемости постсинаптической мембраны для ионов калия при действии медиатора тормозного нейрона (гамма-аминомасляная кислота, глицин). Этот вид торможения не избирателен, так как нервная клетка оказывается заторможенной почти полностью и уже не может воспринимать другие раздражения. Разновидности постсинаптического торможения:

- поступательное или латеральное – тормозная клетка возбуждается со стороны, с другого нейрона;
- возвратное – тормозная клетка возбуждается со стороны нейрона, который она тормозит
- реципрокное или соотнесенное торможение – при возбуждении одних нервных центров, другие противоположные по функции должны быть заторможены.

Пресинаптическое торможение. Морфологический субстрат – аксо-аксональный синапс, на постсинаптической мембране которого при действии медиатора возникает стойкая, длительная, медленная деполяризация, активирующая деятельность калий-натриевой АТФазы и блокирующая натриевые каналы. Все это приводит к снижению возбудимости и к блокаде проведения возбуждения в этом участке. Пресинаптическое торможение обладает высокой избирательностью, так как блокирует сигналы, приходящие в один определенный синапс, оставляя нейрон свободным для других воздействий. Благодаря пресинаптическому торможению возрастает специфичность и сложность процессов интеграции на уровне одного нейрона.

Вторичное торможение возникает в тех же клетках, где до этого было возбуждение (вторично). Это может быть торможение вслед за возбуждением, следовая гиперполяризация (рис.26). Вполне возможно, что вторичное торможение лежит в основе запредельного торможения высшей нервной деятельности (условно-рефлекторной) при чрезвычайных ситуациях или воздействиях.



Рис. 26. Следовая гиперполяризация после одиночного возбуждения нейрона и после его ритмической активности: *УКД* – уровень критической деполяризации; *МПП* – мембранный потенциал покоя

Вопросы для самоконтроля

1. Что характеризует работу калий-натриевой АТФазы в мембранах нервных клеток?

2. Какой ион вносит основной вклад в формирование мембранного потенциала покоя?
3. Для каких ионов мембрана нервного волокна наиболее проницаема в состоянии покоя?
4. Каковы причины формирования мембранного потенциала покоя нервных клеток?
5. Какая фаза потенциала действия обусловлена значительным поступлением ионов калия во внеклеточную среду?
6. Какая фаза потенциала действия обусловлена значительным поступлением ионов натрия в клетку?
7. В какую фазу потенциала действия проницаемость мембраны нервной клетки для ионов натрия наибольшая?
8. В какую фазу потенциала действия проницаемость мембраны нервной клетки для ионов калия наибольшая?
9. Что характерно для потенциала действия нервных клеток?
10. Какова основная роль торможения в центральной нервной системе?
11. Какие черты характерны для пресинаптического (постсинаптического) торможения?
12. Какие медиаторы выделяются в тормозных синапсах ЦНС?
13. Какие вещества могут блокировать проведение возбуждения в тормозных синапсах центральной нервной системы?
14. Что характерно для реципрокного торможения в ЦНС?
15. Что характерно для возвратного торможения?
16. Что характерно для первичного (вторичного) торможения в центральной нервной системе?

1.5 Законы раздражения возбудимых тканей

Закон силы.

Возникновение распространяющегося возбуждения (ПД) возможно при условии, когда действующий на клетку раздражитель имеет некоторую минимальную (пороговую) силу. Иначе говоря, когда сила раздражителя равна порогу раздражения.

Порог раздражения – это та наименьшая величина раздражителя, которая действуя на клетку какое-то определенное время, способна вызвать максимальное возбуждение.

Порог раздражения – та наименьшая величина раздражителя, при действии которой потенциал покоя может сместиться до уровня критической деполаризации и вызвать генерацию потенциала действия.

Порог раздражения – это та критическая величина деполяризации клеточной мембраны, при которой активируется перенос ионов натрия внутрь клетки.

Зависимость пороговой силы стимула от его длительности.

Пороговая сила любого раздражителя в определенных пределах находится в обратной зависимости от его длительности. Эта зависимость, открытая Вейсом, получила название кривой «сила – время» (рис.27). Кривая «сила – время» имеет форму, близкую к равносторонней гиперболе

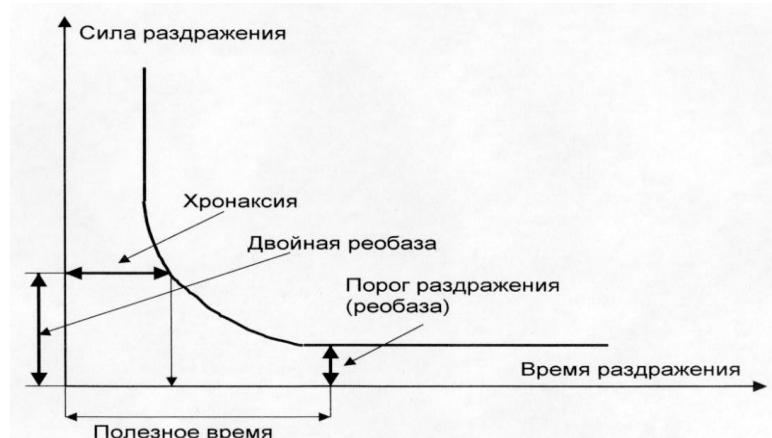


Рис. 27. Кривая «сила – время».

Из этой зависимости, прежде всего, следует:

- ток величиной ниже пороговой не вызывает возбуждения, как бы длительно он не действовал;
- какой бы сильный не был раздражитель, но если он действует очень короткое время, то возбуждение не возникает.

Минимальная сила тока, способная вызвать возбуждение, была названа реобазой (основной ток). Реобазы = порогу.

Наименьшее время, в течение которого должен действовать раздражитель в одну реобазы, чтобы вызвать возбуждение, получил название «полезное время» (дальнейшее его увеличение просто бесполезно).

Порог (реобазы) – величина не постоянная, зависящая от функционального состояния клеток в покое. Поэтому было предложено определять более точный показатель – хронаксию. Хронаксия – наименьшее время, в течение которого ток в две реобазы должен действовать на ткань, чтобы вызвать возбуждение.

Зависимость порога раздражения от крутизны (скорости) нарастания стимула.

Порог раздражения имеет наименьшую величину при импульсах электрического тока прямоугольной формы, когда сила нарастает очень быстро.

При уменьшении скорости нарастания стимула ускоряются процессы инактивации натриевой проницаемости (медленная деполяризация закрывает натриевые каналы и стимулирует работу калий-натриевой АТФазы).

Изменение возбудимости при возбуждении.

Мерило возбудимости – порог раздражения. При местном, локальном возбуждении (при действии допороговых стимулов) возбудимость увеличивается на пике возбуждения (рис.28).

Потенциал действия (распространяющееся возбуждение) сопровождается многофазными изменениями возбудимости (рис.29):

- при смещении мембранного потенциала до уровня критической деполяризации отмечается повышение возбудимости (снижение порога);
- в момент превышения мембранным потенциалом уровня критической деполяризации начинается лавинообразный поток ионов натрия в клетку и возбудимость резко падает до нуля. Это период рефрактерности или абсолютной невозбудимости, который продолжается до начала фазы реполяризации потенциала действия;
- при дальнейшей реполяризации возбудимость восстанавливается (относительная невозбудимость) и во время отрицательного следового потенциала становится супернормальной;
- во время положительного следового потенциала (следовая гиперполяризация) возбудимость снижается (субнормальная возбудимость).

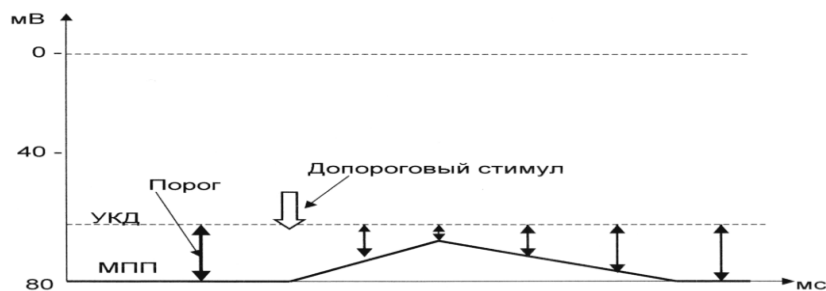


Рис. 28. Изменение возбудимости при местном (локальном) возбуждении:
УКД – уровень критической деполяризации; МПП – мембранный потенциал покоя

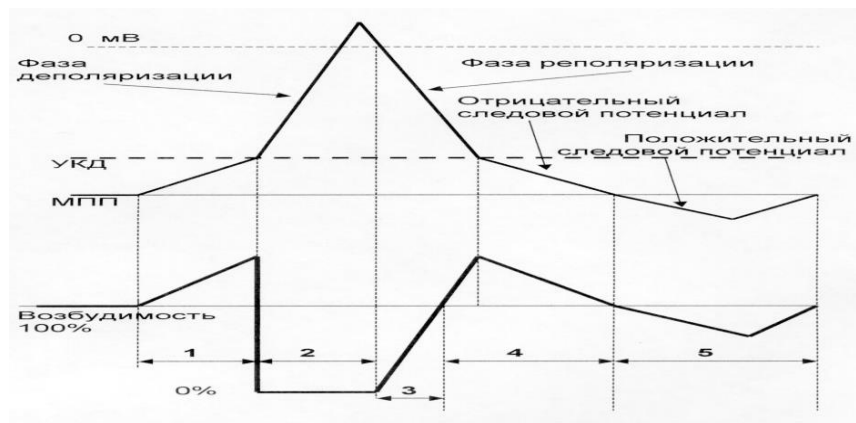


Рис. 29. Изменение возбудимости при распространяющемся возбуждении:

УКД – уровень критической деполяризации; МПП – мембранный потенциал покоя; 1 – начальная повышенная возбудимость; 2 – фаза рефрактерности; 3 – фаза относительной невозбудимости; 4 – супернормальная возбудимость; 5 – субнормальная возбудимость.

Потенциал действия – волна возбуждения, распространяющаяся по мембранам нервных и мышечных клеток. Потенциал действия обеспечивает передачу информации от рецепторов к нервным центрам, а от них к исполнительным органам. Сложная информация о действующих на организм раздражителях кодируется в виде отдельных групп потенциалов действия – рядов. Поскольку амплитуда и длительность отдельных потенциалов действия не меняются, то возможно только изменение частоты и количества потенциалов действия в ряду в зависимости от интенсивности раздражения (частотное кодирование, двоичный код). Такой способ кодирования и передачи информации является наиболее помехоустойчивым. В рецепторах и синапсах аналоговое кодирование информации. В живых организмах информация может передаваться и гуморальным путем, с помощью химических посредников (гормоны, метаболиты, медиаторы).

Потенциал действия распространяется по мембранам клеток за счет местных токов, возникающих между возбужденным и невозбужденным участками. Перезарядка мембраны – основная причина самораспространения возбуждения. Потенциал действия, возникнув на одном участке, является стимулом для соседних. Наступающая при возбуждении рефрактерность обуславливает поступательное движение потенциала действия. По мембранам мышечных клеток и по безмиелиновым нервным волокнам возбуждение распространяется непрерывно вдоль всей мембраны. В нервных волокнах, покрытых миелиновой оболочкой, потенциал действия распространяется скачкообразно (сальтаторно), перепрыгивая через участки волокна, покрытые миелином, с одного перехвата Ранвье на другой. Перехваты Ранвье представляют собой своеобразные станции ретрансляции, постоянно усиливающие сигнал, не давая ему угаснуть.

Причины сальтаторного проведения возбуждения заключаются в следующем:

- в перехватах Ранвье, свободных от миелина, сопротивление электрическому току минимальное;
- порог раздражения в перехватах очень низкий (5 – 6 мВ);
- амплитуда потенциала действия в каждом перехвате в 5-6 раз превышает порог раздражения в соседнем участке;
- плотность (количество) натриевых каналов в мембране перехвата очень большая.

Поэтому возбуждение, возникающее в одном перехвате, вызывает смещение электронов в межклеточной жидкости, которого достаточно, чтобы вызвать возбуждение на соседнем участке. Распространение потенциала действия само по себе не требует энергетических затрат, поэтому нервное волокно наименее утомляемое образование. Однако восстановление исходного состояния мембраны нервного волокна и поддержание ее в готовности к проведению нервного импульса связано с затратой энергии.

Таким образом, скорость проведения возбуждения по нервному волокну зависит от диаметра волокна (точнее от длины окружности осевого цилиндра, так как по нейроплазме возбуждение не проводится) и наличия перехватов Ранвье.

Вопросы для самоконтроля

1. Какая зависимость между порогом раздражения и возбудимостью?
2. Как изменится порог раздражения при уменьшении (при увеличении) возбудимости?
3. Как меняется возбудимость при местном возбуждении?
4. Как меняется возбудимость при распространяющемся возбуждении (потенциал действия)?
5. Какие фазы потенциала действия соответствуют состоянию абсолютной невозбудимости (рефрактерности) нервных клеток?

1.6. Законы проведения возбуждения в нервных стволах

Закон анатомической и физиологической непрерывности волокна. Любая травма волокна нарушает проводимость. При действии новокаина блокируются натриевые и калиевые каналы мембраны. Возникновение и проведение возбуждения в этом случае становится невозможным.

Изолированное проведение возбуждения в нервных стволах. Передача возбуждения через межклеточную среду с одного волокна на другое невозможно из-за значительной потери тока во внеклеточной среде.

Закон двустороннего проведения возбуждения.

В изолированном нервном волокне, в условиях эксперимента возбуждение проводится в обе стороны от места раздражения. Однако в целом организме по рефлекторной дуге возбуждение всегда распространяется в одном направлении – от рецептора к эффектору. Причины этого состоят в следующем:

- возбуждение в рефлекторной дуге первоначально всегда возникает в рецепторе;
- рефрактерность во время возбуждения обуславливает поступательное движение потенциала действия;
- возбуждение с одной нервной клетки на другую передается в синапсах с помощью медиатора, который может выделяться только в одном направлении.

Аксонный транспорт. Распространяющееся возбуждение влечет за собой волну активации внутриклеточных процессов. Вместе с тем внутри аксона и в других частях нервной клетки происходят перемещения материалов (белковые частицы, органоиды), прямо не связанные с потенциалом действия и имеющие совсем другие скорости. Существует два вида аксонного транспорта: быстрый и медленный.

Быстрый аксонный транспорт – 250 – 400 мм в сутки, транспорт везикул, митохондрий, белковых частиц. Осуществляется специальным транспортным механизмом, не нарушается при отделении аксона от клетки, но прекращается при разрушении микротрубочек и нейрофиламентов, а также при отсутствии в аксоне АТФ и ионов кальция. Этот вид транспорта осуществляется в обоих направлениях и от диаметра волокна не зависит.

Медленный аксонный транспорт – это перемещение всей массы белков цитоплазмы в дистальном направлении со скоростью 1 – 4 мм в сутки. Прекращается при отделении тела от аксона. Имеет особое значение в процессах роста и регенерации аксонов и дендритов нервной клетки и их разветвлений.

Синаптическая передача возбуждения. Синапсы – специализированные структуры, обеспечивающие передачу нервного импульса с аксона нервной клетки на другую клетку.

При поступлении возбуждения к окончанию аксона происходит высвобождение ранее накопленного химического вещества (медиатора), которое вызывает возбуждение или торможение на мембране иннервируемой клетки (постсинаптическая мембрана). В синапсе возбуждение всегда передается от пресинаптического (аксонного) участка к постсинаптической области соседней клетки. Таким образом, синапс работает по принципу клапана или диода.

Пресинаптическое нервное окончание характеризуется наличием большого количества субмикроскопических пузырьков (везикулы с медиатором) и митохондрий.

Ширина синаптической щели составляет 10 – 50 нм. При таких размерах электрическая передача возбуждения невозможна из-за значительной потери тока во внеклеточной среде.

На постсинаптической мембране, а точнее на субсинаптической мембране (участок постсинаптической мембраны, находящийся под нервным окончанием) имеются специфические мембранные рецепторы к данному медиатору. Кроме того, на субсинаптической мембране небольшое количество каналов для ионов натрия и чрезвычайно низкая чувствительность к действию электрического тока. Поэтому возникновение потенциала действия на субсинаптической мембране невозможно. Здесь возникает только локальное (местное, нераспространяющееся) возбуждение.

В состоянии покоя некоторые везикулы с медиатором, диффузно перемещаясь, подходят к пресинаптической мембране и медиатор попадает в синаптическую щель, диффундирует к постсинаптической мембране и обуславливает возникновение миниатюрных постсинаптических потенциалов.

Основные этапы передачи возбуждения в нервно-мышечных синапсах:

1. Возбуждение пресинаптической мембраны (распространение возбуждения по аксону от тела нервной клетки).

2. Проникновение через возбужденную мембрану в пресинаптическое окончание ионов кальция для увеличения скорости транспорта везикул с медиатором.

3. Выделение квантов медиатора в синаптическую щель. Квант медиатора – это содержимое одной везикулы. Квант медиатора ацетилхолина = 4000 молекул вещества.

4. Диффузия медиатора через синаптическую щель к субсинаптической мембране по межклеточной жидкости и взаимодействие медиатора с клеточными рецепторами субсинаптической мембраны.

5. Изменение неспецифической ионной проницаемости субсинаптической мембраны и возникновение на ней возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП), амплитуда которого зависит от количества выделенного медиатора из пресинаптического окончания.

6. Возникновение на постсинаптической мембране (рядом с субсинаптической) потенциалов действия, частота которых зависит от амплитуды ВПСП.

Процесс передачи возбуждения в нервно-мышечном синапсе представлен на рис.30.

В нейрональных синапсах на дендритах и телах вставочных и эфферентных нейронов возникновение постсинаптических потенциалов (возбуждающих или тормозных) влияет на транспорт веществ по нейрофибриллам нейрона, что приводит к генерации потенциалов действия в области аксонного холмика, если алгебраическая сумма возбуждающих и тормозных постсинаптических потенциалов превышает уровень критической деполяризации. В области аксонного холмика наибольшая плотность нейрофибрилл и натриевых каналов.

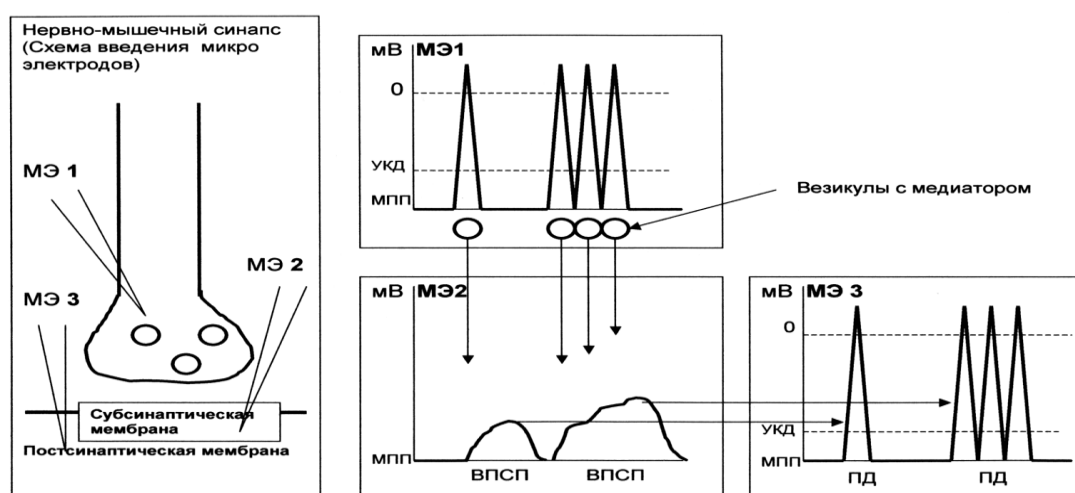


Рис. 30. Схематическое изображение процесса передачи возбуждения в нервно-мышечном синапсе:

МЭ — микроэлектроды, введенные в различные участки синапса; *ВПСП* — возбуждающий постсинаптический потенциал; *ПД* — потенциал действия; *УКД* — уровень критической деполяризации; *МПП* — мембранный потенциал покоя

Если алгебраическая сумма возбуждающих и тормозных постсинаптических потенциалов на теле нейрона приводит к гиперполяризации, то потенциалы действия в аксонном холмике не возникают, нейрон заторможен.

На одном нейроне может находиться 40000 и более синапсов. Число синаптических окончаний, образованных аксоном одного нейрона, может достигать 10000. В центральной нервной системе насчитывается около 10 триллионов нейронов. Если учесть астрономическую численность контактов между нейронами, становится ясно, насколько сложны механизмы и закономерности функционирования всей нервной системы.

В зависимости от того, какой медиатор синтезируется в нервной клетке, синапсы и постсинаптические рецепторы подразделяются:

- на холинэргические (медиатор ацетилхолин). Они составляют 5 – 10% всех синапсов. Рецепторы субсинаптических мембран делятся на Н-холинэргические и М-холинэргические.

- Н – холинэргические (никотин чувствительные) рецепторы находятся в нервно-мышечных синапсах, в синапсах вегетативной нервной системы. При взаимодействии ацетилхолина с этими рецепторами возникает деполяризация (возбуждающий постсинаптический потенциал – ВПСП). Блокируются эти рецепторы ядом кураре.

- М – холинэргические (мускарин чувствительные) рецепторы находятся в синапсах постганглионарных парасимпатических нервных волокнах. В свою очередь М-холинэргические рецепторы делят на М-1 и М-2 холинорецепторы. При взаимодействии ацетилхолина с М-1 холинорецепторами возникает гипер- поляризация (торможение). При взаимодействии ацетилхолина с М-2 рецепторами возникает деполяризация (возбуждение). Блокируются М-холинорецепторы атропином.

- на адренэргические (медиатор норадреналин). Они составляют всего 0,5% всех синапсов. Рецепторы субсинаптических мембран подразделяются на альфа и бета адренорецепторы. При взаимодействии норадреналина с альфа-адренорецепторами возникает возбуждение, а при взаимодействии с бета-адренорецепторами возникает торможение иннервируемых клеток.

Возбуждающий или тормозной характер действия медиатора определяется свойствами постсинаптической мембраны, ее рецепторами, а не самого медиатора.

В центральной нервной системе есть синапсы, медиаторами в которых являются:

- серотонин (0,5% всех синапсов);
- гистамин;
- аденозин (в синапсах метасимпатического отдела вегетативной нервной системы);
- глицин (в тормозных синапсах ЦНС),
- гамма-аминомасляная кислота (в тормозных синапсах ЦНС. 25-40 % всех синапсов).

Медиатор после взаимодействия с рецепторами субсинаптической мембраны инактивируется. Инактивация медиатора необходима для реполяризации постсинаптической мембраны и восстановления исходного потенциала.

Ацетилхолин действует на рецепторы постсинаптической мембраны нервно-мышечного синапса 1-2 мс. Потом часть ацетилхолина диффундирует в лимфу или кровь через межклеточную жидкость, а часть гидролизует ферментом холинэстеразой на холин и уксусную кислоту, которые могут поступать обратно в нервное окончание и использоваться для синтеза ацетилхолина.

Для норадреналина имеется фермент моноаминоксидаза. Для норадреналина наиболее характерен «обратный захват» медиатора пресинаптическими структурами.

Особенности проведения возбуждения в нервных центрах. Нервный центр – функциональное единство нейронов одной или нескольких структур центральной нервной системы, обеспечивающих целостные реакции организма или регуляцию той или иной функции. С системных позиций, с точки зрения теории функциональных систем нервный центр – это избирательная интеграция нервных структур различных уровней, необходимая для получения полезного, приспособительного результата.

К особенностям проведения возбуждения в нервных центрах относятся:

1. *Одностороннее проведение возбуждения* – обусловлено тем, что в рефлекторной дуге возбуждение всегда возникает в рецепторе. Кроме того, имеется рефрактерность в том месте, откуда ушло возбуждение. К причинам одностороннего проведения возбуждения относится и наличие синапсов, которые проводят возбуждение в одном направлении.

2. *Задержка проведения возбуждения* – обусловлена наличием синапсов, их количеством в рефлекторной дуге и функциональным состоянием постсинаптических мембран. Время рефлекса – это время от начала действия раздражителя до начала ответной реакции. Основное время рефлекса (истинное или центральное) – время проведения возбуждения в нервном центре. По нему можно судить о функциональном состоянии центральной нервной системы.

3. *Суммация возбуждения.* Различают временную и пространственную суммацию возбуждения. Временная суммация – это частотная характеристика импульсов, идущих по одному аксону, через один синапс. В основе пространственной суммации лежит конвергенция импульсов от разных нейронов к одному.

4. *Трансформация ритма возбуждения* – связана с функциональным состоянием постсинаптических мембран.

5. *Последействие или эффект пролонгированного возбуждения.* Раздражителя уже нет, а возбуждение в нервном центре продолжается. В основе может лежать реверберация или мультипликация.

6. *Наличие рефлекторного тонуса.* В состоянии покоя от нервного центра постоянно идут импульсы, которые обусловлены не только поступающей афферентацией, но и гуморальными влияниями. Некоторые нервные центры обладают автоматией.

7. *Зависимость от деятельности других нервных центров.* Проведение возбуждения в нервном центре всегда находится в тесной зависимости от функционального состояния других нервных центров (реципрокность).

8. *Быстрая утомляемость нервных центров.*
9. *Высокая чувствительность к недостатку кислорода.*
10. *Высокая пластичность* – способность к перестройке своей работы, своих функциональных воздействий в зависимости от изменившихся условий внешней или внутренней среды.

Вопросы для самоконтроля.

1. От каких факторов зависит скорость проведения возбуждения в нервных волокнах?
2. Какие черты характерны для нервных волокон А-альфа, А-бета, А-гамма, А-сигма, группы В и группы С?
3. Каковы причины одностороннего проведения возбуждения в рефлекторной дуге?
4. Какие особенности характеризуют проведение возбуждения в синапсах?
5. Какие факторы способствуют выделению медиатора в синапсах?
6. Какое вещество является блокатором Н-холинорецепторов в нервно-мышечных синапсах?
7. Какое вещество является блокатором М-холинорецепторов в вегетативных синапсах?
8. Каковы причины одностороннего проведения возбуждения в синапсах?
9. Каковы особенности проведения возбуждения в нервных центрах?
10. Что является основной причиной пространственной суммации возбуждения в нервных центрах?
11. Что является основной причиной временной суммации возбуждения в нервных центрах?
12. Что является основной причиной дивергенции возбуждения в центральной нервной системе?
13. Для чего нужна иррадиация (дивергенция) возбуждения в нервной системе?
14. Какой процесс является основой конвергенции возбуждения в центральной нервной системе?
15. Каковы функциональные значения конвергенции?
16. Какова основная причина трансформации ритма (частоты) возбуждения в нервных центрах?

1.7 Сенсорные рецепторы

Биохимические (мембранные) рецепторы – надмолекулярные структуры клетки, обеспечивающие взаимодействие с химическими веществами.

Сенсорные рецепторы – специализированные образования, воспринимающие адекватные для организма стимулы. Обеспечивают трансформацию (перевод) энергии определенного раздражителя в процесс нервного возбуждения.

Сенсорные рецепторы классифицируются:

по модальности адекватных раздражителей:

- на фоторецепторы (зрение);
- механорецепторы (тактильные, слуховые, мышечные)
- терморецепторы;
- хеморецепторы (обоняние);

по отношению к внешней среде:

- экстерорецепторы (зрение, слух, обоняние, осязание);
- интерорецепторы (рецепторы желудочно-кишечного тракта, сердечно-сосудистой системы, проприорецепторы мышц и суставов)

- вестибулорецепторы занимают промежуточное положение. Они находятся внутри организма, но возбуждаются внешним фактором – гравитацией.

по структурно – функциональным особенностям:

- на *первично чувствующие* (обонятельные, тактильные, проприорецепторы) – восприятие стимула осуществляется непосредственно окончаниями афферентного нейрона);

- *вторично чувствующие* (слух, зрение, вкус, вестибулярные) между действующим стимулом и афферентным нейроном располагается специализированная рецепторная клетка эпителиального происхождения, из которой при раздражении выделяется медиатор, действующий на окончание афферентного нейрона.

Сущность процесса рецепции сводится к следующему.

В рецепторной клетке или в нервном окончании при воздействии конкретного раздражителя меняется ионная проницаемость мембраны, что приводит к изменению мембранного потенциала.

В первично чувствующем рецепторе энергия раздражителя действует на нервное окончание сенсорного нейрона и приводит к появлению рецепторного или генераторного потенциала (рис.31). Рецепторный, т.к. возникает в рецепторе. Генераторный, т.к. вызывает возникновение (генерацию) потенциалов действия в соседнем участке нерва.

Между величиной стимула и величиной рецепторного потенциала существует логарифмическая зависимость.

Между величиной рецепторного потенциала и частотой возникновения потенциалов действия в соседнем участке нерва – прямая зависимость. Значит, между величиной стимула и частотой потенциалов действия – логарифмическая зависимость.

Между частотой потенциалов действия и ощущением – прямая зависимость. Значит, между величиной стимула и ощущением – логарифмическая зависимость (закон Вебера – Фехтнера).

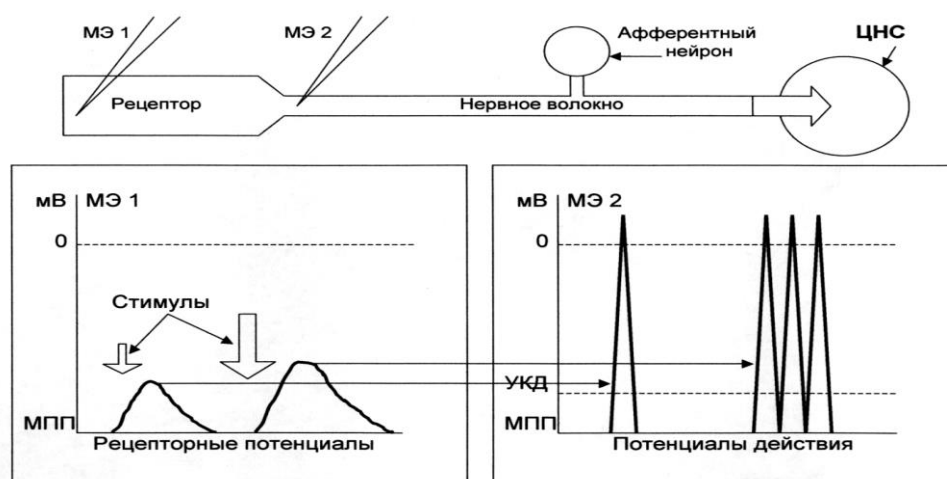


Рис. 31. Возникновение возбуждения в первично чувствующих рецепторах:
 МЭ – микроэлектроды; МПП – мембранный потенциал покоя; УКД – уровень критической деполяризации

Во вторично чувствующем рецепторе энергия раздражения действует на специализированную клетку, которая с афферентным нейроном связана синапсом.

Появление рецепторного потенциала приводит к выделению медиатора, который, взаимодействуя с рецепторами постсинаптической мембраны (нервного окончания), вызывает появление генераторного потенциала (или ВПСП). И уже генераторный потенциал вызывает генерацию потенциалов действия в нервном волокне (рис.32).

Между величиной стимула (сила раздражения) и величиной рецепторного потенциала – логарифмическая зависимость.

Между величиной рецепторного потенциала и количеством выделенного медиатора – прямая зависимость.

Между количеством выделенного медиатора и величиной генераторного потенциала – прямая зависимость.

Между величиной генераторного потенциала и частотой возникновения нервных импульсов (ПД) – прямая зависимость.

Значит, между величиной стимула и частотой возникновения потенциалов действия существует логарифмическая зависимость.

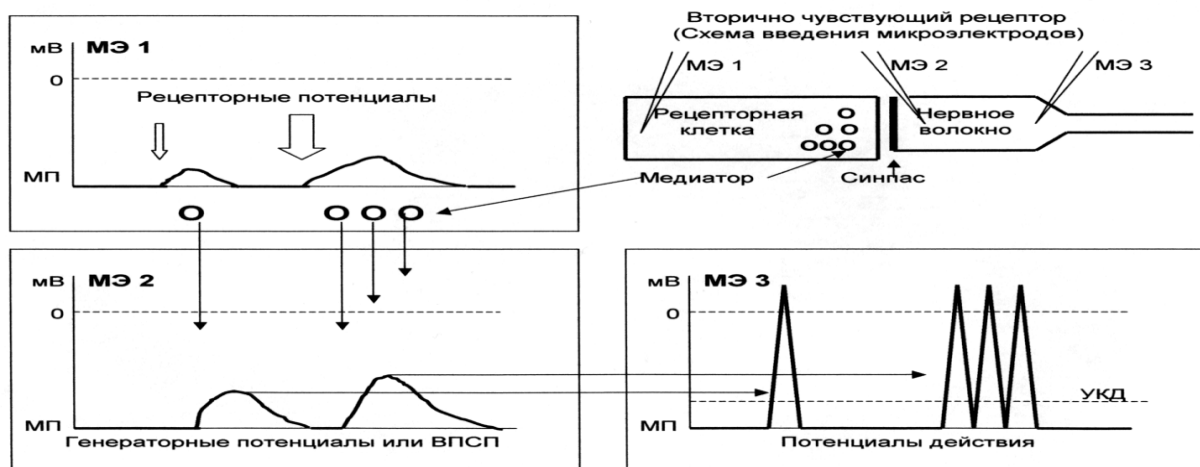


Рис. 32. Возникновение возбуждения во вторично чувствующих рецепторах:
МЭ – микроэлектроды; *МП* – мембранный потенциал покоя; *УКД* –
 уровень критической деполяризации

Вопросы для самоконтроля

1. Какова основная функция сенсорных рецепторов?
2. Какая зависимость обнаруживается между силой раздражения сенсорного рецептора и величиной рецепторного потенциала?
3. Какая зависимость проявляется между величиной деполяризации мембраны рецептора и частотой афферентных импульсов?
4. Какая зависимость обнаруживается между силой раздражения рецептора и частотой потенциалов действия, возникающих в афферентном нейроне?
5. Где возникают потенциалы действия в афферентных (эфферентных и вставочных) нейронах?
6. Какие свойства характеризуют рецепторный потенциал?
7. Какие свойства характеризуют генераторный потенциал во вторично чувствующих рецепторах?
8. Что характерно для первично чувствующих (вторично чувствующих) рецепторов?
9. Каковы общие свойства сенсорных рецепторов?

1.8 Принципы интегративно-координационной деятельности центральной нервной системы

Принцип единства дивергенции и конвергенции.

Морфологическим субстратом дивергенции (иррадиации) является терминальное ветвление аксона нервной клетки. Дивергенция определяет диффузное возбуждение всей нервной системы и лежит в основе одновременного вовлечения в рефлекторную реакцию и соматической, и вегетативной составляющей. Лежит в основе принципа обратной связи и принципа реципрокности. Дивергенции возбуждения препятствуют многочисленные тормозные процессы. Дивергенция создает условия для конвергенции.

Конвергенция – схождение возбуждения от многих нейронов на теле (дендритах) одного единственного нейрона. Конвергенция обуславливает строго дифференцированный характер реакций организма, лежит в основе пространственной суммации возбуждения, является морфологическим субстратом общего конечного пути. Конвергенция – один из механизмов образования условного рефлекса.

Принцип обратной связи. Принцип обратной связи заключается в воздействии результатов функционирования какой-либо системы (выхода системы) на характер функционирования этой системы. Различают положительную и отрицательную обратную связь. Положительная обратная связь приводит к усилению любого процесса и для целей саморегуляции функций в организме не подходит. В основе саморегуляции функций в организме лежат отрицательные обратные связи, обеспечивающие возвращение любой функции на исходный уровень и поддержание постоянства внутренней среды организма.

В поведенческих реакциях обратная связь необходима для контроля целесообразности деятельности (стадия обратной афферентации деятельности функциональных систем).

Принцип реципрокности (соотнесенности).

Реципрокность – один из физиологических механизмов координации деятельности нервных центров, обеспечивающий взаимное, противоположно направленное регулирующее влияние на функции органов и тканей. При возбуждении (активации) одной функции другая (противоположная) должна быть заторможена. Реципрокные взаимоотношения в деятельности нервных клеток дыхательного центра (вдох-выдох), в актах жевания и глотания, глотания и дыхания, в деятельности нервных центров мышц антагонистов, в деятельности симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы, полушарий головного мозга человека.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие принципы интегративно-координационной лежат в основе деятельности нервной системы?
2. Что является основной причиной дивергенции возбуждения в нервной системе?
3. Для чего нужна иррадиация (дивергенция) возбуждения?
4. Какой процесс лежит в основе конвергенции возбуждения?
5. Каковы функциональные значения конвергенции?
6. Каково значение обратных связей в деятельности ЦНС?
7. О чем говорит принцип реципрокности?

1.9. Вегетативная нервная система

В начале 19 века французский врач Мари Франсуа Биша предложил разделить функции организма на анимальные (соматические) и вегетативные (висцеральные). Соответственно и нервная система была поделена на соматическую нервную систему и вегетативную

Соматическая нервная система обеспечивает сенсорные и моторные функции. К ней относятся экстерорецепторы и органы движения.

Вегетативная нервная система иннервирует все органы и ткани (в том числе и соматическую нервную систему). Отвечает за обмен веществ и тесно связанные с его поддержанием функции: дыхание, кровообращение, пищеварение, выделение и др. Было предложено называть вегетативную нервную систему автономной или произвольной (независимой от сознания и воли).

Сравнительная характеристика соматической и вегетативной нервной системы. Соматическая нервная система и вегетативная нервная система имеют ряд существенных морфологических и функциональных отличий (таблица 6). Вегетативная нервная система формирует вегетативную часть любого эфферентного возбуждения, подготавливая и обеспечивая соматическое действие (любой поведенческий акт) соответствующими метаболическими процессами.

Вегетативная нервная система формирует вегетативную часть любого эфферентного возбуждения, подготавливая и обеспечивая соматическое действие (любой поведенческий акт) соответствующими метаболическими процессами.

Таблица 6

Сравнительная характеристика соматической и вегетативной нервной системы

Соматическая нервная система	Вегетативная нервная система
Эффекторные клетки в сером веществе спинного и головного мозга	Эффекторные клетки рассеяны на периферии, образуют скопления, ганглии
Эффекторное звено рефлекторной дуги одно-нейронное	Двунейронное эфферентное звено. Один нейрон находится в ЦНС, а второй в вегетативном ганглии.
Эфферентные волокна иннервируют скелетные мышцы	Эфферентные волокна иннервируют все органы и ткани
Выход волокон строго сегментарно, начиная с передних бугров четверохолмия до конца спинного мозга	Выход волокон из четырех участков: средний мозг, продолговатый мозг, грудной, поясничный и крестцовый отделы спинного мозга
Диаметр волокон 12-14 мкм	В два раза меньше
Скорость распространения возбуждения большая	Скорость распространения возбуждения малая
Медиатор - ацетилхолин	Медиаторы: ацетилхолин, норадреналин, аденозин

Сравнительная характеристика симпатического и парасимпатического отдела вегетативной нервной систем. Делить вегетативную нервную систему на симпатический и парасимпатический отделы предложено на основании различий в расположении вегетативных ганглиев и различной фармакологической чувствительности вегетативных синапсов к никотину, мускарину и атропину (Таблица 7).

Таблица 7

Сравнительная характеристика симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы

<i>Симпатический отдел вегетативной нервной системы</i>	<i>Парасимпатический отдел вегетативной нервной системы</i>
Нервные центры находятся в гипоталамусе, грудном и поясничном отделах спинного мозга	Нервные центры находятся в гипоталамусе, среднем мозге, продолговатом мозге и в крестцовом отделе спинного мозга
Вегетативные ганглии располагаются вблизи спинного мозга	Вегетативные ганглии располагаются вблизи эффекторного органа
Преганглионарные волокна короткие, а постганглионарные длинные	Преганглионарные волокна длинные, а постганглионарные короткие
Эффекторная реакция генерализована	Эффекторная реакция локализована
Везикулярные утолщения с медиатором на протяжении нервного волокна	Концевое утолщение с медиатором одно

<i>Симпатический отдел вегетативной нервной системы</i>	<i>Парасимпатический отдел вегетативной нервной системы</i>
Медиатор концевых аппаратов (постганглионарных нейронов) – норадреналин	Медиатор концевых аппаратов – ацетилхолин
Стимулирует катаболизм (диссимиляцию)	Стимулирует анаболизм (ассимиляцию)
Эффекты проявляются при аварийных (стрессовых) ситуациях	Эффекты проявляются в покое, стабилизируют внутреннюю среду организма
Вызывает усиление и учащение сокращений сердца	Вызывает ослабление и урежение сокращений сердца
Повышение тонуса кровеносных сосудов (кроме сосудов сердечной мышцы – там снижение тонуса сосудов и увеличение кровотока)	Снижение тонуса мозговых сосудов, снижение тонуса сосудов органов малого таза. Повышение тонуса сосудов сердечной мышцы.
Повышение системного артериального давления	Снижение системного артериального давления
Повышение содержания глюкозы в крови	Увеличение секреции инсулина и снижение глюкозы в крови
Расслабление гладкомышечных клеток бронхов и увеличение дыхательного объема и минутной вентиляции легких	Сокращение гладкомышечных клеток бронхов и затруднение дыхания
Торможение деятельности желудочно-кишечного тракта	Активация деятельности желудочно-кишечного тракта
Расслабление гладкомышечных клеток стенки мочевого пузыря и сокращение гладкомышечных клеток сфинктера	Сокращение гладкомышечных клеток стенки мочевого пузыря и расслабление сфинктера мочеиспускательного канала
Увеличение диаметра зрачка (сокращение радиальных мышц радужной оболочки)	Уменьшение диаметра зрачка (сокращение циркулярных мышц радужной оболочки глаза)
Усиление потоотделения («холодный», липкий пот). Иннервация симпатическая, а медиатор ацетилхолин	Потовые железы не имеют парасимпатической иннервации, хотя медиатор – ацетилхолин («теплый», жидкий пот)
Торможение слюноотделения (слюны мало и она густая)	Активация слюноотделения (слюны много и она жидкая вследствие усиления кровотока в слюнных железах)
Усиление секреции мозговым веществом надпочечников адреналина (преганглионарные волокна, медиатор – ацетилхолин)	

Метасимпатический отдел вегетативной нервной системы. Большинство внутренних органов и тканей имеют собственный базовый нервный механизм регуляции. Это комплекс микроганглионарных образований, расположенных в стенках внутренних органов: сердца, бронхов, пищеварительного тракта,

мочевого пузыря, матки, желчного пузыря и желчных путей, в кровеносных сосудах. Микроганглии подобны ядерным образованиям центральной нервной системы и изолированы от окружающих тканей. Тела нейронов имеют множество синапсов. Передача возбуждения в ганглиях метасимпатической системы опосредуется норадреналином и ацетилхолином, а в постганглионарных волокнах выделяется медиатор – аденозин, приводящий к расслаблению любых гладкомышечных клеток. Зона иннервации ограничена.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие признаки характерны для вегетативной нервной системы?
2. Какие признаки характерны для соматической нервной системы?
3. Что характерно для симпатического (парасимпатического) отдела вегетативной нервной системы?
4. Как влияет раздражение симпатических (парасимпатических) нервов на деятельность сердца?
5. Как влияет раздражение симпатических (парасимпатических) нервов на деятельность желудочно-кишечного тракта?
6. Как влияет раздражение симпатических (парасимпатических) нервов на диаметр зрачка и мышцы радужной оболочки глаза?
7. Как влияет раздражение симпатических (парасимпатических) нервов на мускулатуру бронхов?
8. Как влияет возбуждение симпатического (парасимпатического) отдела вегетативной нервной системы на энергетические процессы в организме?
9. Как влияет возбуждение симпатического (парасимпатического) отдела вегетативной нервной системы на мышечные структуры мочевого пузыря?
10. Что характерно для метасимпатического отдела вегетативной нервной системы?
11. Какой медиатор выделяется в симпатических (парасимпатических) вегетативных ганглиях?
12. Какой медиатор выделяется в концевых аппаратах симпатических (парасимпатических) нервов?

Раздел 2. Психофизиология сенсорных систем

2.1. Психофизиология сенсорных систем как наука

Для того, чтобы адекватно реагировать на постоянно изменяющиеся условия среды, организм должен постоянно получать неискаженную информацию о характере изменений. Эту работу осуществляют специальные образования – сенсорные системы.

Сенсорные системы представляют собой систему входа информации в мозг и анализа этой информации. Процесс передачи сенсорных сигналов сопровождается их преобразованием и перекодированием и завершается высшим анализом и синтезом (опознанием образа).

На протяжении столетий то, что называется сейчас сенсорными системами, называлось органами чувств. Но это не одно и то же. В современном понимании органами чувств называются периферические отделы сенсорных систем. Кроме того, орган чувств – это анатомически обособленное структурное образование, предназначенное для выполнения определенной физиологической функции. А сенсорная система – это понятие более функциональное. Синонимом понятия «сенсорная система» является понятие «анализатор», которое ввел в физиологию И.П. Павлов в 1909 г.

По Павлову, анализатор включает три составные части:

- периферический отдел – воспринимающие нервные окончания – рецепторы;
- проводниковый отдел – отходящие от рецепторов нервные волокна, ведущие в центральную нервную систему;
- центральный отдел – корковый центр, где происходит высший анализ поступающей информации и формируется ответная реакция организма на стимул;

Современные исследования показали, что такая схема является слишком упрощенной. На самом деле между рецептором и корковым концом анализатора имеется большое число промежуточных звеньев (ядра продолговатого, среднего мозга и таламуса), которые не просто являются пассивными переключателями сенсорной информации, а осуществляют функцию ее поэтапной переработки. Кроме того, вышележащие уровни сенсорных систем могут оказывать регулирующее влияние на нижележащие. Поэтому можно считать понятия «сенсорная система» и «анализатор» синонимами только с учетом этих корректив. На сегодняшний день термин «сенсорная система» является более приемлемым.

В соответствии с современными представлениями, сенсорные системы – это специализированные части нервной системы, включающие периферические рецепторы (сенсорные органы, или органы чувств), отходящие от них нервные волокна (проводящие пути) и клетки центральной нервной системы, сгруппированные вместе (сенсорные центры). Каждая область мозга, в которой находится сенсорный центр (ядро) и осуществляется переключение нервных волокон, образует уровень сенсорной системы. После переключения нервный сигнал по аксонам клеток сенсорных ядер передается следующим уровням, вплоть до коры головного мозга – экранной структуры, где находятся первичные проекционные зоны анализатора (по Павлову – корковый конец анализатора), окруженные вторичными сенсорными и ассоциативными полями коры. Кроме ядерных образований во всех отделах мозга, а особенно в коре больших полушарий, имеются нервные клетки, не сгруппированные в ядра (так называемые диффузные нервные элементы).

Сенсорная психофизиология является составной частью физиологии человека. Она изучает процессы переработки информации о тех событиях и изменениях, которые произошли в окружающем мире и внутренней среде организма.

Задачей сенсорной психофизиологии является изучение конструкции и организации сенсорных систем, принципов кодирования сенсорной информации, закономерностей преобразования действующего стимула в ощущение.

Предмет сенсорной психофизиологии составляют три вопроса:

1. Каким образом энергия сенсорного стимула, имеющая различную физическую и химическую природу, порождает универсальный нервный код – потенциал действия?

2. Каким образом в упорядоченности нервных импульсов кодируется информация о разных физико-химических параметрах раздражителя, как происходит ее передача и перекодирование на разных уровнях сенсорной системы?

3. Каким образом многообразие нервных импульсов порождает многообразие психических переживаний – ощущений и восприятий?

Методы исследования в сенсорной психофизиологии

Сенсорная психофизиология использует в основном те же методы, что и физиология центральной нервной системы, и физиология высшей нервной деятельности.

1. *Анатомо-морфологический и гистологический методы* используются для изучения структуры, конструкции сенсорных систем. Анатомо-морфологический метод позволяет изучить строение отдельных образований нервной системы, участвующих в сенсорных процессах, а также установить анатомические связи между отдельными звеньями анализаторов. Гистологиче-

ский метод изучает особенности микроструктуры рецепторов и центральных образований анализатора, характер межнейронных связей в различных его отделах.

2. *Нейрофизиологический и психофизиологический методы* являются наиболее распространенными и перспективными в сенсорной физиологии. Они основаны на регистрации электрофизиологических реакций различных отделов нервной системы при протекании в организме разнообразных сенсорных процессов. Это может быть:

- 1) регистрация суммарной электроэнцефалограммы;
- 2) регистрация вызванных потенциалов, возникающих в локальных участках мозга при действии сенсорных стимулов;
- 3) исследование активности одиночных нейронов с помощью микроэлектродной техники.

Психофизиологический метод помимо регистрации электрических процессов изучает также субъективные процессы, отражающие механизмы декодирования информации и формирования субъективного образа на основе действующего раздражителя.

3. *Условно-рефлекторный метод*. В его основе лежит оценка информативной значимости сенсорного раздражителя по скорости образования, устойчивости и прочности условных рефлексов. Метод дает очень ценные сведения по физиологии сенсорных систем различных животных, особенно в сравнительном аспекте. В последнее время часто применяется в сочетании с электрофизиологическими методиками.

4. *Психофизический метод* используется при проведении исследований на человеке, у которого можно получить вербальный ответ по поводу субъективных ощущений, возникающих при действии сенсорного стимула (что невозможно в исследованиях на животных). Кроме вербального отчета, испытуемый может отвечать на стимул какой-либо инструментальной реакцией в соответствии с условиями эксперимента.

Психофизические методы широко используются в сенсорной физиологии в различных модификациях. Это методы определения абсолютных и дифференциальных порогов, адаптометрические методы; методы, определение остроты и поля зрения, порогов цветоощущения и др.

К психофизическим методам также относятся некоторые клинические пробы, которые используются для диагностики нарушений чувствительности.

В основе любого психофизического метода лежит соотношение физических параметров сенсорного стимула, которые можно измерить, с соответствующими им субъективными величинами. Эти субъективные величины можно представить на условной шкале. Могут быть грубые градации – «вижу – не ви-

жу», «больше – меньше», «громче – тише», либо тонкая количественная оценка субъективных ощущений.

5. *Нейропсихологический метод* основан на изучении физиологической роли различных структур центральной нервной системы в сенсорных процессах. Наиболее распространенная методика – разрушение каких-либо отделов анализатора у животных, коагуляция, холодовое или химическое воздействие на нейроны. О нарушении сенсорных функций после такого разрушения судят по поведенческим реакциям или выпадению условных рефлексов.

Другой метод, распространенный в нейропсихологии, но редко используемый в физиологии – метод электрической стимуляции. В редких случаях, в соответствии с клиническими показаниями, его применяют при проведении исследований на человеке. При этом можно получить словесный ответ о возникающих при стимуляции субъективных ощущениях. Важное значение этот метод имеет для выявления расстройств у больных, перенесших нейрохирургические операции с удалением тех или иных структур головного мозга.

Наиболее полную информацию о работе сенсорных систем можно получить только при использовании комплексного подхода с применением различных методов исследования.

6. *Метод моделирования и протезирования сенсорных функций.* Моделирование позволяет изучить на искусственно созданной модели взаимодействие элементов сенсорной системы. Протезирование позволяет практически проверить истинность знаний о строении и функциях сенсорных систем.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение понятия сенсорных систем
2. Какие основные вопросы рассматривает предмет сенсорной психофизиологии
3. Перечислите методы исследования сенсорной психофизиологии
4. Что такое комплексный подход в психофизиологии
5. Какой метод исследования позволяет судить о нарушении сенсорных функций

2.2. Принципы организации сенсорных систем

Сенсорные системы выполняют функции приема, передачи и анализа информации из внешней или внутренней среды.

В этом процессе выделяются основные этапы:

1) возбуждение рецепторов в ответ на действие адекватного стимула (формирование рецепторного потенциала);

2) передача нервного возбуждения от рецепторов в высшие отделы центральной нервной системы;

3) анализ поступающего сигнала в центральных отделах анализатора и выделение из него биологически значимой информации;

4) формирование субъективного образа, адекватного действующему раздражителю;

5) опознание, классификация, идентификация стимула, принятие решения и формирования ответной реакции организма.

Все сенсорные системы выполняют одинаковую функцию и, следовательно, имеют сходные принципы конструкции и организации:

1. Принцип многоэтажности (или многослойности) сенсорных систем.

Он раскрывает наличие нескольких слоев нервных клеток, первый из которых связан с рецепторными элементами, а последний с нейронами ассоциативных зон коры больших полушарий. Между собой этажи связаны аксонами их нейронов. Такое построение сенсорных систем обеспечивает поэтапную переработку информации на каждом из промежуточных уровней. При этом на каждом этапе происходит переработка каких-либо отдельных параметров сенсорного сигнала. Кроме того, этот принцип позволяет организму быстро реагировать на простые сигналы, которые анализируются на промежуточных уровнях.

2. Принцип многоканальности проведения информации. В каждом слое анализатора располагается множество (десятки и сотни тысяч) нервных элементов, которые связаны с множеством элементов следующего слоя. Как правило, разные каналы не дублируют друг друга, а служат для передачи информации о различных свойствах сенсорного стимула.

На более высоких уровнях сенсорных систем выделяют следующие каналы передачи информации:

- специфический (проекционный);
- ассоциативный;
- неспецифический.

По специфическому каналу передаются сведения о физических параметрах стимула. По ассоциативному каналу – сведения о его биологической значимости. Неспецифические пути служат для активации и настройки центральных звеньев анализатора на восприятие той или иной информации.

3. Принцип конвергенции и дивергенции. В конструкции сенсорных систем не соблюдается линейная связь между нейронами ниже и вышележащих уровней. Каждый нейрон получает информацию от десятков и сотен нейронов нижележащего уровня (принцип конвергенции). Образуется суживающаяся сенсорная воронка. Например, в сетчатке глаза примерно 130 млн рецепторов, а в слое выходных ганглиозных клеток всего 250 тыс. нейронов.

В сенсорных системах помимо принципа конвергенции можно выделить принцип дивергенции, который представлен в расширяющихся сенсорных воронках. Это происходит, когда нейрон посылает разветвления своего аксона к десяткам и сотням нейронов вышележащего уровня. Расширяющиеся воронки формируются на высоких уровнях зрительной системы, а также других системах (например, в слуховой). Физиологический смысл принципа конвергенции сводится к уменьшению количества информации, передаваемой в мозг, а дивергенции – к обеспечению более подробного и сложного анализа разных признаков сигнала.

4. Принцип обратной связи. В сенсорных системах действуют положительные и отрицательные обратные связи. Положительные связи используются для усиления и анализа слабых сигналов, а также для выделения сигналов из «шума», т.е. из биологически незначимой в данный момент информации. Отрицательные обратные связи предотвращают чрезмерное возбуждение нейронов при действии стимулов высокой интенсивности. Совместное действие положительных и отрицательных обратных связей позволяет отфильтровать избыточную информацию и выделить биологически значимые признаки сигналов

Кроме того, сенсорная система состоит не из лестницы релейных образований, а из аппаратов управления процессом обработки и передачи информации с нижележащих уровней на вышележащие, и каждый уровень системы должен работать минимум на основе двух входов: входа информации (восходящий путь) и входа управления (нисходящий путь).

Благодаря деятельности нисходящих связей обеспечивается регуляция пороговой чувствительности и пропускной способности в сенсорных системах, так как сенсорная система способна обработать за единицу времени объём информации во много раз меньший, чем тот, который может поступать на её вход. Направленность нисходящих влияний определяется доминирующей потребностью как предпосылкой образования доминанты при использовании аппаратов памяти. В связи с этим особенно важной оказывается корковая регуляция, которая осуществляет три функции: пусковую, коррегирующую и поддерживающую. Значение первой функции состоит в открытии и блокировании сенсорных входов; второй – в трансформации нервной сигнализации или в обеспечении условий, при которых ранее разбалансированные сенсорные системы могут быть приведены к такому режиму деятельности, когда создаются необходимые условия для их наиболее полного взаимодействия и интеграции; значение третьей функции состоит в поддержании возбудимости глубоких структур данной сенсорной системы на уровне, оптимально приспособленном к восприятию и передаче сигнала в восходящем направлении.

5. *Принцип двусторонней симметрии.* Любая сенсорная система построена по принципу билатеральной симметрии, т.е. рецепторные аппараты и центральные звенья парные, зеркально расположенные. Рецепторы, расположенные на одной половине тела, связаны с противоположной стороной центрального отдела анализатора, так как афферентные пути от рецепторов переходят на противоположную сторону главным образом на уровне продолговатого мозга. Однако, как правило, этот принцип проявляется лишь в относительной степени, так как часто афферентный путь от рецепторов может быть связан с обоими симметричными полушариями мозга. Связь с контралатеральным полушарием выражена сильнее благодаря большему числу направляющихся туда сенсорных волокон. Между симметричными отделами сенсорных систем устанавливаются горизонтальные комиссуральные связи, обеспечивающие их взаимодействие.

Основным механизмом парной деятельности сенсорной системы является механизм функциональной асимметрии при действии объектов, различным образом локализованных в пространстве

Вопросы для самоконтроля

1. Какие этапы можно выделить в процессе переработки информации в сенсорных системах?
2. Каково назначение отдельных уровней и отдельных каналов сенсорной системы?
3. Приведите пример многоканальности и многоуровневости сенсорных систем.
4. В чем заключается физиологический смысл принципа конвергенции и дивергенции в организации сенсорных систем?
5. Каково значение обратных связей в организации сенсорных систем?
6. Раскройте сущность принципа двусторонней симметрии и его относительность.

2.3. Принципы кодирования сенсорной информации

Процесс переработки сенсорной информации условно делится на три этапа:

1. Кодирование информации, т.е. процесс формирования нервной активности под влиянием энергии внешнего раздражителя.
2. Передача и перекодирование – процесс трансформации нервной активности на разных уровнях анализатора.

3. Декодирование информации – процесс формирования субъективного образа действующего раздражителя.

Остановимся на первом этапе переработки сенсорной информации – кодировании, которое осуществляется на уровне рецепторных структур.

Для всех сенсорных стимулов можно выделить следующие параметры: качественное своеобразие (модальность) раздражителя; амплитудные (силовые) характеристики или интенсивность; временные параметры (начало и конец действия стимула, продолжительность действия, частота и т.д.); пространственные характеристики (пространственная локализация источника раздражителя, его удаленность, размеры, форма, направление движения); пространственно-временные характеристики (скорость перемещения стимула); амплитудно-временные характеристики (изменение интенсивности действующего стимула во времени).

1. *Модальность* – это совокупность сходных сенсорных впечатлений, которые обеспечиваются определенным органом, т.е. модальность – понятие не физическое, а субъективное. По отношению к разным сенсорным системам различают зрительную, слуховую, тепловую, холодовую, тактильную, болевую, вкусовую, обонятельную модальность.

Модальность раздражителя кодируется в рецепторах и связана с их специфичностью и избирательностью к определенному виду сенсорного воздействия. При этом физиологически адекватный раздражитель, к которому специализирован данный рецептор, способен вызвать процесс возбуждения при минимальных величинах раздражителя. Например, обонятельные рецепторы способны возбудиться при действии одиночных молекул пахучего вещества. Для возбуждения фоторецепторов достаточно

3 – 10 квантов световой энергии.

2. *Интенсивность*. Каждая сенсорная система настроена на работу в определенном диапазоне интенсивностей стимула.

Стимул, который не вызывает генерацию рецепторного потенциала, называется подпороговым. Стимул, вызывающий генерацию рецепторного потенциала минимальной амплитуды, называется пороговым для данного рецептора, а величина порогового стимула называется абсолютным порогом. В сенсорной физиологии пороговой называется такая величина стимула, вероятность восприятия которого равна 0,75 (т.е. правильный ответ о наличии стимула дается в 75% случаях его действия).

Понятие абсолютного порога для рецептора нельзя смешивать с порогом субъективного ощущения у человека. При низкой интенсивности стимула рецептор может генерировать потенциал, однако субъективное ощущение не возникнет. Порог ощущения всегда выше порога возбуждения рецептора.

Абсолютный порог раздражения позволяет рецепторам осуществить качественный анализ сенсорного стимула. Но помимо качественного анализа сенсорные системы осуществляют и количественный анализ раздражителей, который начинается со сравнительной оценки интенсивности раздражителей: более сильное раздражение вызывает более сильное ощущение.

В 1834 г. немецкий физиолог Эрнст Вебер показал, что при последовательном действии двух раздражителей единой природы второй раздражитель будет восприниматься как больший или меньший относительно первого лишь в том случае, если величина прироста или уменьшения раздражения будет соответствовать определенной, достаточно постоянной величине. Эта величина называется дифференциальным или разностным порогом раздражения, или порогом различия.

В 1860 г. немецкий физик и психолог Густав Фехнер провел математический анализ результатов Вебера и вывел закон о логарифмической зависимости между ощущением и силой раздражения (закон Вебера–Фехнера):

$$E = a \cdot \log J + b,$$

где E – величина ощущения;

J – сила раздражения;

a и b – константы, различные для разных сигналов.

Этот закон действует в диапазоне раздражителей средней силы, но не оправдывается ни для очень слабых, ни для очень сильных раздражителей. В дальнейшем появилось уточнение, которое называется законом степени (по Стивенсу) и гласит, в отличие от закона Вебера – Фехнера, что интенсивность ощущения пропорциональна не логарифму раздражения, а раздражению, возведенному в степень n , причём для большинства ощущений величина степени меньше единицы.

Интенсивность стимула, превышающая пороговый уровень, кодируется на уровне рецепторов разными способами:

- изменением частоты импульсации. Этот способ наиболее распространен в сенсорных системах. При увеличении интенсивности стимула увеличивается и частота генерируемых потенциалов действия;
- численным кодированием. Сила стимула кодируется количеством возникающих в рецепторе импульсов, т.е. в единицу времени генерируется строго определенное количество импульсов (плотность);
- изменением числа активированных рецепторов. Так как рецепторы одной и той же сенсорной системы имеют разные уровни абсолютного порога, то при увеличении интенсивности стимула в работу вовлекается все большее число активированных рецепторов.

3. *Временные характеристики.* Протекание процессов во времени кодируется: специфическими ответами рецепторов на начало (*on*-ответ) или окончание (*off*-ответ) действия раздражителя, а иногда на то и другое (*on-off*-ответ); продолжительностью залпа импульсов в ответ на длительно действующий стимул.

Кодирование временных параметров различается в быстро и медленно адаптирующихся рецепторах. Медленно адаптирующиеся рецепторы отвечают длительным тоническим разрядом в течение всего времени действующего раздражителя (например, проприорецепторы). Быстро адаптирующиеся рецепторы дают только фазные *on*- и *off*-ответы, а в период стационарного действия раздражителя либо вообще не возбуждаются, либо отвечают незначительным увеличением частоты импульсации.

Временные параметры стимула играют существенную роль в обнаружении и различении параметров сенсорных сигналов. Влияние времени предъявления стимула сказывается как на пороговом, так и на надпороговом уровне интенсивности сигнала. На пороговом уровне интенсивности время его предъявления приводит к существенным изменениям значений абсолютного порога (порога обнаружения сигнала). По мере увеличения длительности стимула абсолютный порог постепенно снижается до определенной длительности стимула. Время, в течение которого происходит снижение абсолютного порога называется *временем суммации*. Вместе с тем, это снижение порога наблюдается лишь до определенных значений длительности стимула, и последующее увеличение его длительности уже не вызывает снижения абсолютного порога. Максимальное значение длительности сигнала, после которого прекращается снижение значений абсолютного порога, называется *критическим временем суммации*. В зависимости от параметров стимула и сенсорной модальности критическое время суммации колеблется от 100 до 200 мс.

При действии надпорогового уровня интенсивности стимула увеличение длительности сигнала приводит к росту величины ощущения, который, однако, ограничен во времени. С определенных значений этой длительности величина ощущения начинает постепенно снижаться, что свидетельствует о снижении чувствительности сенсорной системы к использованному стимулу, т. е. свидетельствует о ее адаптации.

4. *Пространственные характеристики.* Одиночный рецептор не может передавать информацию о таких пространственных характеристиках действующего стимула, как размер, форма, удаленность и др. Любое сенсорное раздражение воздействует на определенное количество рецепторов данной сенсорной системы – рецептивное поле.

Рецептивное поле – это участок рецепторной поверхности, с которым связан какой-либо нейрон вышележащего уровня. Форма рецептивного поля может быть различной (округлой, овальной, прямоугольной). Рецептивное поле может иметь возбудимые и тормозные зоны. Рецептивные поля соседних волокон бывают широкими, если связаны с множеством рецепторов, распределенных на большом расстоянии, и узкими, если область, связанная с волокном, очень ограничена. Рецептивные поля, как правило, перекрываются. Размер рецептивного поля и отдельных его зон может меняться в зависимости от характера стимула. Это явление называется перестройкой рецептивных полей. В совокупности рецептивные поля многих тысяч нейронов формируют сложный пространственный образ объекта. Причем это происходит не только на уровне рецептивной системы, но и на более высоких уровнях. В некоторых случаях пространственные характеристики стимула оцениваются по его амплитудным параметрам. Например, локализацию источника звука можно оценить по неодинаковой силе возбуждения слуховых рецепторов слева и справа.

5. Скорость движения (пространственно-временные характеристики).

В кодировании этого параметра принимают участие особым образом ориентированные рецептивные поля. Скорость движения кодируется быстротой последовательного возбуждения рецепторов внутри данного рецептивного поля. Информация от рецепторов поступает к нейрону вышележащего уровня, который как бы суммирует потоки импульсов от каждого рецептора, т.е. является детектором скорости. Эффективность кодирования информации повышается при увеличении скорости ее передачи. Надежность передачи информации в нервной системе обусловлена дублированием каналов связи, элементов и систем (структурной избыточностью) и «излишним» числом импульсов в разрядке, а также повышением возбудимости нервной клетки (функциональной избыточностью).

Передача нервной активности от рецепторов к сенсорным ядрам осуществляется обычно в импульсной форме (импульсный код). Импульс в сенсорном волокне возникает, когда деполяризация мембраны рецептора достигает пороговой величины, достаточной для возникновения распространяющегося возбуждения. Чем сильнее стимул, тем больше потенциалов действия передается по волокну. Импульсный способ передачи является наиболее точным, надежным и быстрым. Точным, потому что импульс (потенциал действия) значительно превышает по величине различные колебания электрических потенциалов нервной системы; надежным, поскольку ток, создаваемый потенциалом действия, намного превышает минимальный ток, необходимый для его проведения; быстрым – потому что обладает высокой скоростью передачи информации.

Вопросы для самоконтроля

1. Каким образом в рецепторных структурах кодируется модальность, интенсивность сенсорного стимула, его временные и пространственные характеристики?
2. Приведите примеры кодирования модальности за счет специфичности рецептора; за счет рисунка нервной активности.
3. Какой вид кодирования интенсивности является наиболее распространенным?
4. В чем заключен биологический смысл логарифмирования на уровне рецепторов при кодировании интенсивности?
5. Что означает показатель степени в законе Стивенса?
6. Как кодируются короткие и длинные интервалы времени?
7. Объясните, почему пространственные параметры не могут кодироваться отдельным рецептором? Приведите примеры.

2.4. Структура периферического отдела сенсорных систем

Рецепторы являются периферическим отделом любой сенсорной системы, это специализированные чувствительные образования, воспринимающие и преобразующие раздражения из внешней и внутренней среды организма в специфическую активность нервной системы. По существу, в рецепторах имеет место не энергетическое, а информационное преобразование, с помощью которого на основе различных форм физической энергии стимула формируется единообразный для всех сенсорных систем нервный код.

Органы рецепции представляют собой собственно рецепторные нервные окончания или высоко специализированные рецепторные клетки, заключенные в капсулы, оболочки или специальные дополнительные концевые образования.

Рецепторы обладают свойством специфичности, которое заключается в их способности воспринимать лишь определенные виды раздражения. При этом натуральный, физиологически адекватный раздражитель, к восприятию которого в процессе эволюции специализировался данный рецептор, способен вызвать процесс возбуждения в рецепторе при минимальных величинах раздражения.

Классификации рецепторов

Рецепторы можно классифицировать по разным признакам и свойствам.

По модальности субъективного ощущения, которое возникает у человека при адекватном раздражении тех или иных рецепторов выделяют *слуховые*,

зрительные, обонятельные, вкусовые, тактильные, болевые, тепловые, холодовые рецепторы.

В зависимости от того, направлены ли рецепторные нервные окончания во внешнюю среду или воспринимают раздражения из внутренней среды организма, различают:

экстерорецепторы, которые воспринимают раздражение из окружающей среды (зрительные, слуховые, обонятельные, вкусовые, кожные);

интерорецепторы, которые получают информацию из внутренней среды организма; они расположены во внутренних органах, кровеносных сосудах, центральной нервной системе; реагируют на изменение химического состава и физических характеристик жидких сред организма;

проприорецепторы – рецепторы опорно-двигательного аппарата; они расположены в мышцах, сухожилиях, суставах; возбуждаются при растяжении мышц, сухожилий, изменении суставных углов.

В соответствии с тем, на каком удалении от организма находится воспринимаемый источник раздражения экстерорецепторы бывают:

дистантные, которые получают информацию на расстоянии от действующего стимула (слуховые, зрительные, обонятельные),

контактные, которые возбуждаются при непосредственном контакте с раздражителем (кожные, вкусовые, интерорецепторы).

В зависимости от формы физической энергии стимула различают:

механорецепторы, для которых адекватной формой энергии является механическая энергия (давление, смещение, колебание и др.) – слуховые, вестибулярные, тактильные и вибросочувствующие рецепторы кожи, проприорецепторы, барорецепторы сердечно-сосудистой системы и др;

хеморецепторы, чувствительные к действию химических агентов – вкусовые, обонятельные, сосудистые и тканевые рецепторы; многие рецепторы химической чувствительности находятся в центральной нервной системе (например, нейроны дыхательного центра в продолговатом мозге, чувствительные к концентрации углекислоты в крови);

фоторецепторы, которые реагируют на электромагнитные колебания в определенном диапазоне длин волн (зрительные рецепторы);

терморецепторы – рецепторы кожи и внутренних органов, а также термочувствительные нейроны центральной нервной системы (например, гипоталамуса);

электрорецепторы, которые свойственны только лишь некоторым видам рыб; они реагируют на изменение электрического потенциала окружающей среды;

болевые рецепторы, или ноцицепторы; кроме них болевое раздражение может восприниматься и другими рецепторами.

По происхождению и способу передачи информации рецепторы подразделяются на первично чувствующие и вторично чувствующие.

Первичночувствующие (первичные) рецепторы являются производными нервной ткани. Восприятие и преобразование энергии нервного возбуждения происходит у них в самом чувствительном нейроне. Эти рецепторы являются также проводниками возбуждения, они снабжены длинными аксонами (обонятельные, тактильные и проприорецепторы).

Вторичночувствующие (вторичные) – высокоспециализированные клетки эпителиальной природы, которые через синапс соединены с нервными окончаниями чувствительного нейрона (вкусовые и вестибулярные рецепторы).

В зависимости от скорости адаптации к постоянно действующим стимулам все рецепторы, независимо от строения и модальности подразделяются следующим образом:

быстро адаптирующиеся (фазные) – механорецепторы, функции которых заключаются в обеспечении реагирования на изменения физических параметров раздражителя (тактильные рецепторы, колбочки сетчатки).

медленно адаптирующиеся (тонические), которые отвечают постоянным образом на абсолютную величину раздражителя (болевые рецепторы, терморецепторы, палочки сетчатки).

Механизмы возбуждения рецепторов. При действии стимула на рецептор происходит изменение пространственной структуры белковых молекул, встроенных в мембрану рецепторной клетки. Это приводит к изменению проницаемости мембраны главным образом для ионов натрия и в некоторой степени калия. В результате возникает ионный ток, который изменяет потенциал покоя и вызывает генерацию рецепторного потенциала, который является первичным электрическим ответом рецептора на действие стимула.

Далее характер электрических изменений в первично и вторично чувствующих рецепторах будет различаться.

В первично чувствующих рецепторах рецепторный потенциал достигает критического уровня и приводит к генерации распространяющихся потенциалов действия, которые без затухания передаются по афферентным нервным волокнам в вышележащие уровни центральной нервной системы.

Во вторично чувствующих рецепторах рецепторный потенциал вызывает выделение медиатора (ацетилхолина) из пресинаптического окончания рецепторной клетки. Медиатор воздействует на постсинаптическую мембрану чувствительного нейрона и вызывает ее деполяризацию, т.е. развивается постсинаптический потенциал. Постсинаптический потенциал первого чувствительно-

го нейрона называется генераторным потенциалом. В отличие от потенциалов действия, генерация которых подчиняется закону «все или ничего», величина генераторного потенциала зависит от амплитуды рецепторного потенциала и пропорциональна величине стимула. Когда генераторный потенциал достигает определенного критического уровня, он формирует на чувствительном нервном окончании серию распространяющихся нервных импульсов. Таким образом, в первично чувствующих рецепторах рецепторный потенциал является в тоже время и генераторным потенциалом, во вторично чувствующих рецепторный потенциал и генераторный потенциал разобщены.

Характеристика рецепторов

Деятельность разнообразных рецепторных аппаратов направлена, в конце концов, на обеспечение эффективной работы сенсорных систем. Это предполагает, несмотря на вариативность в строении и механизмах работы конкретных рецепторов, выделить особенности, характерные для всех видов.

1. *Ритмическая активность.* Многим рецепторам свойственна ритмическая активность в состоянии покоя – спонтанная или фоновая импульсация. Фоновая активность позволяет рецепторам оценивать не только возбуждающие, но и тормозные воздействия, т. е. передавать сведения о сигнале не только в виде учащения, но и в виде урежения потока импульсов. Кроме того, фоновая импульсация позволяет поддерживать высокую возбудимость рецепторов.

2. *Адаптация рецепторов.* Это процесс уменьшения активности рецепторов по мере действия раздражителя с постоянными физическими характеристиками. Наиболее быстро адаптирующиеся рецепторы – механорецепторы кожи. Практически отсутствует способность к адаптации у проприорецепторов.

При длительном неизменном раздражении адаптация проявляется в снижении, а затем в полном исчезновении рецепторного потенциала. По своему характеру адаптация может быть полной или неполной, а также быстрой и медленной. Как правило, быстрая адаптация бывает полной, а медленная – не полной. Исчезновение рецепторного потенциала при адаптации рецептора к действию постоянного стимула приводит к потере определённой доли информации. Но рецептор сохраняет способность мгновенно реагировать на любое изменение параметров раздражения. Благодаря способности рецепторов к адаптации значительная доля информации не достигает сознания и таким образом не перегружает высшие отделы центральной нервной системы избыточной информацией.

3. *Направленная чувствительность.* У многих рецепторов максимальное возбуждение отмечается при определенном направлении раздражающего возбуждения, а при другом направлении рецептор возбуждается минимально или тормозится.

4. *Эфферентная регуляция.* Рецепторы находятся под тоническим тормозным влиянием со стороны вышележащих нервных структур. Это торможение стабилизирует мембранный потенциал около определенной величины, благодаря чему генераторный потенциал не достигает критического уровня и потенциалы действия в рецепторе не возникают. Роль направленной чувствительности состоит в формировании на высших этапах сенсорной системы специализированных нейронов-детекторов направленного движения.

Вопросы для самоконтроля

1. Проанализируйте понятия «сенсорная система» и «анализатор», найдите отличия в этих понятиях.
2. Что составляет задачу и предмет сенсорной физиологии?
3. Рассмотрите принципы организации сенсорных систем.
4. Какие этапы можно выделить в процессе переработки сенсорных систем?
5. Каким образом в рецепторных структурах кодируется модальность, интенсивность сенсорного стимула, его временные и пространственные характеристики?
6. Дайте определение понятия «рецепторы», назовите функции рецепторов.
7. Рассмотрите различные классификации рецепторов.
8. Каков механизм возбуждения первично и вторично чувствующих рецепторов?
9. Назовите характерные особенности рецепторных элементов сенсорных систем.

2.5. Центральные отделы сенсорных систем

Информация от рецепторов поступает в высшие отделы мозга по разным путям, образуя различное число переключений на уровнях разных отделов центральной нервной системы. Для большинства сенсорных систем общими являются два отдела мозга — таламус и кора больших полушарий, которые осуществляют основную функцию по переработке информации.

Таламус является коллектором всех афферентных путей, за исключением волокон, идущих от обонятельных рецепторов. В таламусе выделяется три группы ядер, которые различаются по своим физиологическим особенностям.

1. *Специфические (проекционные, или релейные) ядра* принимают информацию непосредственно от рецепторов и участвуют в ее первичной обработке.

Являются мономодальными и передают информацию в специфические проекционные зоны коры больших полушарий. Важнейшие из проекционных ядер:

- наружное коленчатое тело – основной подкорковый центр переработки зрительной информации;
- внутреннее коленчатое тело – слуховой таламический центр;
- вентральное заднее ядро – центр соматической и висцеральной чувствительности.

2. *Ассоциативные таламические ядра* не имеют непосредственных связей с периферическими структурами, а получают информацию от специфических ядер. Являются полимодальными, т.е. интегрируют информацию о стимулах различной модальности. Считается, что они принимают участие в оценке биологической значимости сигнала. Посылают свои волокна в ассоциативные зоны коры больших полушарий – лобную и теменную области. Наиболее важным из ассоциативных ядер является подушка таламуса. У человека объем подушки составляет 60% объема всего таламуса. Подушка связана с наружным и внутренним коленчатыми телами и интегрирует импульсы зрительной и слуховой модальности; связана с теменной ассоциативной областью коры.

3. *Неспецифические ядра* связаны со специфическими и ассоциативными ядрами таламуса и ретикулярной формацией среднего мозга; дают проекции во все отделы коры головного мозга. Не вполне изучены. Считается, что они являются продолжением ретикулярной формации. Оказывают воздействие на все отделы коры и облегчают передачу импульсов в таламокортикальных путях.

Кора больших полушарий – это наиболее молодое в эволюционном отношении образование мозга. В ней сосредоточены проекции действующих на организм внешних и внутренних раздражителей, происходят процессы их анализа, синтеза и преобразования в ощущения и восприятие. В определенных участках коры головного мозга сосредоточены нейроны, воспринимающие определенный вид сенсорного раздражителя. Согласно И.П. Павлову, в коре большого мозга имеются «ядро» анализатора (корковый конец) и «рассеянные» по всей коре нейроны. Современная концепция локализации функций базируется на принципе многофункциональности (но не равноценности) корковых полей.

В коре различают проекционные и ассоциативные области (зоны).

Проекционные зоны являются кортикальным представительством соответствующих сенсорных систем. Среди них выделяют соматосенсорную, расположенную в области постцентральной извилины, зрительную, занимающую затылочный полюс полушария и слуховую, локализованную в височной доле мозга. Между ними расположены *ассоциативные области* – теменная и нижневисочная кора. Впереди от соматосенсорной области – в прецентральной из-

вилине – расположена моторная кора, а перед ней – лобная ассоциативная область, которая у человека занимает около 25% общей площади коры.

Для сенсорных областей коры характерно двойственное (а иногда и тройственное) представительство, т.е. они четко подразделяются на первичные, вторичные, а иногда и третичные зоны. Эти области не дублируют друг друга, а представляют собой звенья последовательной переработки сенсорной информации. Первичные зоны получают основную часть информации от специфических ядер таламуса, вторичные – от ассоциативных ядер. Третичные зоны через многонейронные пути связаны с нижележащими структурами: ретикулярной формацией, лимбической системой, неспецифическими таламическими ядрами. В то же время информация поступает от первичных к вторичным и третичным зонам.

Для первичных сенсорных зон характерно *топическое представительство*: определенному участку коры больших полушарий соответствует определенный участок рецепторной поверхности. Для вторичных и третичных зон топическое представительство выражено слабо или вообще не выражено.

В первичных сенсорных зонах происходит анализ физических характеристик сенсорного раздражителя, во вторичных, имеющих тесные связи с мотивационными и эмоциогенными структурами, обрабатывается информация о биологической значимости стимула.

Кроме горизонтальной организации, которая проявляется в топическом представительстве, сенсорные области образованы по вертикали; их можно рассматривать как совокупность вертикальных колонок, пронизывающих все слои коры. Нейроны одной колонки обладают аналогичными свойствами. Колонка считается функциональной единицей и осуществляет анализ определенных признаков, элементов раздражителя.

Ассоциативные зоны занимают у человека более 60% поверхности коры.

Теменная ассоциативная область выполняет функцию интеграции зрительных, кожных и слуховых раздражителей. В ней обнаружены полимодальные нейроны, которые дают реакцию на различные стимулы: свет, звук, тактильные, температурные и электрокожные раздражители. При разрушении теменной области отмечаются дезориентация в пространстве, нарушения распознавания образов, восприятия пространства, расстройство координации движений и др.

Нижневисочная ассоциативная область выполняет функцию интеграции слухового и зрительного восприятия. Здесь обнаружены нейроны, дающие ответ только на сложные оформленные зрительные и слуховые образы или на совокупность нескольких раздражителей. Функция нижневисочной ассоциативной коры до конца не изучена, однако полагают, что она играет важную роль в

формировании сложных интегральных сенсорных образов. Повреждение нижневисочной коры у человека ведет к тяжелым гностическим расстройствам, невозможности оценить и описать смысл сложного комплексного изображения, а поражение нижнего виска в левом полушарии приводит к сложным расстройствам второсигнальной (речевой) деятельности.

Лобная ассоциативная область интегрирует информацию, которая поступает от проекционных зон, теменной ассоциативной области, а также от гипоталамуса и некоторых подкорковых ядер, имеет тесные связи с моторной корой и другими областями мозга. Здесь происходит анализ всей совокупности разномодальных раздражителей и на этой основе формируется программа адекватного поведения. Поражение этой области ведет к снижению интеллектуальных способностей, невозможности адекватной оценки окружающей ситуации и собственного поведения, а также к тяжелым нарушениям формирования программы действий.

Для работы больших полушарий характерен принцип парной деятельности. Физиологическая роль парной работы больших полушарий заключается в возможности оценки пространственных признаков окружающей среды и в пространственной ориентации. Двойственность сенсорных систем также обеспечивает высокую надежность работы мозга.

Несмотря на анатомическую симметрию, полушария мозга неоднозначны, т.е. полной функциональной симметрии не существует принцип функциональной асимметрии действует в асоциальных зонах коры больших полушарий, проекционные же зоны функционально ассиметричны. Но функциональная асимметрия обнаруживается только в проекционных зонах, в ассоциативных зонах действует принцип функциональной симметрии. При осуществлении сенсорных функций правое полушарие является преимущественно аналитическим. Оно разделяет образ действующего раздражителя на составляющие и анализирует их в отдельности. Левое – «синтетическое» – синтезирует из отдельных элементов единый образ и формирует целостное восприятие внешнего мира.

Вопросы для самоконтроля

1. Какова роль таламуса в осуществлении сенсорных функций?
2. Охарактеризуйте проекционные и ассоциативные зоны коры головного мозга, определите их функции в процессах переработки сенсорной информации.
3. Что обозначает понятие «топическое представительство»; в каких зонах коры больших полушарий оно выражено?

2.6. Психофизиология зрительной сенсорной системы

Зрение эволюционно приспособлено к восприятию электромагнитных излучений. Зрительная система дает мозгу более 90% сенсорной информации.

Функция зрения осуществляется благодаря сложной системе различных взаимосвязанных структур, образующих зрительный анализатор, который состоит из трёх отделов:

- 1) периферического – рецепторы сетчатой оболочки глаза;
- 2) проводникового – зрительные нервы, передающие возбуждение в головной мозг;
- 3) центрального – подкорковые и стволые центры (латеральные коленчатые тела, подушка таламуса, верхние холмики крыши среднего мозга), а также зрительная область в затылочной доле коры больших полушарий головного мозга.

Анатомическим образованием сенсорной зрительной системы, по сути, её периферическим отделом, является глаз – парное, почти сферическое образование диаметром 24 мм и весом 6–8 г, расположенное в глазницах черепа. Глаз укреплен при помощи четырех прямых и двух косых мышц, управляющих его движениями.

Форма глаза поддерживается за счет гидростатического давления (25 мм рт. ст.) водянистой влаги и стекловидного тела.

Человеческий глаз воспринимает световые волны лишь определенной длины – приблизительно от 380 до 770 нм. Чувствительность глаза к свету варьирует: в темноте повышается, на свету снижается. Способность глаза приспосабливаться к восприятию света разной яркости носит название зрительной адаптации. Расстройство темновой адаптации выражается в снижении способности ориентироваться в пространстве при недостаточной освещенности, вплоть до утраты возможности к передвижению. Это состояние называется гемералопией («куриная слепота»). Гемералопия может возникнуть при гиповитаминозе А, в результате инфекционных болезней, плохого питания и др.

Световая адаптация – это приспособление органа зрения к высокому уровню освещенности, протекающее достаточно быстро (50–60 сек). Так, если человек входит из темноты в ярко освещённую комнату, у него возникает временное ослепление, которое быстро проходит. Люди с нарушенной световой адаптацией лучше видят в сумерках, чем на свету. Световые лучи от рассматриваемых предметов проходят через оптическую систему глаза (роговицу, хрусталик и стекловидное тело) и фокусируются на его внутренней оболочке (сетчатке), которая является собственно зрительным рецептором, потому что здесь

сосредоточены светочувствительные клетки – фоторецепторы (колбочки и палочки).

Светоощущение является наиболее тонкой функцией органа зрения. Благодаря ему, человек обладает способностью определять видеть не только днем, но и в сумерки.

В сетчатке человека насчитывается примерно 5-6 млн. колбочек и 120 млн. палочек. Колбочки являются носителями цветного, дневного зрения, палочки – носителями светоощущения в сумеречных (бесцветовых) условиях. Чувствительность палочек зависит от концентрации зрительного пурпура в них и нервных элементов зрительного анализатора.

Самым важным и очень тонким местом сетчатки является так называемое пятно сетчатки («жёлтое пятно») с центральной ямкой, где сосредоточена основная масса колбочек. По мере продвижения к периферии плотность колбочек снижается, но одновременно увеличивается плотность палочек. Колбочки, обладающие высокой разрешающей способностью, в основном обеспечивают дневное цветоощущение и участвуют в точном восприятии формы, цвета и деталей предмета. Жёлтое пятно, особенно его центральная ямка, – место наиболее чёткого, так называемого центрального зрения.

Способность оптической системы глаза строить чёткое изображение на сетчатке называют остротой зрения, в основе которой лежит разрешающая способность глаза, т. е. его способность воспринимать раздельно две точки при минимальном расстоянии между ними. Если лучи, исходящие от двух рядом расположенных точек, возбуждают одну и ту же, или две соседние колбочки, то обе точки воспринимаются как одна более крупная. Для их раздельного видения необходимо, чтобы между возбужденными колбочками находилась еще хотя бы одна. Следовательно, максимально возможная острота зрения зависит от толщины колбочек в центральной ямке желтого пятна. Острота зрения несколько меняется в зависимости от силы освещения. При одной и той же освещенности острота зрения может значительно меняться. При утомлении острота зрения понижается.

По мере удаления от жёлтого пятна количество колбочек уменьшается, а число палочек возрастает; на периферии сетчатки имеются только палочки. Палочки, имеющие малую разрешающую способность, но, в то же время, очень высокую световую чувствительность, способствуют восприятию предметов в сумерках или ночью («сумеречное зрение»).

Отделы сетчатки вокруг жёлтого пятна обеспечивают периферическое, или боковое, зрение, при котором форма предмета воспринимается менее четко. Поэтому, если центральное зрение дает возможность рассматривать мелкие детали и опознавать предметы, то периферическое зрение является очень важной

функцией, расширяющей возможности свободной ориентации в пространстве. Оно определяется полем зрения, которое охватывается одновременно фиксированным глазом. Без периферического зрения человек практически слеп, он не может передвигаться без посторонней помощи. При нормальном поле зрения человек способен в известных пределах обозревать предметы и явления целостно, одновременно, во взаимных связях и отношениях, охватывать взором дистантно расположенные предметы. Поле зрения у детей несколько меньше, чем у взрослых, что, является одной из причин повышенной частоты дорожно-транспортных происшествий с детьми. Значительное концентрическое сужение поля зрения происходит при пигментной дистрофии сетчатки и глаукоме (так называемое «трубочное зрение»). Встречаются изменения поля зрения, связанные с частичным его выпадением в центре или на периферии сетчатки глаза (скотомы). Наличие в поле зрения небольших скотом ведёт к возникновению теней, пятен, кругов, овалов, дуг, осложняя восприятие предметов, затрудняя чтение и письмо. Последнее становится невозможным при обширных двусторонних скотомах.

Оптическая система глаза. Помимо рецепторного аппарата, находящегося в сетчатке, глаз включает в себя оптическую систему, которая, фокусируя световые лучи, обеспечивает создание на сетчатке чёткого изображения предметов, расположенных как на близком, так и на дальнем расстоянии от глаза. Эта способность глаза называется аккомодацией.

Оптическая система глаза состоит из роговицы, хрусталика и стекловидного тела, но аккомодационная функция глаза зависит, главным образом, от роговицы и хрусталика.

Оптическая система глаза состоит из роговицы, хрусталика и стекловидного тела, но аккомодационная функция глаза зависит, главным образом, от роговицы и хрусталика. От объекта, удаленного на расстояние больше шести метров, в глаз поступают практически параллельные лучи света, тогда как лучи, идущие от более близких предметов, заметно расходятся. В обоих случаях для того, чтобы свет сфокусировался на сетчатке, он должен быть преломлен (т. е. его путь изогнут), и для близких предметов преломление должно быть более сильным. Нормальный глаз способен точно фокусировать свет от объектов, находящихся на расстоянии от 25 см до бесконечности. Преломление света происходит при переходе его из одной среды в другую, имеющую иной коэффициент преломления, в частности, на границе воздух – роговица и у поверхности хрусталика.

Роговица – передняя часть склеры глаза – это сферической формы, бессудистая, высокочувствительная, прозрачная, оптически гомогенная оболочка с гладкой, зеркальной, блестящей поверхностью. Форма роговицы не может из-

меняться, поэтому рефракция здесь зависит только от угла падения света на роговицу, который, в свою очередь, зависит от удаленности предмета. В роговице происходит наиболее сильное преломление света, а функция хрусталика состоит в окончательной «наводке на фокус».

Хрусталик – это прозрачное эластическое образование, имеющее форму двояковыпуклой линзы. Хрусталик покрыт стекловидной, бесструктурной, прозрачной, очень плотной и сильно преломляющей свет капсулой (сумкой), по всему краю которой к цилиарной мышце ресничного тела тянутся тонкие, но очень упругие волокна (цинновы связки). Они сильно натянуты и держат хрусталик в растянутом (уплощённом) состоянии, но при рассматривании близких предметов натяжение цинновых связок уменьшается, натяжение капсулы ослабляется и хрусталик, вследствие своей эластичности, становится более выпуклым. Сила преломления его увеличивается, – происходит аккомодация глаза на близкое расстояние. При смотре вдаль, увеличившееся натяжение цинновых связок, приводит к обратному эффекту: хрусталик делается более плоским и его преломляющая способность становится наименьшей.

Хрусталик молодых людей содержит в своём составе преимущественно растворимые белки, но после 20 лет белковый состав хрусталика постепенно изменяется: увеличивается количество его нерастворимых фракций и уменьшается растворимых. В результате, в хрусталике формируется плотное ядро, которое к старости ещё более увеличивается, и хрусталик почти полностью теряет свою эластичность. Постепенно теряется проницаемость сумки хрусталика, в результате чего изменяется снабжение его питательными веществами и формируется его помутнение (старческая катаракта), со всеми вытекающими последствиями для светопроницаемости и аккомодационной функции глаза.

Полость глаза позади хрусталика заполнена прозрачным, аморфным, желеобразным веществом – стекловидным телом, заполняющим пространство между сетчаткой и хрусталиком. В стекловидном теле содержится до 98% воды и ничтожно малое количество белка и солей. Оно не имеет сосудов и нервов, но придаёт форму и упругость главному яблоку, является одним из важных элементов оптической системы глаза; при заболеваниях – мутнеет. Все три образования преломляют световые лучи таким образом, что на сетчатке образуется уменьшенное и перевёрнутое изображение видимых глазом предметов, но это не мешает правильному их восприятию, так как все дело не в пространственном положении изображения на сетчатке, а в интерпретации его мозгом.

Преломляющая способность глаза в состоянии покоя, обеспечивающая фокусирование изображения на сетчатке, называется рефракцией. Рефракция может быть:

- 1) Соразмерная (нормальная) – эметропия.

2) Несоразмерная:

3) Дальнозоркость (гиперметропия) – является следствием короткой продольной оси глаза. Она бывает связана либо с неправильной формой глаза (укороченное глазное яблоко), либо с неправильной кривизной хрусталика. В этих случаях изображение фокусируется позади сетчатки. Для перемещения изображения на сетчатку дальнозоркий должен усилить свою преломляющую способность за счёт увеличения кривизны хрусталика. Необходимы очки с двояковыпуклыми стёклами;

4) Близорукость (миопия) – в этом случае параллельные лучи, идущие от далёких предметов, пересекаются впереди сетчатки, не доходя до неё. Это связано со слишком длинной продольной осью глаза, или с большей, чем нормальная, преломляющей силой глаза (хрусталика). Чтобы ясно видеть вдаль, близорукий должен иметь перед глазами обоюдовогнутые стёкла, которые уменьшают преломляющую силу хрусталика и, тем самым, отодвигают изображение на сетчатку.

5) Астигматизм – обусловлен патологическими изменениями роговой оболочки, теряющей на некоторых участках свою сферичность, в связи с чем, различные участки роговицы обладают различной преломляющей способностью, и оптические стёкла с единой степенью кривизны не обеспечивают нужной фокусировки изображения на сетчатке. Цветовое зрение. В видимой части спектра человеческий глаз поглощает свет всех длин волны, воспринимая их в виде семи цветов («Каждый – красный, Охотник – оранжевый, Желает – жёлтый, Знать – зелёный, Где – голубой, Сидит – синий, Фазан – фиолетовый»), каждый из которых соответствует определённому участку солнечного спектра.

Способность человеческого глаза к различению большого количества (до нескольких тысяч) цветовых оттенков достигается благодаря наличию в сетчатке глаза трёх видов колбочек – «красных», «зеленых» и «синих», которые содержат разные пигменты и, по данным электрофизиологических исследований, поглощают свет с различной длиной волны. Цветовое зрение объясняют с позиций трехкомпонентной теории, согласно которой ощущения различных цветов и оттенков определяются степенью раздражения каждого типа колбочек светом, отражаемым от объекта. Так, например, одинаковая стимуляция всех колбочек вызывает ощущение белого цвета. Эффект смешения цветов лежит в основе цветного телевидения, фотографии, живописи. Крайняя периферия сетчатки воспринимает только белый цвет, приближение к центру сопровождается ощущением синего цвета, далее желтого, красного, а зелёный цвет воспринимается преимущественно областью желтого пятна. Первичное различение цветов осуществляется в сетчатке, но окончательный цвет, который будет воспринят, определяется интегративными функциями мозга.

Важным условием нормального зрения является взаимодействие двух глаз, т. е. способность видеть двумя глазами одновременно, при этом воспринимая рассматриваемый объект как единое целое. Эта зрительная способность называется бинокулярным зрением. Оно позволяет получать объемное изображение предметов и определять их относительное расстояние от наблюдателя. Объемное зрение, т. е. восприятие формы предмета, начинает формироваться с 5 месяцев и уже к 9-ти месяцам ребёнок приобретает способность стереоскопического восприятия пространства, различения глубины и отдалённости расположения предметов. Однако полное формирование бинокулярного зрения завершается к 7-15 годам.

Наконец, немаловажной характеристикой зрения человека стереоскопичность. Два отдельных плоских изображения, получаемых правым и левым глазом, в корковом зрительном центре «сливаются» в одно, и формируют понятия стереоскопичности изображения.

В сетчатой оболочке глаза расположены два вида фоторецепторов (палочковые и колбочковые). Возбуждение фоторецепторов активирует первую нервную клетку сетчатки (биполярный нейрон). Возбуждение биполярных нейронов активирует ганглиозные клетки сетчатки, передающие возбуждение в подкорковые зрительные центры. Все перечисленные нейроны сетчатки с их отростками образуют нервный аппарат глаза, который не только передает информацию в зрительные центры мозга, но и участвует в ее анализе и переработке. Поэтому, сетчатку называют частью мозга, вынесенной на периферию. В сетчатке каждого глаза человека находится 6–7 млн колбочек и 110–123 млн палочек. Они распределены в сетчатке неравномерно. Центральная ямка сетчатки содержит только колбочки. По направлению к периферии сетчатки их число уменьшается, а число палочек возрастает, так что на дальней периферии имеются только палочки. Колбочки функционируют в условиях больших освещенностей, они обеспечивают дневное и цветовое зрение; намного более светочувствительные палочки ответственны за сумеречное зрение.

Нарушение функции палочек, возникающее при недостатке в пище витамина А, вызывает расстройство сумеречного зрения – так называемую куриную слепоту: человек совершенно слепнет в сумерках, но днем зрение остается нормальным. При поражении колбочек возникает светобоязнь: человек видит при слабом свете, но слепнет при ярком освещении. В этом случае может развиваться и полная цветовая слепота – ахромазия.

Частичная цветовая слепота была описана в конце 18 века Д. Дальтоном, который сам ею страдал (поэтому аномалию цветовосприятия называли дальтонизмом). Дальтонизм встречается у 8% мужчин и намного реже у женщин. Су-

существует три разновидности частичной цветовой слепоты: протанопия, дейтеранопия и тританопия.

Люди, страдающие протанопией («краснослепые»), не воспринимают красного цвета, сине-голубые лучи им кажутся бесцветными. Лица, страдающие дейтеранопией («зеленослепые»), не отличают зеленые цвета от темно-красных и голубых. При тританопии – редко встречающейся аномалии цветового зрения, не воспринимаются лучи синего и фиолетового цвета.

Механизм зрительного восприятия. Свет, попадая на фоторецепторы, вызывает перестройку содержащихся в них зрительных пигментов: зрительный пигмент палочек родопсин разлагается на ретиналь – производное витамина А, и белок опсин. Ретиналь, превратившись затем в витамин А, расходуется на регулирование проницаемости клеточных мембран пигментных клеток сетчатки, но для обеспечения ночного зрения, необходимо обратное восстановление витамина А и опсина в родопсин. Если витамина А оказывается недостаточно, то развивается нарушение ночного зрения («куриная слепота»). В колбочках вместо родопсина находится йодопсин, несколько отличающийся по структуре от родопсина, и не требующий участия витамина А в осуществлении функции зрения.

При перестройке зрительных пигментов возникают нервные импульсы, которые передаются в последующие нейроны сетчатки (биполярные и ганглиозные клетки) и далее – в зрительный нерв, берущий начало от ганглиозных клеток. Участок сетчатки, из которого выходит зрительный нерв, лишён и колбочек, и палочек, и потому не способен к восприятию света. Его называют «слепым пятном». Выходя из глазницы через решётчатую пластинку склеры и зрительный канал, волокна зрительного нерва (проводниковый от дел зрительного анализатора), направляются в головной мозг

Пройдя в полость черепа, зрительные нервы правого и левого глаза образуют на основании мозга, в области турецкого седла, частичный перекрест (хиазму), при этом перекрещиваются только волокна, идущие от внутренних («носовых») половин сетчатки, а волокна от наружных («височных») половин сетчатки не перекрещиваются. После перекреста образуются зрительные тракты.

Таким образом, правый зрительный тракт содержит волокна височной половины сетчатки правого глаза и носовой половины – левого глаза, а левый зрительный тракт – наоборот, неперекрещенные волокна височной половины левого глаза и перекрещенные волокна носовой половины правого глаза. В составе зрительных трактов нервные волокна достигают подкорковых зрительных центров в латеральных коленчатых телах, верхних холмах четверохолмия, таламусе и гипоталамусе). Здесь заканчивается периферическая часть зрительной сенсорной системы.

Центральная часть зрительного анализатора начинается от аксонов подкорковых зрительных центров, где происходит переключение зрительного раздражения на проводящие пути головного мозга, в составе которых они достигают его коры в затылочной доле.

Глазодвигательные механизмы зрения. Нормальная работа глаза требует его подвижности и способности к тонким установкам, необходимым для всякого точно действующего оптического прибора. Для получения отчётливого изображения рассматриваемого предмета на сетчатке, необходимо чтобы предмет находился на зрительной оси глаза, проходящей через центр хрусталика и жёлтое пятно сетчатки.

Правильная установка зрительных осей достигается:

- 1) движениями тела и поворотом головы – грубая установка;
- 2) движениями глазодвигательных мышц – тонкая установка;
- 3) аккомодацией хрусталика – тончайшая установка, регулируемая ЦНС и. обеспечиваемая реснитчатой (аккомодационной) мышцей глаза;
- 4) конвергенцией – процессом сведения зрительных осей до их пересечения на рассматриваемом предмете, т. е. в точке фиксации. Обеспечивается сокращением прямых мышц глаза. Нарушения конвергенции приводят к аномалиям бинокулярного зрения, связанным, прежде всего, с развивающимся косоглазием или нистагмом.

Зрачковый рефлекс.

Зрачок – отверстие в центре радужной оболочки, через которое лучи света проходят внутрь глаза. Мышцы радужной оболочки изменяют диаметр зрачка, регулируя поток света, поступающего в глаз. В радужной оболочке имеется два вида мышечных волокон: кольцевые, иннервируемые парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва (средний мозг), а также радиальные, иннервируемые симпатическими нервами (первый сегмент грудного отдела спинного мозга). Сокращение первых вызывает уменьшение диаметра зрачка, а сокращение вторых – увеличение диаметра зрачка. Зрачки расширяются во время боли, при гипоксии, а также при эмоциональном возбуждении. Расширение зрачков – важный симптом ряда патологических состояний, например, болевого шока, гипоксии.

У здоровых людей размеры зрачков обоих глаз одинаковые. При освещении одного глаза зрачок другого тоже уменьшается; такая реакция называется содружественной. В некоторых патологических случаях размеры зрачков обоих глаз различны (анизокория).

Острота зрения. Остротой зрения называется максимальная способность глаза различать отдельные детали объектов. Остроту зрения определяют по наименьшему расстоянию между двумя точками, которые глаз различает, т.е.

видит отдельно, а не слитно. Максимальную остроту зрения имеет желтое пятно. Острота зрения является функцией сетчатки, но на остроту зрения оказывают влияние многие факторы: освещенность, расстояние до объекта, контраст объекта и фона, а также монокулярность и биполярность зрения. Поэтому остроту зрения исследуют для каждого глаза отдельно и в стандартных условиях.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие структуры глаза относятся к его оптической системе, какова их роль в зрительном восприятии?
1. Рассмотрите строение сетчатки. Какие из элементов сетчатки способны генерировать потенциал действия?
2. Назовите функциональные отличия фоторецепторов.
3. Какую роль выполняют горизонтальные и амакриновые клетки?
4. Что является причиной возникновения рецепторного потенциала в фоторецепторах?
5. Какая информация кодируется нейронами наружного коленчатого тела?
6. Какова функция передних холмов в переработке зрительной информации?
7. Чем детекторная теория зрительного восприятия отличается от пространственно-частотной теории?
8. Какую функцию выполняют нижневисочная и заднетеменная кора?
9. Как изменяется соотношение центра и периферии рецептивного поля ганглиозной клетки при темновой и световой адаптации?
10. От каких факторов зависит острота зрения?
11. Какую роль в зрительном восприятии играют движения глаз?
12. Опишите основные механизмы цветового зрения.
13. Что лежит в основе стереопсиса?

2.7. Психофизиология слуховой сенсорной системы

Слух – это отражение действительности в форме звуковых явлений. Слух живых организмов развивался в процессе их взаимодействия с окружающей средой с целью обеспечения адекватного для выживания восприятия и анализа акустических сигналов из неживой и живой природы, сигнализирующих о том, что происходит в окружающей среде. Звуковая информация особенно незаме-

нима там, где зрение бессильно, что позволяет заблаговременно получать достоверные сведения обо всех живых организмах до встречи с ними.

Слуховая система – одна из важнейших дистантных сенсорных систем человека в связи с возникновением у него речи как средства межличностного общения. Акустические (звуковые) сигналы представляют собой колебания воздуха с разной частотой и силой. Они возбуждают слуховые рецепторы, находящиеся в улитке внутреннего уха

Слух реализуется через деятельность механических, рецепторных и нервных структур, преобразующих звуковые колебания в нервные импульсы. Эти структуры составляют в совокупности слуховую сенсорную систему – вторую по значимости сенсорную аналитическую систему в обеспечении адаптивных реакций и познавательной деятельности человека. С помощью слуха восприятие мира становится ярче и богаче, поэтому снижение или лишение слуха в детстве существенным образом сказывается на познавательной и мыслительной способности ребёнка, формировании его интеллекта.

Особая роль слуховой сенсорной системы у человека связана с членораздельной речью, поскольку слуховое восприятие является её основой. Любые нарушения слуха в период становления речи ведут к задержке в развитии или к глухонемоте, хотя весь артикуляционный аппарат у ребёнка остаётся не нарушенным. У взрослых людей, владеющих речью, нарушение слуховой функции не ведет к расстройству речи, хотя резко затрудняет возможность общения между людьми в их трудовой и общественной деятельности.

Слуховая сенсорная система включает в себя:

- 1) рецепторный (периферический) аппарат – это наружное, среднее и внутреннее ухо;
- 2) проводниковый (средний) аппарат – слуховой нерв;
- 3) центральный (корковый) аппарат – слуховые центры в височных долях больших полушарий.

Орган слуха человека улавливает (наружное ухо), усиливает (среднее ухо) и воспринимает (внутреннее ухо) звуковые колебания, представляя собой, по сути, дистантная сенсорная система, периферический (сенсорный) отдел которой располагается в пирамиде височной кости (улитке).

Наружное ухо включает ушную раковину и наружный слуховой проход, который заканчивается плотной фиброзной мембраной – барабанной перепонкой, являющейся границей между наружным и средним ухом. Ушная раковина служит коллектором звуковых волн и определителем направления источника звука при слушании двумя ушами (бинауральный слух). Оба уха выполняют одну работу, но не сообщаются, что способствует более полному получению информации. Слуховой проход является не только проводником звуков, но и

резонатором в диапазоне речевых частот от 2 000 до 2 500 Гц. Звук усиливается на эти частоты от 5 до 10 дБ. Продольные колебания воздуха, несущие звук, вызывают механические колебания барабанной перепонки, но для того, чтобы быть переданными мембране окна улитки, отделяющей среднее ухо от внутреннего, и далее – эндолимфе внутреннего уха, эти колебания должны быть существенно усилены.

Среднее ухо – усилитель звуковых колебаний, уловленных ухом. Звукопроводящий аппарат человека – весьма совершенная механическая система. Она способна отвечать на минимальные колебания воздуха и проводить их к звуковоспринимающей системе, где осуществляется первичный анализ звуковой волны. Колебания барабанной перепонки, преобразующей воздушные звуковые волны в механические колебания, передаются на находящиеся в полости среднего уха, сочленяющиеся между собой слуховые косточки – молоточек, наковальню и стремечко. Эта система слуховых косточек обеспечивает, по новейшим данным, усиление приходящего с барабанной перепонки звука в 20–25 раз, что позволяет преодолеть сопротивление мембраны овального окна, отделяющего полость среднего уха от полости внутреннего и передать колебания эндолимфе внутреннего уха. Роль барабанной перепонки и слуховых косточек сводится к трансформации воздушных колебаний большой амплитуды и относительно малой силы в колебания ушной эндолимфы с относительно малой амплитудой, но большим давлением.

При звуках большой интенсивности система сочленения слуховых косточек приобретает защитное, амортизирующее значение. Основным путем доставки звуков к улитке – воздушный, второй путь – костный. В этом случае звуковая волна непосредственно действует на кости черепа. Одно из важных условий нормальной воздушной передачи звуков – отсутствие разности в давлении по обе стороны барабанной перепонки, что обеспечивается вентиляционной способностью слуховой («евстахиевой») трубы. Последняя имеет длину 3,5 см и ширину всего 2 мм, и соединяет в виде канала барабанную полость с носоглоткой. При глотании этот проход открывается, вентилируя среднее ухо и происходит уравнивание давления в нём с атмосферным.

Наиболее сложное строение имеет внутреннее ухо. Расположенное в каменистой части височной кости, оно представляет собой костный лабиринт, внутри которого находится перепончатый лабиринт из соединительной ткани. Перепончатый лабиринт как бы вставлен в костный лабиринт и, в общем, повторяет его форму. Между костным и перепончатым лабиринтами находится перилимфа, внутри перепончатого – эндолимфа.

Во внутреннем ухе различают три отдела: улитку, преддверие улитки и полукружные каналы, но сенсорным аппаратом слуха является лишь улитка. Два другие образования относятся к системе вестибулярного анализатора.

Орган слуха находится в улитке, которая представляет собой спиральный костный канал, который спирально завивается вокруг костного стержня конусообразной формы на 2,5–2,75 завитка, и слепо заканчивается в области верхушки пирамиды.

Спиральный канал улитки имеет длину 28–30 мм. По диаметру в начальном отделе спиральный канал широкий (6 мм), а по мере приближения к верхушке улитки постепенно суживается, достигая 2 мм. От стержня, вокруг которого проходит этот канал, в просвет последнего, отходит костная спиральная базилярная (основная) пластинка, и, направляясь в сторону периферической стенки спирального канала, заканчивается, не доходя до нее, на середине поперечника канала. От свободного края костной спиральной пластинки к противоположной стенке улитки на всем протяжении натянута базилярная пластинка, которая является частью перепончатой улитки. Таким образом, спиральный канал улитки продольными перегородками оказывается разделённым на верхнюю (лестница преддверия), среднюю (спиральный орган) и нижнюю (барабанная лестница) части, заполненные эндолимфой. Рецепторы слуха находятся в базилярной пластинке спирального органа, расположенного в средней части канала. Базилярная пластинка состоит из примерно 20 тысяч тонких эластичных волокон, натянутых в виде струн различной длины между костным спиральным гребнем и наружной стенкой улитки (наподобие музыкального инструмента – арфы). У начального завитка улитки волокна короче и тоньше, а у последнего – длиннее и толще. Натяжение волокон постепенно ослабевает от основания к верхушке улитки. Связь между волокнами весьма слабая, и поэтому возможно изолированное колебание отдельных участков мембраны. В колебание вовлекаются только те волоски, которым сродни частоты поступившего сигнала (по типу явления резонанса).

К слуховым волоскам подходят дендриты волосковых (биполярных) чувствительных клеток, входящих в состав спирального узла, расположенного тут же, в центральной части улитки. Аксоны же биполярных (волосковых) клеток спирального (улиткового) узла формируют слуховую ветвь преддверно-улиткового нерва (VIII пара черепно-мозговых нервов), идущего к ядрам слухового анализатора, расположенным в мосту (второй слуховой нейрон), подкорковым слуховым центрам в четверохолмии (третий слуховой нейрон) и корковому центру слуха в височной доле каждого полушария, где формируются в слуховые ощущения. Всего в слуховом нерве примерно 30 000–40 000 афферентных волокон. Колеблющиеся волосковые клетки вызывают возбуждение

лишь в строго определённых волокнах слухового нерва, а значит, и в строго определённых нервных клетках коры головного мозга. Каждое полушарие получает информацию от обеих ушей (бинауральный слух), благодаря чему становится возможным определять источник звука и его направление. Если звучащий предмет находится слева, то импульсы от левого уха приходят в мозг раньше, чем от правого. Эта небольшая разница во времени и позволяет не только определять направление, но и воспринимать звуковые источники из разных участков пространства. Такое звучание называется объемным или стереофоническим.

Для слухового анализатора адекватным раздражителем является звук. Основными характеристиками каждого звукового тона являются частота и амплитуда звуковой волны. Чем больше частота, тем звук выше по тону. Сила же звука, выражаемая его громкостью, пропорциональна амплитуде и измеряется в децибелах (дБ). Человеческое ухо способно воспринимать звук в диапазоне от 20 Гц до 20 000 Гц (дети – до 32 000 Гц). Наибольшей возбудимостью ухо обладает к звукам частотой от 1000 до 4000 Гц. Ниже 1000 и выше 4000 Гц возбудимость уха сильно снижается.

Звук силой до 30 дБ слышен очень слабо, от 30 до 50 дБ соответствует шёпота человека, от 50 до 65 дБ – обыкновенной речи, от 65 до 100 дБ – сильному шуму, 120 дБ – «болевого порога», а 140 дБ – вызывает повреждения среднего (разрыв барабанной перепонки) и внутреннего (разрушение кортиева органа) уха.

Порог слышимости речи у детей 6-9 лет – 17–24 дБА, у взрослых – 7–10 дБА. При утрате способности воспринимать звуки от 30 до 70 дБ наблюдаются затруднения при разговоре, ниже 30 дБ – констатируют почти полную глухоту.

Различные возможности слуха оцениваются дифференциальными порогами (ДП), т. е. улавливанием минимально изменяемых какого-либо из параметров звука, например, его интенсивности или частоты. У человека дифференциальный порог по интенсивности равен 0,3–0,7 дБ, по частоте 2–8 Гц.

Кость хорошо проводит звук. При некоторых формах глухоты, когда слуховой нерв не поврежден, звук проходит через кости. Глухие иногда могут танцевать, слушая музыку через пол, воспринимая её ритм ногами. Бетховен слушал игру на рояле через трость, которой он опирался на рояль, а другой конец держал в зубах. При костно-тканевом проведении, можно слышать ультразвуки – звуки с частотой свыше 50 000 Гц. При длительном действии на ухо сильных звуков (2–3 минуты) острота слуха понижается, а в тишине – восстанавливается; для этого достаточно 10–15 секунд (слуховая адаптация).

Временное снижение слуховой чувствительности с более длительным периодом восстановления нормальной остроты слуха, также возникающее при длительном воздействии интенсивных звуков, но восстанавливающееся после кратковременного отдыха, носит название слухового утомления. Слуховое утомление, в основе которого лежит временное охранительное торможение в коре головного мозга, – это физиологическое явление, носящее защитный характер против патологического истощения нервных центров. Не восстанавливающееся после кратковременного отдыха слуховое утомление, в основе которого лежит стойкое запредельного торможение в структурах головного мозга, носит название слухового переутомления, требующего для его снятия проведения целого ряда специальных лечебно-оздоровительных мероприятий.

Физиология звукового восприятия. Под влиянием звуковых волн в мембранах и жидкости улитки происходят сложные перемещения. Изучение их затруднено как малой величиной колебаний, так и слишком малым размером улитки и глубиной ее расположения в плотной капсуле лабиринта. Еще труднее выявить характер физиологических процессов, происходящих при трансформации механической энергии в нервное возбуждение в рецепторе, а также в нервных проводниках и центрах. В связи с этим существует лишь ряд гипотез (предположений), объясняющих процессы звуковосприятия.

Самая ранняя из них – теория Гельмгольца (1863 г.). По этой теории, в улитке возникают явления механического резонанса, в результате которого сложные звуки разлагаются на простые. Тон любой частоты имеет свой ограниченный участок на основной мембране и раздражает строго определенные нервные волокна: низкие звуки вызывают колебание у верхушки улитки, а высокие – у её основания.

Согласно новейшей гидродинамической теории Бекеши и Флетчера, которая в настоящее время считается основной, действующим началом слухового восприятия является не частота, а амплитуда звука. Амплитудному максимуму каждой частоты в диапазоне слышимости соответствует специфический участок базилярной мембраны. Под влиянием звуковых амплитуд в лимфе обеих лестниц улитки происходят сложные динамические процессы и деформации мембран, при этом место максимальной деформации соответствует пространственному расположению звуков на основной мембране, где наблюдались вихревые движения лимфы. Сенсорные клетки сильнее всего возбуждаются там, где амплитуда колебаний максимальна, поэтому разные частоты действуют на различные клетки. В любом случае, приводимые в колебание волосковые клетки, касаются кроющей мембраны и изменяют свою форму, что приводит к возникновению в них потенциала возбуждения. Возникающее в определенных группах рецепторных клеток возбуждение, в виде нервных импульсов распро-

страняется по волокнам слухового нерва в ядра ствола мозга, подкорковые центры, расположенные в среднем мозге, где информация, содержащаяся в звуковом стимуле, многократно перекодируется по мере прохождения через различные уровни слухового тракта. В ходе этого процесса нейроны того или иного типа выделяют «свои» свойства стимула, что обеспечивает довольно специфичную активацию нейронов высших уровней. По достижении слуховой зоны коры, локализуемой в височных долях (поля 41 – первичная слуховая кора и 42 – вторичная, ассоциативная слуховая кора по Бродману), эта многократно перекодированная информация преобразуется в слуховое ощущение. При этом в результате перекреста проводящих путей, звуковой сигнал из правого и левого уха попадает одновременно в оба полушария головного мозга.

Возрастные особенности становления слуховой чувствительности. периферических и подкорковых отделов слухового анализатора в основном заканчивается к моменту рождения, и слуховой анализатор начинает функционировать уже с первых часов жизни ребёнка. Первая реакция на звук проявляется у ребёнка расширением зрачков, задержкой дыхания, некоторыми движениями. Затем ребёнок начинает прислушиваться к голосу взрослых и реагировать на него, что связано уже с достаточной степенью развития корковых отделов анализатора, хотя завершение их развития происходит на довольно поздних этапах онтогенеза. Во втором полугодии ребёнок воспринимает определённые звуко-сочетания и связывает их с определёнными предметами или действиями. В возрасте 7–9 месяцев малыш начинает подражать звукам речи окружающих, а к году у него появляются первые слова.

У новорожденных восприятие высоты и громкости звука снижено, но уже к 6–7 мес. звуковое восприятие достигает нормы взрослого, хотя функциональное развитие слухового анализатора, связанное с выработкой тонких дифференцировок на слуховые раздражители, продолжается до 6–7 лет. Наибольшая острота слуха свойственна подросткам и юношам (14–19 лет), затем постепенно снижается

Вопросы для самоконтроля

1. Опишите функции наружного уха.
2. Какова роль среднего уха в передаче звуковых колебаний?
3. Рассмотрите строение улитки и органа Корти.
4. Что представляют собой слуховые рецепторы и что является непосредственной причиной их возбуждения?
5. Как происходит преобразование звуковых колебаний в нервные импульсы?

6. Охарактеризуйте центральные отделы слухового анализатора.
7. Опишите механизмы кодирования интенсивности звука на разных уровнях слуховой системы?
8. Каким образом кодируется частота звука?
9. Какие механизмы пространственной локализации звука вы знаете?
10. В каком диапазоне частот воспринимает звуки ухо человека? Почему самые низкие пороги по интенсивности у человека лежат в области 1–2 кГц?

2.8. Психофизиология вестибулярной сенсорной системы

Вестибулярная система играет наряду со зрительной и соматосенсорной системами ведущую роль в пространственной ориентации человека. Она получает, передает и анализирует информацию об ускорениях или замедлениях, возникающих в процессе прямолинейного или вращательного движения, а также при изменении положения головы в пространстве. При равномерном движении или в покое рецепторы вестибулярной сенсорной системы не возбуждаются. Импульсы от вестибулорецепторов вызывают перераспределение тонуса скелетных мышц, что обеспечивает сохранение равновесия тела.

Вестибулярная сенсорная система обеспечивает так называемое акселерационное чувство, то есть ощущение, возникающее при прямолинейном и вращательном ускорении движения тела, а также при изменениях положения головы. Вестибулярному анализатору принадлежит ведущая роль в пространственной ориентации человека, сохранении его позы.

Структурно-функциональная характеристика.

Периферический (рецепторный) отдел вестибулярного анализатора представлен волосковыми клетками вестибулярного органа, расположенного, как и улитка, в лабиринте пирамиды височной кости.

Вестибулярный орган (орган равновесия, орган гравитации) состоит из трех полукружных каналов и преддверия. Полукружные каналы расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: верхний – во фронтальной, задний – в сагиттальной и наружный – в горизонтальной. Преддверие состоит из двух мешочков: круглого (саккулус), расположенного ближе к улитке, и овального (утрикулус), расположенного ближе к полукружным каналам. Полукружные каналы своими устьями открываются в преддверие и сообщаются с ним пятью отверстиями (колесо двух каналов, а именно верхнего и заднего, соединены вместе). Один конец каждого канала имеет расширение, которое называется ампулой. Все эти структуры состоят из тонких перепонки и образуют перепончатый лабиринт, внутри которого находится эндолимфа. Вокруг перепончатого лабиринта и между ним и его костным футляром имеется перилимфа, которая

переходит в перилимфу органа слуха. В каждой мешочке преддверия имеются небольшие возвышения, называемые пятнами, а в ампулах полукружных каналов – гребешками. Они состоят из нейроэпителиальных клеток, имеющих на свободной поверхности волоски (реснички), которые разделяются на две группы: тонкие, их много, – стереоцилии и один более толстый и длинный на периферии пучка – киноцилии. Волосковые клетки представляют собой рецепторы вестибулярного анализатора и являются вторичными. Рецепторные клетки преддверия покрыты желеобразной массой, которая состоит в основном из мукополисахаридов и благодаря содержанию значительного количества кристаллов карбоната кальция получила название отолитовой мембраны. В ампулах полукружных каналов желеобразная масса не содержит солей кальция и называется листовидной мембраной (купулой). Волоски рецепторных клеток пронизывают эти мембраны. Возбуждение волосковых клеток происходит вследствие скольжения мембраны по волоскам, изгибания волосков (стереоцилии) в сторону киноцилии. При этом возникает рецепторный потенциал волосковых клеток и выделяется медиатор ацетилхолин, который стимулирует синаптические окончания волокон вестибулярного нерва. Этот эффект проявляется в усилении постоянной спонтанной активности вестибулярного нерва. Если же смещение стереоцилии направлено в противоположную от киноцилии сторону, то спонтанная активность вестибулярного нерва снижается.

Для волосковых клеток преддверия адекватными раздражителями являются ускорение или замедление прямолинейного движения тела, а также наклоны головы. Под действием ускорения отолитовая мембрана скользит по волосковым клеткам, а при изменении положения головы меняет свое положение по отношению к ним. Это вызывает отклонение ресничек и возникновение возбуждения в рецепторных волосковых клетках. Порог различения ускорения равен 2–20 см/с. Порог различения наклона головы в сторону составляет около 1°, а вперед и назад – около 2°. При сопутствующих раздражениях (вибрация, качка, тряска) происходит снижение чувствительности вестибулярного аппарата. Так, вибрации, имеющие место в самолетах, повышают порог различения наклона головы вперед и назад до 5°, при наклонах в стороны – до 10°.

Для волосковых клеток полукружных каналов адекватным раздражителем является ускорение или замедление вращательного движения в какой-либо плоскости. Поскольку полукружные каналы заполнены эндолимфой, имеющей такую же плотность, как и купула ампул, линейные ускорения не оказывают влияния на положение ресничек и купулы. При поворотах головы или вращении тела, то есть при появлении углового ускорения, эндолимфа в них, в силу своей инерции, в первый момент остается неподвижной или потом движется, но с иной скоростью, нежели полукружные каналы. Это вызывает сгибание

ресничек рецепторов в купуле и их возбуждение. В зависимости от характера вращательного ускорения или замедления происходит неодинаковое раздражение рецепторов различных полукружных каналов. По картине импульсов, приходящих в центральные структуры вестибулярного анализатора из полукружных каналов с каждой

стороны, мозг получает информацию о характере вращательного движения.

Рецепторы полукружных каналов дают возможность различать угловое ускорение, равное в среднем $2-3^\circ/\text{с}$ (порог различения вращения).

Проводниковый отдел. К рецепторам подходят периферические волокна биполярных нейронов вестибулярного ганглия, расположенного во внутреннем слуховом проходе (первый нейрон). Аксоны этих нейронов в составе вестибулярного нерва направляются к вестибулярным ядрам продолговатого мозга (второй нейрон). Вестибулярные ядра продолговатого мозга (верхнее – ядро Бехтерева, медиальное – ядро Швальбе, латеральное – ядро Дейтерса и нижнее – ядро Роллера) получают дополнительную информацию по афферентным нейронам от проприорецепторов мышц или от суставных сочленений шейного отдела позвоночника. Эти ядра вестибулярного анализатора тесно связаны с различными отделами центральной нервной системы. Благодаря этому обеспечиваются контроль и управление эффекторными реакциями соматического, вегетативного и сенсорного характера. Третий нейрон расположен в ядрах зрительного бугра, откуда возбуждение направляется в кору полушарий.

Центральный отдел вестибулярного анализатора локализуется в височной области коры большого мозга, несколько кпереди от слуховой проекционной зоны (21–22 поля по Бродману, четвертый нейрон).

Функциональные связи вестибулярного анализатора. При возбуждении вестибулярного анализатора возникают соматические реакции, которые осуществляются благодаря вестибулоспинальным связям при участии вестибуло-ретикулярных и вестибулоруброспинальных трактов. При этом происходит перераспределение тонуса скелетной мускулатуры и рефлекторные реакции, необходимые для сохранения равновесия тела в пространстве. Рефлексы, обеспечивающие данную функцию, подразделяются на две группы – статические и статокINETические.

Один из статокINETических рефлексов – вестибулярный нистагм (головы или глаз) – имеет большое клиническое значение. Нистагм возникает в условиях быстрого перемещения тела или его вращения. Так, глазной нистагм проявляется сначала в ритмическом медленном движении глаз в сторону, противоположную вращению, а затем – быстрым движением глаз (скачком) в обратном направлении. Реакции такого типа обеспечивают возможность обзора про-

странства в условиях перемещения тела. Важным моментом является связь вестибулярного аппарата с мозжечком, благодаря чему осуществляется тонкая регуляция моторных вестибулярных рефлексов. При нарушениях функции мозжечка эти рефлексы утрачивают тормозной компонент, что проявляется в возникновении таких симптомов, как, например, спонтанно возникающий нистагм, утрата равновесия, избыточная амплитуда движений. Эти симптомы являются частью синдрома мозжечковой атаксии. Благодаря связям вестибулярных ядер с вегетативной нервной системой проявляются вестибуловегетативные реакции сердечно-сосудистой системы, желудочно-кишечного тракта и других органов. Они могут проявляться в изменениях сердечного ритма, тонуса сосудов, артериального давления, усилении моторики желудка и кишечника, повышении саливации, тошноте, рвоте и т. д.

В условиях невесомости (в космосе) возникает такой тип афферентной импульсации с вестибулярного аппарата, который никогда не встречается на Земле. Однако привыкание к условиям невесомости во время космических полетов происходит быстро. При этом следует учитывать, что космонавты проходят напряженный курс тренировки, чем и объясняется их малая подверженность влиянию условий невесомости.

Морская болезнь возникает при сочетании различных видов качки судна: бортовой (боковой), килевой и так называемых рыскающих движений. Воздушная болезнь развивается при «болтанке» самолета в результате вертикального перемещения его вверх и вниз, при попадании самолета в «воздушные ямы». Морской болезни подвержены почти 90% лиц, впервые попавших на море. Воздушная болезнь наблюдается примерно у 12% пассажиров во время полетов на винтомоторных самолетах и у 2% пассажиров во время полетов на реактивных самолетах.

При укачивании различают патогномические симптомы (бледность кожи, холодный пот, тошнота, рвота) и часто наблюдаемые сопутствующие симптомы (вялость, апатия, сонливость, головная боль, чувство жара, головокружение, обильное слюноотделение или сухость во рту). При укачивании нарушается кровообращение, преимущественно в головном мозге, снижается артериальное давление, может развиваться коллапс.

Вопросы для самоконтроля

1. Каковы строение и функция полукружных каналов?
2. Каково строение вестибулярного рецептора?
3. Где находятся первый, второй и третий нейроны вестибулярной системы?

4. Чем образован проводниковый отдел вестибулярной системы?
5. Где находится центральный отдел вестибулярной системы?
6. Что такое вестибулярные рефлексы?

2.9. Психофизиология соматосенсорной системы

В соматосенсорную систему включают кожную чувствительность и чувствительную систему мышечного аппарата (проприорецепция).

Кожная рецепция. Рецепторная поверхность кожи составляет 1,4 – 2,1 м². В коже сосредоточено огромное количество рецепторов, реагирующих на прикосновение, давление, температуру, вибрацию, а также к болевым раздражениям. Они локализованы на разной глубине и распределены неравномерно по ее поверхности.

Теории кожной чувствительности многочисленны и во многом противоречивы. Одним из наиболее распространенных является представление о наличии специфических рецепторов для 4 основных видов кожной чувствительности: тактильной, тепловой, холодовой и болевой.

Ощущение прикосновения и давления на кожу довольно точно локализуется, это ощущение локализации вырабатывается и закрепляется в онтогенезе при участии зрения и проприорецепторов. Абсолютная тактильная чувствительность различается в разных участках тела: от 50 мг до 10 г. Пространственные пороги тактильной чувствительности тоже сильно отличаются на разных участках. На слизистой оболочке языка пространственные (относительные) пороги тактильной чувствительности 0,5 мм, а на коже спины – более 60 мм. Эти отличия обусловлены главным образом различными размерами кожных рецептивных полей и степенью их перекрытия.

К кожным анализаторам относят: *температурный анализатор, тактильный анализатор. Температурный кожный анализатор* обеспечивает информацию о температуре внешней среды и формирование температурных ощущений, что имеет большое значение для осуществления процессов терморегуляции и поведенческих приспособительных реакций. Как и тактильный, он относится к соматосенсорному анализатору.

Периферический отдел представлен двумя видами рецепторов: одни реагируют на холодовые стимулы, другие – на тепловые. Тепловые рецепторы – это тельца Руффини, а холодовые – колбы Краузе. Рецепторы холода расположены в эпидермисе и непосредственно под ним, а рецепторы тепла – преимущественно в нижнем и верхнем слоях собственно кожи и слизистой оболочки.

Проводниковый отдел. От рецепторов холода отходят миелинизированные волокна типа А, а от рецепторов тепла – немиелинизированные волокна

типа С, поэтому информация от холодовых рецепторов распространяется с большей скоростью, чем от тепловых. Первый нейрон локализуется в спинальных ганглиях. Клетки задних рогов спинного мозга представляют второй нейрон. Нервные волокна, отходящие от вторых нейронов температурного анализатора, переходят через переднюю комиссуру на противоположную сторону в боковые столбы и в составе латерального спинно-таламического тракта доходят до зрительного бугра, где находится третий нейрон. Отсюда возбуждение поступает в кору полушарий большого мозга.

Центральный отдел температурного анализатора локализуется в области задней центральной извилины коры большого мозга. Восприятие температурных раздражителей. Существует зона температуры кожи, в пределах которой в результате адаптации к температуре внешней среды происходит полное исчезновение температурных ощущений. Эта зона получила название зоны комфорта, или нейтральной зоны. Изменения температуры кожи и отклонения от зоны комфорта происходят под влиянием факторов внешней и внутренней среды организма и сопровождаются возникновением ощущения тепла или холода. Интенсивность этих ощущений зависит от величины отклонения от диапазона зоны комфорта. Если температура кожи не меняется и какое-то время остается постоянной, то реакция терморецепторов в этих случаях обозначается как статическая. Уровень статической реакции зависит от длительности температурного раздражения и величины отклонения от диапазона зоны комфорта. При длительном воздействии температурных факторов внешней среды и малых отклонениях температуры кожи возможно развитие медленной частичной адаптации с сохранением низкого уровня статической реакции терморецепторов. При значительном изменении температуры внешней среды и больших отклонениях от зоны комфорта, когда развитие адаптации уменьшается, проявляется высокий уровень статической реакции терморецепторов.

Различают также динамические реакции терморецепторов, при которых формируются температурные ощущения, связанные с изменениями температуры кожи. Динамические реакции терморецепторов определяются тремя параметрами: исходной температурой и скоростью изменения температуры внешней среды, а также величиной поверхности кожи, на которую действует температурный фактор. Исходная температура кожи определяет уровень возбудимости терморецепторов: чем ниже температура кожи, тем выше возбудимость холодовых и ниже — тепловых рецепторов и наоборот. При большой скорости изменения температуры внешней среды происходят быстрые изменения возбудимости терморецепторов кожи. При малой скорости изменения температуры среды возбудимость рецепторов изменяется медленно и может наблюдаться явление аккомодации, то есть приспособление к воздействию медленно нараста-

ющего температурного фактора, проявляющегося в снижении возбудимости терморецепторов кожи. Интенсивность температурных ощущений находится в прямо пропорциональной зависимости от величины поверхности кожи, на которую воздействует температурный стимул: чем больше площадь воздействия температурного фактора, тем температурные ощущения сильнее и наоборот, если маленькие участки кожи подвергаются воздействию температуры, ощущения понижены. Это явление объясняют наличием пространственной суммации на разных уровнях проводникового отдела температурного анализатора, что оказывает влияние на формирование температурных ощущений.

Данное объяснение подтверждается опытом с двусторонней стимуляцией. Так, например, при одновременном температурном воздействии на тыльную поверхность обеих рук температурные ощущения будут выше, чем при обогревании или охлаждении одной руки.

Иногда при воздействии высоких температур наблюдаются парадоксальные ощущения холода. Это можно объяснить тем, что холодовые рецепторы располагаются ближе к поверхности кожи (на глубине 0,17 мм), чем тепловые, расположенные на глубине 0,3–0,6 мм, поэтому холодовые рецепторы возбуждаются быстрее.

В то же время считают, что причина этого явления, возможно, лежит в том, что холодовые рецепторы, в норме «молчащие» при температуре выше +40 °С, вдруг возбуждаются на короткое время, если на них быстро подействовать температурой выше +45 °С.

Тактильный анализатор

Тактильный анализатор является частью кожного анализатора. Он обеспечивает ощущения прикосновения, давления, вибрации и щекотки.

Периферический отдел представлен различными рецепторными образованиями, раздражение которых приводит к формированию специфических ощущений. На поверхности кожи, лишенной волос, а также на слизистых оболочках на прикосновение реагируют специальные рецепторные клетки (тельца Мейснера), расположенные в сосочковом слое кожи. На коже, покрытой волосами, на прикосновение реагируют рецепторы волосяного фолликула, обладающие умеренной адаптацией.

На давление реагируют рецепторные образования (диски Меркеля), расположенные небольшими группами в глубоких слоях кожи и слизистых оболочек. Это медленно адаптирующиеся рецепторы. Адекватным стимулом для них служит прогибание эпидермиса при действии механического стимула на кожу.

Вибрацию воспринимают тельца Пачини, располагающиеся как в слизистой, так и на не покрытых волосами частях кожи, жировой ткани подкожных слоев, а также в суставных сумках, сухожилиях.

Эти рецепторы представлены нервными терминалями, заключенными в слоистые оболочки из соединительной ткани. Тельца Пачини обладают очень быстрой адаптацией и реагируют на ускорение при смещении кожи в результате действия механических стимулов, одновременно вовлекаются в реакцию несколько телец Пачини.

Щекотание воспринимают свободно лежащие, неинкапсулированные нервные окончания, расположенные в поверхностных слоях кожи. Для данного вида рецепторов характерна низкая специфичность реакции на стимулы разной интенсивности. С активацией этой группы рецепторов связывают ощущение щекотки, что и дало название самим рецепторам – рецепторы щекотки.

По функциональным особенностям тактильные рецепторы подразделяются на фазные и статические. Фазные тактильные рецепторы возбуждаются при динамическом раздражении. Они обладают высокой чувствительностью, коротким латентным периодом, быстро адаптируются. Статические тактильные рецепторы возбуждаются в основном от статического раздражения. Они менее чувствительны, чем фазные, с более длительным латентным периодом, медленно адаптируются.

Проводниковый отдел. От большинства механорецепторов в спинной мозг информация поступает в центральную нервную систему по А-волокам и лишь от рецепторов щекотки – по С-волокам. Первый нейрон находится в спинальных ганглиях. В заднем роге спинного мозга происходит первое переключение на интернейроны (второй нейрон), от них восходящий путь в составе заднего столба достигает ядер заднего столба в продолговатом мозге (третий нейрон), где происходит второе переключение, далее через медиальную петлю путь следует к вентро-базальным ядрам зрительного бугра (четвертый нейрон), центральные отростки нейронов зрительного бугра идут в кору больших полушарий.

Центральный отдел тактильного анализатора локализуется в первичной зоне соматосенсорной области коры большого мозга (задняя центральная извилина).

Исследования уровня тактильной чувствительности можно проводить с помощью «волосков Фрея», а пространственных порогов, которые характеризуют плотность распределения тактильных рецепторов, – «циркулем Вебера».

Мышечная и суставная рецепция (проприорецепция). В мышцах содержатся специализированные рецепторы – мышечные веретена, состоящие из капсулы и мышечных отростков. Они возбуждаются при увеличении длины мышцы, при ее растяжении. Возбуждение с этих рецепторов поступает на альфа-мотонейроны передних рогов серого вещества спинного мозга и приводит к сокращению мышцы или повышению ее тонуса. Мышечные отростки проприо-

рецепторов иннервируются гамма-мотонейронами. При сокращении мышечных отростков веретена чувствительность рецептора возрастает и соответственно увеличивается мышечный тонус. Именно эти явления лежат в основе перераспределения мышечного тонуса

В сухожилиях мышц находятся рецепторы (тельца Гольджи), которые возбуждаются при сокращении мышцы. Возбуждение с этих рецепторов поступает на тормозные клетки Реншоу, расположенные в передних рогах серого вещества спинного мозга, и приводят к торможению альфа-мотонейров, а значит к расслаблению мышцы. Благодаря совместной деятельности собственно проприорецепторов, рецепторов Гольджи, тормозных клеток Реншоу и альфа-мотонейронов обеспечивается поддержание определенного тонуса мышц. Для перераспределения тонуса мышц при двигательных актах необходимо участие гамма-мотонейронов, которые повышают чувствительность мышечных веретен.

Сенсорная система обеспечивает формирование так называемого мышечного чувства при изменении напряжения мышц, их оболочек, суставных сумок, связок, сухожилий. В мышечном чувстве можно выделить три составляющих: чувство положения, когда человек может определить положение своих конечностей и их частей относительно друг друга; чувство движения, когда, изменяя угол сгибания в суставе, человек осознает скорость и направление движения; чувство силы, когда человек может оценить мышечную силу, нужную для движения или удерживания суставов в определенном положении при подъеме или перемещении груза. Наряду с кожным, зрительным, вестибулярным двигательный анализатор оценивает положение тела в пространстве, позу, участвует в координации мышечной деятельности.

Периферический отдел представлен проприорецепторами, расположенными в мышцах, связках, сухожилиях, суставных сумках, фасциях. К ним относятся мышечные веретена, тельца Гольджи, тельца Пачини, свободные нервные окончания. Мышечное веретено представляет собой скопление тонких коротких поперечно-полосатых мышечных волокон, которые окружены соединительно-тканной капсулой. Эти волокна получили название интрафузальных, в отличие от обычных мышечных волокон, которые составляют основную массу мышц и называются экстрафузальными, или рабочими, волокнами. Мышечное веретено с интрафузальными волокнами расположено параллельно экстрафузальным, поэтому возбуждаются при расслаблении (удлинении) скелетной мышцы. Тельца Гольджи находятся в сухожилиях. Это гроздевидные чувствительные окончания, достигающие у человека 2–3 мм в длину и 1–1,5 мм в ширину. Тельца Гольджи, располагаясь в сухожилиях, включены относительно скелетной мышцы последовательно, поэтому они возбуждаются при ее сокра-

щении вследствие натяжения сухожилия мышцы. Рецепторы Гольджи контролируют силу мышечного сокращения, то есть напряжения.

Тельца Пачини представляют собой инкапсулированные нервные окончания, локализуются в глубоких слоях кожи, в сухожилиях и связках, реагируют на изменения давления, которое возникает при сокращении мышц и натяжении сухожилий, связок и кожи.

Проводниковый отдел двигательного анализатора представлен нейронами, которые располагаются в спинальных ганглиях (первый нейрон). Отростки этих клеток в составе пучков Голля и Бурдаха (задние столбы спинного мозга) достигают нежного и клиновидного ядер продолговатого мозга, где располагаются вторые нейроны. От этих нейронов волокна мышечно-суставной чувствительности, совершив перекрест, в составе медиальной петли доходят до зрительного бугра, где в вентральных заднелатеральном и заднемедиальном ядрах располагаются третьи нейроны.

Центральным отделом двигательного анализатора являются нейроны передней центральной извилины.

Вопросы для самоконтроля

1. Каковы строение и функция полукружных каналов?
2. Каково строение вестибулярного рецептора?
3. Где находится первый, второй и третий нейроны вестибулярной системы?
4. Чем образован проводниковый отдел вестибулярной системы?
5. Где находится центральный отдел вестибулярной системы?
6. Что такое вестибулярные рефлексы?
7. Каково строение нервно-мышечного веретена (рецептора) проприоцептивной системы?
8. Что происходит в этом рецепторе при растяжении мышцы?
9. Что такое динамическая и статическая фазы ответа?
10. Что представляют собой сухожильные рецепторы?
11. Каково значение суставной рецепции?
12. Какова соматотопическая проекция органов в прецентральной и постцентральной извилинах больших полушарий мозга? Какое это имеет функциональное значение?
13. Что такое первичные и вторичные корковые поля двигательной и сенсорной систем? Каковы их функциональные особенности?
14. Назовите корковые центры ответственные за организацию членораздельной речи? Выделите моторную часть.

15. Чем объяснить множественное представительство в корречевой функции? Благодаря чему осуществляется взаимодействие отдельных корковых представительств речи?

16. Назовите образования, при поражении которых наблюдается: алексия; аграфия; сенсорная афазия; двигательная афазия; апраксия.

17. Какие рецепторные образования кожного анализатора вы знаете? Чем они отличаются друг от друга?

18. Какова функциональная классификация кожных рецепторов?

19. Что такое соматическая и висцеральная боль?

20. Где расположены первый, второй, и третий нейроны кожного анализатора?

21. Назовите основные восходящие пути спинного и головного мозга, связанные с проведением кожной чувствительности.

22. Назовите извилину и долю полушария мозга, в которой расположен корковый центр кожного анализатора.

2.10. Психофизиология обонятельной системы

Рецепторы обонятельной системы расположены в области верхних носовых ходов. Общее количество обонятельных рецепторов у человека около 10 миллионов (у кролика – 100 миллионов, у собаки более 200 миллионов). На поверхности каждой обонятельной клетки имеется сферическое утолщение (булава), из которого выступает 6 – 12 тончайших (0,3 мкм) ресничек длиной до 10 мкм. Обонятельные реснички погружены в жидкую среду, вырабатываемую обонятельными (боуменовыми) железами. Наличие ресничек в десятки раз увеличивает площадь контакта рецепторов с молекулами пахучих веществ.

Особенность обонятельной системы состоит в том, что ее афферентные волокна не переключаются в таламусе промежуточного мозга и не проходят на противоположную сторону головного мозга.

Чувствительность обонятельной системы человека очень велика: один обонятельный рецептор может быть возбужден одной молекулой пахучего вещества, а возбуждение небольшого числа рецепторов приводит к возникновению ощущения. В то же время изменение интенсивности действия веществ (наименьшее воспринимаемое различие в силе запаха составляет 30 – 60% от его исходной концентрации). У собак эти показатели в 5 – 6 раз больше.

Дать характеристику обонятельным ощущениям довольно сложно. При этом полностью полагаются на самоотчет исследуемого. Для оценки абсолютной обонятельной чувствительности чаще всего используется число молекул в 1 м³ или в 50 см³ воздуха (на один «нюх» у человека расходуется 50 см³). Об-

ращает на себя внимание очень резкие колебания величин порогов для различных веществ, для различных индивидуумов и для различных видов животных. В качестве примеров могут служить пороговые концентрации (число молекул в 1 м³ воздуха) сильно пахнущих веществ для человека и собаки (таблица 8).

Таблица 8

Пороговые концентрации различных веществ.

Вещество	Пороговые концентрации	
	собака	человек
Уксусная кислота	$2 \cdot 10^5$	$5 \cdot 10^{12}$
Масляная кислота	$9 \cdot 10^3$	$7 \cdot 10^9$
Этиленмеркаптан	$2 \cdot 10^5$	$4 \cdot 10^8$
Альфа-ионон	$1 \cdot 10^5$	$3 \cdot 10^8$

Многочисленные попытки классифицировать мир запахов не увенчались успехом. Наибольшей популярностью в настоящее время пользуется классификация запахов, разработанная еще в 1925 году Цваардемакером. По его мнению, запахи можно разделить на следующие классы и подклассы:

1. Класс эфирных запахов (эфир, ацетон, хлороформ и др.)
2. Класс ароматических запахов. Включает 5 подклассов: камфарные, пряные (эвгенол), анисовые (ментол), лимонные, мидальные.
3. Класс цветочных (бальзамных) запахов (ванилин).
4. Класс амбро-мускуновых запахов.
5. Класс чесночных запахов (сероводород, йод).
6. Класс пригорелых запахов (бензол, фенол).
7. Класс каприловых запахов (каприловая кислота).
8. Класс отталкивающих запахов (пиридин).
9. Класс тошнотворных запахов (индол, скатол).

Следует еще отметить, что обоняние играет важную роль в организации пищевого, оборонительного и полового поведения, поскольку возбуждение от обонятельных рецепторов поступает в лимбическую систему базальных ядер головного мозга.

С участием обонятельного анализатора осуществляется ориентация в окружающем пространстве и происходит процесс познания внешнего мира. Он оказывает влияние на пищевое поведение, принимает участие в апробации пищи на съедобность, в настройке пищеварительного аппарата на обработку пищи (по механизму условного рефлекса), а также – на оборонительное поведение,

помогая избежать опасности благодаря способности различать вредные для организма вещества.

Классификация пахучих веществ и запахов. Первая группа пахучих веществ – это ольфактивные вещества, которые раздражают только обонятельные клетки. К ним относятся запах гвоздики, лаванды, аниса, бензола, ксилола и др. Вторая группа – это такие вещества, которые одновременно с обонятельными клетками раздражают свободные окончания тройничных нервов в слизистой оболочке носа. К этой группе относятся запах камфоры, эфира, хлороформа и др. Единой и общепринятой классификации запахов не существует. Мы не можем охарактеризовать запах, не называя вещества или предмета, которому они свойственны. Так, мы говорим о запахе камфоры, роз, лука, в некоторых случаях обобщаем запахи родственных веществ или предметов, например, цветочный запах, фруктовый и т. п. Считают, что возникающее многообразие различных запахов является результатом смешения «первичных запахов». На остроту обоняния влияют многие факторы, в частности голод, который повышает остроту обоняния; беременность, когда возможно не только обострение обонятельной чувствительности, но и ее извращение.

Структурно-функциональная характеристика обонятельного анализатора

Периферический отдел обонятельного анализатора – это первичночувствующие рецепторы, которые являются окончаниями дендрита так называемой нейросекреторной клетки.

Верхняя часть дендрита каждой клетки несет 6–12 ресничек, а от основания клетки отходит аксон. Реснички, или обонятельные волоски, погружены в жидкую среду – слой слизи, вырабатываемой боуменовыми железами. Наличие обонятельных волосков значительно увеличивает площадь контакта рецептора с молекулами пахучих веществ. Движение волосков обеспечивает активный процесс захвата молекул пахучего вещества и контакта с ним, что лежит в основе целенаправленного восприятия запахов. Рецепторные клетки обонятельного анализатора погружены в обонятельный эпителий, выстилающий полость носа, в котором кроме них имеются опорные клетки, выполняющие механическую функцию и активно участвующие в метаболизме обонятельного эпителия. Часть опорных клеток, располагающихся вблизи базальной мембраны, носит название базальных.

Проводниковый отдел. Первым нейроном обонятельного анализатора следует считать нейросенсорную, или нейрорецепторную клетку. Аксон этой клетки образует синапсы, называемые гломерулами, с главным дендритом митральных клеток обонятельной луковицы, которые представляют второй нейрон.

Аксоны митральных клеток обонятельных луковиц образуют обонятельный тракт, который имеет треугольное расширение (обонятельный треугольник) и состоит из нескольких пучков.

Волокна обонятельного тракта отдельными пучками идут в передние ядра зрительного бугра. Некоторые исследователи считают, что отростки второго нейрона идут прямо в кору большого мозга, минуя зрительные бугры.

Эфферентный контроль осуществляется с участием перигломерулярных клеток и клеток зернистого слоя, находящихся в обонятельной луковице, которые образуют эфферентные синапсы с первичными (Д1) и вторичными (Д2) дендритами митральных клеток. При этом может быть эффект возбуждения или торможения афферентной передачи. Некоторые эфферентные волокна приходят из контралатеральной луковицы через переднюю комиссуру. Нейроны, отвечающие на обонятельные стимулы, обнаружены в ретикулярной формации, имеется связь с гиппокампом и вегетативными ядрами гипоталамуса. Связь с лимбической системой объясняет присутствие эмоционального компонента в обонятельном восприятии (гедонические компоненты ощущения).

Центральный, или корковый, отдел обонятельного анализатора локализуется в передней части грушевидной доли коры в области извилины морского коня.

Восприятие запахов. Молекулы пахучего вещества взаимодействуют со специализированными белками, встроенными в мембрану обонятельных волосковых нейросенсорных рецепторных клеток. При этом происходит адсорбция раздражителя на хеморецепторной мембране. Согласно стереохимической теории, этот контакт возможен в том случае, если форма молекулы пахучего вещества соответствует форме рецепторного белка в мембране (как ключ и замок). Слизь, покрывающая поверхность хеморецептора, является структурированным матриксом. Она контролирует доступность рецепторной поверхности для молекул раздражителя и способна изменять условия рецепции.

Современная теория обонятельной рецепции предполагает, что начальным звеном этого процесса могут быть два вида взаимодействия: первое – это контактный перенос заряда при соударении молекул пахучего вещества с рецептивным участком и второе – образование молекулярных комплексов и комплексов с переносом заряда. Эти комплексы обязательно образуются с белковыми молекулами рецепторной мембраны, активные участки которых выполняют функции доноров и акцепторов электронов. Существенным моментом этой теории является

положение о многоточечных взаимодействиях молекул пахучих веществ и рецептивных участков. Вслед за этим взаимодействием происходит изменение формы белковой молекулы, активизируются натриевые каналы, происходит

деполяризация мембраны и генерируется рецепторный потенциал в области микроворсинок. В обонятельной нейрорецепторной клетке при ее возбуждении образуется медиатор, который, выделяясь в синаптическую щель, ведет к возникновению возбуждающего постсинаптического потенциала и возникновению затем потенциала действия во внесинаптических отделах нервного волокна, в импульсной форме возбуждение передается в другие структуры обонятельного анализатора.

Особенности кодирования обонятельной информации. Отдельная рецепторная клетка способна реагировать на значительное число различных пахучих веществ. В связи с этим, различные обонятельные рецепторы (так же, как и вкусовые) имеют перекрывающиеся профили ответов. Каждое пахучее вещество дает специфическую картину возбуждения в популяции чувствительных клеток, при этом уровень возбуждения зависит от концентрации.

При действии пахучих веществ в очень малых концентрациях возникающее ощущение неспецифично, а в более высоких концентрациях выявляется запах и происходит его идентификация. Поэтому следует различать поры выявления запаха и поры его распознавания. В волокнах обонятельного нерва при электрофизиологическом исследовании обнаружена непрерывная импульсация, обусловленная подпороговым воздействием пахучих веществ.

При пороговой и сверхпороговой концентрациях различных пахучих веществ возникают разные типы (паттерны) электрических импульсов, которые приходят одновременно в различные участки обонятельной луковицы. При этом в обонятельной луковице создается своеобразная мозаика из возбужденных и невозбужденных участков. Предполагают, что это лежит в основе кодирования информации о специфичности запахов.

Особенности адаптации обонятельного анализатора. Адаптация к действию пахучего вещества в обонятельном анализаторе зависит от скорости потока воздуха над обонятельным эпителием и концентрации пахучего вещества. Обычно адаптация проявляется по отношению к одному запаху и может не затрагивать другие запахи.

Различают следующие нарушения обоняния:

- 1) аносмия – отсутствие;
- 2) гипосмия – понижение;
- 3) гиперосмия – повышение обонятельной чувствительности;
- 4) паросмия – неправильное восприятие запахов;⁹⁷
- 5) нарушение дифференцировки;
- 6) обонятельные галлюцинации, когда возникают обонятельные ощущения при отсутствии пахучих веществ;

7) обонятельная агнозия, когда человек ощущает запах, но его не узнает. С возрастом в связи с преобладанием инволютивных процессов наблюдаются в основном снижение обонятельной чувствительности, а также другие виды функциональных расстройств обоняния.

Вопросы для самоконтроля

1. Где помещается обонятельный рецептор?
2. Каково строение обонятельного рецептора?
3. Какие элементы относятся к проводниковому отделу обонятельного анализатора?
4. Назовите обонятельные пути головного мозга.
5. Где находится центральный отдел обонятельной системы?
6. Назовите места расположения первого, второго и третьего нейронов обонятельной сенсорной системы.

2.11. Психофизиология вкусовой сенсорной системы

В процессе эволюции вкус формировался как механизм выбора или отвергания пищи. В естественных условиях вкусовые ощущения комбинируются с обонятельными, тактильными и температурными. Важным обстоятельством является то, что предпочтительный выбор пищи отчасти основан на врожденных механизмах, но в значительной мере зависит от связей, выработанных в онтогенезе условнорефлекторным путем.

Вкусовые почки – рецепторы вкуса – расположены на языке, задней стенке глотки, мягком небе, миндалинах и надгортаннике. Больше всего их на кончике, краях и задней части языка. Каждая из 10000 вкусовых почек состоит из нескольких (2 – 6) рецепторных клеток. Вкусовая почка не достигает поверхности слизистой оболочки языка и соединена с полостью рта через вкусовую пору. Вкусовые клетки – наиболее короткоживущие эпителиальные клетки организма: в среднем через каждые 250 часов старая клетка сменяется молодой.

Проводниками всех видов вкусовой чувствительности служит барабанная струна и языкоглоточный нерв, ядра которых в продолговатом мозге содержат первые нейроны вкусовой системы. Наиболее убедительной считается гипотеза, согласно которой информация о 4 основных вкусовых ощущениях: горьком, сладком, кислом и соленом – кодируются разным распределением частоты импульсов в большой группе нервных волокон, по-разному возбуждаемых вкусовым веществом. Представление о четырех элементарных вкусовых ощущениях

демонстрируется на так называемой пирамиде вкусов Хеннинга, которая была предложена еще в начале прошлого века (рис. 33).

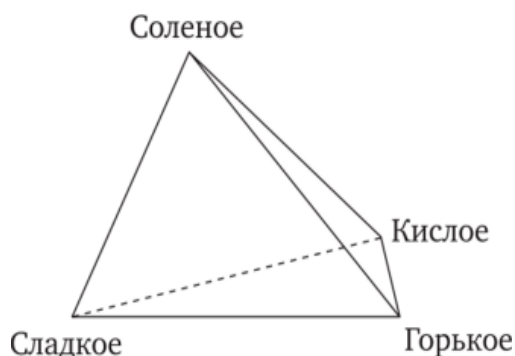


Рис. 33. Пирамида вкусов Хеннинга

Согласно этой гипотезе, любой вкус может быть получен, если смешать в необходимой пропорции три из четырех возможных первичных вкусов. Смешанные вкусы могут быть представлены положением точки на одной из поверхностей такой символической пирамиды вкусов. Расстояние точки от углов определяет, как соотносится смешанный вкус с первичными и, следовательно, какая доля каждого из них требуется для того, чтобы получить нужную «смесь».

Нет таких веществ, вкус которых можно было бы получить, смешав все четыре первичных вкуса, поэтому ни один вкус не окажется внутри пирамиды, вне образующей ее поверхности.

Роль вкусового (химического) анализатора в жизнедеятельности организма изолированно определить трудно, так как адекватный раздражитель для него – пища – является сложным и многокомпонентным раздражителем. В связи с этим возникающее чувство вкуса связано с раздражением не только химических, но и механических, температурных и даже болевых рецепторов слизистой оболочки полости рта, а также обонятельных рецепторов. Вкусовой анализатор определяет формирование вкусовых ощущений, является рефлексогенной зоной.

С помощью вкусового анализатора оцениваются различные качества вкусовых ощущений, сила ощущений, которая зависит не только от силы раздражения, но и от функционального состояния организма. Различают сладкий, соленый, кислый и горький вкусы, а также вкус воды, острый и жгучий вкус. Сходным вкусом могут обладать вещества, различные по своей химической структуре.

Разного вкуса могут быть оптические изомеры одинаковых химических веществ. Несовпадение между вкусовыми свойствами и химическим строением

характерно преимущественно для веществ, обладающих сладким и горьким вкусом. Что касается соленого и кислого вкуса, то он свойствен, как правило, веществам определенного химического состава. Так, ощущение сладкого вызывают полисахариды, дисахариды (сахароза, мальтоза, лактоза), моносахариды (глюкоза, фруктоза, галактоза), двухатомные и многоатомные спирты. Сладким вкусом обладают сахарин и другие вещества, используемые как заменители сахара. Ощущение горького вызывают все алкалоиды, а также глюкозиды, пикриновая кислота, эфир и такие вещества, как хинин, морфин, стрихнин, пилокарпин. Ощущение соленого связано с присутствием в растворе анионов хлора, йода и брома, поэтому соленый вкус вызывают хлориды натрия, калия, лития, аммония и магния. Ощущение кислого возникает при раздражении вкусовых рецепторов свободными ионами кислот и кислых солей.

Структурно-функциональная характеристика вкусового анализатора

Периферический отдел. Рецепторы вкуса (вкусовые клетки с микроворсинками) – это вторичные рецепторы, они являются элементом вкусовых почек, в состав которых входят также опорные и базальные клетки. Во вкусовых почках обнаружены клетки, содержащие серотонин, и клетки, образующие гистамин. Эти и другие вещества играют определенную роль в формировании чувства вкуса. Отдельные вкусовые почки являются полимодальными образованиями, так как могут воспринимать различные виды вкусовых раздражителей. Вкусовые почки в виде отдельных включений находятся на задней стенке глотки, мягком нёбе, миндалинах, гортани, надгортаннике и входят также в состав вкусовых сосочков языка как органа вкуса.

Установлено, что кончик языка и передняя его треть наиболее чувствительны к сладкому, где расположены грибовидные сосочки, боковые поверхности – к кислому и соленому (листовидные сосочки), а корень языка – к горькому (желобоватые сосочки, или вкусовые сосочки, окруженные валом).

Проводниковый отдел. Внутрь вкусовой почки входят нервные волокна, которые образуют рецепторно-афферентные синапсы. Вкусовые почки различных областей полости рта получают нервные волокна от разных нервов: вкусовые почки передних двух третей языка – от барабанной струны, входящей в состав лицевого нерва; почки задней трети языка, а также мягкого и твердого нёба, миндалин – от языкоглоточного нерва; вкусовые почки, расположенные в области глотки, надгортанника и гортани, – от верхне-гортанного нерва, являющегося частью блуждающего нерва.

Эти нервные волокна являются периферическими отростками биполярных нейронов, расположенных в соответствующих чувствительных ганглиях, представляющих первый нейрон проводникового отдела вкусового анализатора. Центральные отростки этих клеток входят в состав одиночного пучка про-

долговатого мозга, ядра которого представляют второй нейрон. Отсюда нервные волокна в составе медиальной петли подходят к зрительному бугру (третий нейрон). Отростки нейронов таламуса идут в кору больших полушарий (четвертый нейрон).

Центральный, или корковый, отдел вкусового анализатор локализуется в нижней части соматосенсорной зоны коры в области представительства языка. Большая часть нейронов этой области мультимодальна, то есть реагирует не только на вкусовые, но и на температурные, механические и ноцицептивные раздражители. Для вкусовой сенсорной системы характерно то, что каждая вкусовая почка имеет не только афферентные, но и эфферентные нервные волокна, которые подходят к вкусовым клеткам из ЦНС, благодаря чему обеспечивается включение вкусового анализатора в целостную деятельность организма.

Механизм вкусового восприятия. Чтобы возникло вкусовое ощущение, раздражающее вещество должно находиться в растворенном состоянии. Сладкое или горькое вкусовое вещество, растворяющееся в слюне до молекул, проникает в поры вкусовых луковиц, вступает во взаимодействие с гликокаликсом и адсорбируется на клеточной мембране микроворсинки, в которую встроены «сладкочувствующие» или «горькочувствующие» рецепторные белки. При воздействии соленых или кислых вкусовых веществ изменяется концентрация электролитов около вкусовой клетки. Во всех случаях повышается проницаемость клеточной мембраны микроворсинок, возникает движение ионов натрия внутрь клетки, происходит деполяризация мембраны и образование рецепторного потенциала, который распространяется и по мембране, и по микротубулярной системе вкусовой клетки к ее основанию. В это время во вкусовой клетке образуется медиатор (ацетилхолин, серотонин, а также, возможно, гормоноподобные вещества белковой природы), который в рецепторно-афферентном синапсе ведет к возникновению генераторного потенциала, а затем потенциала действия во вне синаптических отделах афферентного нервного волокна.

При регистрации импульсов в отдельных афферентных волокнах обнаружено, что многие из них отвечают только на определенные вкусовые вещества (сахар, соль, кислота, хинин), т. е. обладают специфичностью, что свидетельствует о связи этих волокон с определенным видом вкусовых рецепторов. Однако в настоящее время установлено также, что в одном и том же нервном волокне при действии вкусового раздражителя различного качества возникают импульсы определенной частоты, продолжительности и рисунка (паттерна), то есть определенный паттерн нервной активности определяет разные виды вкусовых ощущений.

Факторы, влияющие на вкусовое восприятие:

1. Адаптация к одному веществу не исключает сохранения нормальной чувствительности к другому вкусовому веществу. Адаптация к сладкому и соленому развивается быстрее, чем к горькому и кислому.

2. Вкусовое восприятие зависит от функционального состояния организма. Так, в условиях голода или насыщения оно различно: натошак отмечают повышенную чувствительность к различным вкусовым веществам и высокий уровень мобилизации вкусовых рецепторных элементов (вкусовых сосочков), а после приема пищи вкусовая чувствительность снижается и происходит демобилизация вкусовых воспринимающих структур.

Вкусовое восприятие изменяется под влиянием различных видов социальной деятельности. У студентов перед экзаменом значительно уменьшается способность воспринимать различные вкусовые вещества. С возрастом происходит снижение вкусовой чувствительности, снижается и способность к различению отдельных вкусовых веществ. На вкусовое восприятие оказывают влияние различные патологические процессы. Снижают вкусовую чувствительность заболевания полости рта (стоматиты, глосситы), заболевания желудочно-кишечного тракта, органов дыхания, болезни крови и центральной нервной системы.

Под воздействием различных факторов возможно расстройство вкусового восприятия.

Различают такие виды расстройств:

- 1) агевзия – потеря;
- 2) гипогевзия – понижение;
- 3) гипергевзия – повышение;
- 4) парегевзия – извращение вкусовой чувствительности;
- 5) дисгевзия – расстройство тонкого анализа вкусовых веществ;
- 6) вкусовые галлюцинации, а также вкусовая агнозия, когда человек чувствует, но не узнает вкус этого вещества.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие вы знаете контактные и дистантные хеморецепторы?
2. Где находится вкусовой рецептор?
3. Какие вы знаете сосочки языка?
4. Что такое вкусовая луковица?
5. Какие вы знаете основные вкусовые качества?
6. Чем образован проводниковый отдел вкусовой системы?
7. Назовите основные пути и переключательные ядра вкусовой сенсорной системы.

8. Назовите места расположения первого, второго и третьего нейронов вкусовой сенсорной системы.

9. Где находится корковый центр вкуса?

2.12. Психофизиология болевой сенсорной системы

Боль – это «сенсорная модальность» подобно слуху, вкусу, зрению и пр., она выполняет сигнальную функцию, которая заключается в информации о нарушении таких жизненно важных констант организма, как целостность покровных оболочек и определенный уровень окислительных процессов в тканях, обеспечивающих их нормальную жизнедеятельность. В то же время боль можно рассматривать как психофизиологическое состояние, сопровождаемое изменениями деятельности различных органов и систем, а также возникновением эмоций и мотиваций.

Структурно-функциональная характеристика

Периферический отдел анализатора представлен рецепторами боли, которые по предложению Ч. Шеррингтона называют ноцицепторами (от лат. «посеге» – разрушать). Это высокопороговые рецепторы, реагирующие на разрушающие воздействия.

По механизму возбуждения ноцицепторы делят на механоноцицепторы и хемоноцицепторы.

Механоноцицепторы расположены преимущественно в коже, фасциях, сухожилиях, суставных сумках и слизистых оболочках пищеварительного тракта. Это свободные нервные окончания миелинизированных волокон типа А-дельта со скоростью проведения возбуждения 4–30 м/с. Они реагируют на действие агента, вызывающего деформацию и повреждение мембраны рецептора при сжатии или растяжении тканей. Для большинства этих рецепторов характерна быстрая адаптация.

Хемоноцицепторы расположены также на коже и в слизистых оболочках, но превалируют во внутренних органах, где локализуются в стенках мелких артерий. Они представлены свободными нервными окончаниями немиелинизированных волокон типа С со скоростью проведения возбуждения 0,4–2 м/с. Специфическими раздражителями для этих рецепторов являются химические вещества (аллогены), но только те, которые отнимают кислород у тканей, нарушают процессы окисления.

Выделяют три типа аллогенов, каждый из которых имеет собственный механизм активации хемоноцицепторов. Тканевые аллогены (серотонин, гистамин, ацетилхолин и др.) образуются при разрушении тучных клеток соединительной ткани и, попадая в интерстициальную жидкость, непосредственно ак-

тивируют свободные нервные окончания. Плазменные алгогены (брадикинин, каллидин и простагландины), выполняя роль модуляторов, повышают чувствительность хемоноцицепторов к ноцигенным факторам. Тахикинины выделяются при повреждающих воздействиях из окончаний нервов (к ним относится вещество П – полипептид), они воздействуют местно на мембранные рецепторы того же нервного окончания.

Проводниковый отдел. Проведение болевого возбуждения от рецепторов осуществляется по дендритам первого нейрона, расположенного в чувствительных ганглиях соответствующих нервов, иннервирующих определенные участки организма. Аксоны этих нейронов поступают в спинной мозг к вставочным нейронам заднего рога (второй нейрон). Далее проведение возбуждения в центральной нервной системе осуществляется двумя путями: специфическим (лемнисковым) и неспецифическим (экстралемнисковым).

Специфический путь начинается от вставочных нейронов спинного мозга, аксоны которых в составе спиноталамического тракта поступают к специфическим ядрам таламуса (в частности, в вентро-базальное ядро), которые представляют третьи нейроны. Отростки этих нейронов достигают коры.

Неспецифический путь начинается также от вставочного нейрона спинного мозга и по коллатералиям идет к различным структурам мозга. В зависимости от места окончания выделяют три основных тракта – неоспиноталамический, спиноретикулярный, спиномезенцефалический.

Последние два тракта объединяются в спиноталамический. Возбуждение по этим трактам поступает в неспецифические ядра таламуса и оттуда во все отделы коры больших полушарий.

Корковый отдел. Специфический путь заканчивается в соматосенсорной области коры большого мозга. Согласно современным представлениям, выделяют две соматосенсорные зоны. Первичная проекционная зона находится в области заднецентральной извилины. Здесь происходит анализ ноцицептивных воздействий, формирование ощущения острой, точно локализованной боли. Кроме того, за счет тесных связей с моторной зоной коры осуществляются моторные акты при воздействии повреждающих стимулов. Вторичная проекционная зона, которая находится в глубине силвиевой борозды, участвует в процессах осознания и выработке программы поведения при болевом воздействии.

Неспецифический путь распространяется на все области коры. Значительную роль в формировании болевой чувствительности играет орбитофронтальная область коры, которая участвует в организации эмоционального и вегетативного компонентов боли.

Компоненты реакции организма на боль. В реакцию организма на боль вовлекаются практически все структуры головного мозга, поскольку по колла-

тералиям проводникового отдела болевого анализатора возбуждение распространяется на ретикулярную формацию, лимбическую систему мозга, гипоталамус и двигательные ядра. В связи с этим в реакции организма на боль выделяют несколько компонентов. Импульсы от хеморецепторов проводятся по Аб- и С-афферентам и через задние корешки поступают в спинной мозг – в нейроны заднего рога – первой релейной станции болевой импульсации. Здесь ноцицептивная импульсация переключается и распространяется по ЦНС многими путями.

Прежде всего, это пути, идущие из спинного мозга к мотонейронам, которые посылают импульсы к двигательным мышцам. Это обеспечивает формирование первого компонента системной болевой реакции организма – двигательной защитной реакции от разрушающего раздражителя, еще даже не почувствовав самой боли.

Следующий путь – спинно-таламический, достигающий нейронов задней группы ядер таламуса. Здесь происходит второе переключение ноцицептивной импульсации. Далее импульсация проецируется на нейроны соматосенсорной коры, то есть корковый центр формирования второго компонента – болевого ощущения (ноцицепции).

От нейронов заднего рога также начинаются неспецифические, диффузные пути, не имеющие четких морфологических границ – спинно-ретикулоталамические пути – с несколькими станциями переключения. Возбуждение нейронов этих путей влечет за собой вверх и вниз идущие генерализованные активирующие влияния, что формирует поведенческую реакцию пробуждения – arousal. Таким образом формируется третий компонент системной болевой реакции организма – бодрствование (arousal – реакция).

Ноцицептивная импульсация, идущая по неспецифическим путям, активирует нейроны гипоталамуса – высшего вегетативного центра. Отсюда формируется четвертый компонент системной болевой реакции – вегетативный: повышается артериальное давление, увеличивается частота дыхания и сердечных сокращений, имеет место выделение гормонов (АКТГ, адреналина, норадреналина), перестраивается обмен веществ и т. д.

Кроме того, известно, что и гипоталамус, и ретикулярная формация, являются эмоциогенной зоной; их возбуждение через активацию лимбических структур формирует отрицательную эмоцию, то есть пятый компонент системной болевой реакции.

Древние греки называли боль сторожевым псом здоровья.

Специалист по хирургическому лечению боли Лериш говорил: «Боль – это драма в двух актах. Первый разыгрывается в тканях при потушенных огнях,

в глубокой темноте, без намека на болевые ощущения. Во втором акте начинают зажигаться свечи боли – предвестники пожара, потушить который трудно».

Именно боль, лишая больного покоя, приводит его к врачу, лишает покоя врача и стимулирует прогресс медицинской науки.

Боль – интегративная функция организма, которая мобилизует разные функциональные системы организма для защиты и включает такие компоненты как сознание, память, мотивации, эмоции, соматические и вегетативные реакции.

Расторгуев в своей книге «Боль – тиран и благодетель» говорит о трех сферах единой сущности боли или о трех программах «болевого поведения»:

- либо как неприятное сенсорное ощущение,
- либо как эмоциональный ответ, сопровождающийся изменениями вегетативных функций,
- либо как мотивационное состояние, определяющее поведение, направленное на излечение.

Боль подразделяется на соматическую и висцеральную. Соматическая делится на поверхностную и глубокую. Поверхностная боль, в свою очередь, делится на раннюю (эпикритическую) и позднюю (протопатическую).

Периферические механизмы боли.

Теория интенсивности. Боль возникает в результате раздражения различных рецепторов при высокой интенсивности раздражения. Об этом говорил еще дедушка Чарльза Дарвина – Эразм Дарвин (1794 г.) – врач, натуралист и поэт.

Теория специфичности. (М.Фрей, XIX век). Болевые ощущения возникают при возбуждении свободных нервных окончаний. При повреждении клеток тканей создается специфическая микросреда вокруг болевых рецепторов, которые возбуждаются: ионами калия и кальция, брадикинином, гистамином, простагландинами, ионами водорода. Причинами изменения микросреды являются:

- Механическая травма
- Воздействие температуры
- Воспаление
- Длительный спазм гладкомышечных клеток
- Локальная гипоксия.

Возбуждение от болевых рецепторов проводится по нервным волокнам типа А-сигма и типа С. Проводящая система от болевых рецепторов состоит из двух подсистем.

Первая подсистема

- Нервные волокна типа А-сигма. Скорость проведения возбуждения от 5 до 15 м/с.

- Возбуждение идет через спинной мозг к таламусу, а потом к коре больших полушарий.
- Кратковременный, экстренный сигнал. Ощущение боли возникает тотчас, но ненадолго.
- Ощущение острой, ранней боли (первичная или эпикритическая боль)
- Позволяет локализовать место повреждения, его размеры, а также время повреждения
- Является предостерегающей системой.
- Свободна от эмоций
- Высокочувствительная и тонко дифференцированная система, возникающая на более поздних стадиях филогенеза.

Вторая подсистема

- Нервные волокна типа С (безмиелиновые). Скорость проведения возбуждения 0,5 – 3 м/с.
- Возбуждение идет через ретикулярную формацию ствола мозга, таламус, гипоталамус, лимбическую систему (миндалину), а затем в кору.
- Это медленная подсистема. Малая скорость проведения возбуждения обусловлена малым диаметром нервных волокон, отсутствием на них миелиновой оболочки, наличием большого количества синапсов
- Ощущение боли разлитое, диффузное, ноющее, длительное, может иррадиировать в соседние области. Возникает через некоторый интервал после первой фазы.
- Это вторичная или протопатическая боль
- Напоминающая система
- Всегда связана с эмоциями
- Это более древняя, примитивная, недифференцированная система болевой чувствительности.

Болевая чувствительность кожи неравномерна. Существуют болевые точки, которых гораздо больше, чем точек, чувствительных к давлению (9:1) или температуре (10:1).

Центральные механизмы боли.

Уровень спинного мозга. В задних рогах серого вещества спинного мозга есть маргинальные нейроны, воспринимающие и перерабатывающие болевые сигналы. Медиатором в этих нейронах является вещество «Р», которое значительно усиливает импульсацию в ноцицептивных путях. Кроме того, в желатинозной субстанции задних рогов серого вещества спинного мозга обнаружены и другие вставочные нейроны, медиатором которых является эндорфин или энкефалин (морфиноподобные вещества). Аксоны этих нейронов образуют синапсы на аксонах с веществом «Р» (пресинаптическое торможение). Эндорфин

тормозит выделение вещества «Р», а значит предупреждает появление боли. Это первый элемент антиноцицептивной системы (обезболивающей).

Все эти механизмы регулируют приток импульсов к клеткам задних рогов спинного мозга.

Таламус. Болевое раздражение здесь приобретает характер ощущения, но оно еще не спроецировано на определенную область тела и лишено тонких, специфических оттенков, которые обеспечивает кора мозга.

Лимбическая система. Формирование болевой интеграции. Обеспечивает мотивационное и эмоциональное возбуждение при болевых стимулах. Здесь же происходит обработка болевых сигналов от внутренних органов.

Кора больших полушарий обеспечивает процесс осознания боли как ощущения, определение локализации болевого воздействия и весь комплекс «болевого поведения». Кроме того, кора больших полушарий обеспечивает Торможение стволовых структур болевой чувствительности, благодаря чему боль не воспринимается сознанием слишком остро.

Общие принципы обезболивания. *Обезболивание – обратимое устранение болевой чувствительности. Подразделяется на местное и общее. Общее обезболивание в свою очередь делится на нейролептаналгезию и наркоз.*

Местное обезболивание (или анестезия местная)

- При охлаждении тканей (хлорэтил) блокируются все ферментные системы мембран рецепторов и нервных проводников
- Новокаиновая блокада. Блокада натрий-калиевых каналов клеток и нервных волокон. Обычно инъекция. На слизистые возможна аппликация или орошение.
- Иглоукалывание (иглорефлексотерапия, акупунктура) или точечный массаж определенных рефлексогенных зон. В этих случаях стимулируется выделение эндорфинов и энкефалинов. Эффект акупунктуры снимается налоксоном – блокатор опиантных рецепторов.
- Аналигезирующими свойствами так же обладают:
- выпрямленные синусоидные токи низкой частоты (динамические токи или токи Бернара), высокочастотные импульсные токи (токи Дарсонваля), гальванизация и ионофорез.

Нейролептаналгезия – метод общего обезболивания фармакологическими веществами (дроперидол, фентанил, диклофенак, анальгин и др.) при сохранении сознания и двигательной активности.

Наркоз – искусственно вызванный фармакологическим или электрическим путем глубокий сон, сопровождающийся исключением сознания, аналгезией, расслаблением скелетной мускулатуры и угнетением рефлекторной ак-

тивности. Все изменения обратимы. Функции жизненно важных центров продолговатого мозга сохранены.

Обезболивающий эффект можно достичь внушением и самовнушением. Причем этот эффект налоксоном не блокируется, а значит он не опосредован эндорфином.

Представление о наличии специфического сложноорганизованного периферического отдела болевого анализатора основано на теории специфичности (М. Фрей, 1895). Согласно этой теории, ощущение боли может возникать только при раздражении определенных рецепторов (ноцицепторов) и специальных путей проведения возбуждения в соответствующие нервные центры. Однако боль может возникать также при очень сильных, в том числе повреждающих воздействиях и на другие рецепторы, например, терморецепторы. Такой взгляд сформировался на основе теории интенсивности (А. Гольдштейдер, 1894) – неспецифической теории боли. Согласно этой теории, ощущение боли формируется в результате суммации в нервных центрах возбуждений, возникающих при раздражении рецепторов различных модальностей. В настоящее время считают, что боль может возникать как при повреждающих воздействиях на специальные рецепторы – ноцицепторы, так и при интенсивном воздействии на рецепторы различной модальности. Развивается также представление, согласно которому под термином «ноцицептор» подразумевается не только сам рецепторный аппарат, но и связанная с ним периферическая часть афферентного волокна. Это образование получило название «сенсорной болевой единицы». Предполагается, что сенсорная болевая единица имеет два возбудимых участка. Один из них (претерминальная часть дендрита) возбуждается только повреждающими стимулами. Другой (сама терминаль) может активизироваться воздействиями, не несущими ноцицептивной информации (субноцицептивными воздействиями).

В зависимости от индивидуально-генетических особенностей организма, и, в частности, вегетативного тонуса, отрицательная эмоция формирует различные поведенческие реакции, например, бегство или нападение. В организации защитных поведенческих реакций ведущая роль отводится структурам лобной и теменной областей коры полушарий большого мозга.

Активацию фронтальной и теменной областей коры больших полушарий связывают с формированием шестого компонента – мотивации избавления от болевых ощущений, так как операция удаления лобной коры у людей приводит к безразличному отношению к болевым ощущениям, которые могут даже усиливаться. Поражение же теменных отделов может приводить больного к состоянию болевой асимболии, то есть боль сохраняется, но при этом не наблюдается никаких психических реакций на болевое раздражение. Отсюда следует, что

мотивация устранения болевых ощущений требует активацию процессов памяти – опыта их устранения, что можно считать седьмым компонентом системной болевой реакции. Каждый компонент болевой реакции может быть использован для оценки специфичности болевого ощущения при медицинских и биологических исследованиях.

Виды боли и методы ее исследования

Структурно-функциональная организация передачи ноцицептивной информации четко коррелирует с разделением боли на два вида – эпикритическую и протопатическую. Эпикритическая (первичная) боль четко локализована, имеет обычно резкий, колющий характер, возникает при активации механорецепторов и быстропроводящих А-волокон, связана с распространением возбуждения по неоспиноталамическому тракту в проекционные зоны соматосенсорной коры. Протопатическая (вторичная) боль характеризуется медленным возникновением, нечеткой локализацией, имеет ноющий характер, возникает при активации хемоноцицепторов с передачей информации по медленно проводящим С-волокнам. Затем возбуждение распространяется по палеоспиноталамическому тракту преимущественно в медиальные, интраламинарные и задние неспецифические ядра таламуса. Оттуда возбуждение достигает различных областей коры. Этот вид боли отличается многокомпонентными проявлениями, включающими висцеральные, моторные и эмоциональные реакции.

В зависимости от локализации боль подразделяют на соматическую, возникающую в коже, мышцах, суставах и т. д., и висцеральную, возникающую во внутренних органах. Соматическая боль является двухфазной эпикритической и протопатической, то есть она имеет определенную локализацию, а ее интенсивность зависит от степени и площади повреждения. Висцеральные боли трудно локализовать. Они могут быть в области ноцицептивного воздействия на орган, но могут проявляться далеко за ее пределами, в области другого органа или участка кожной поверхности.

В зависимости от соотношения локализации боли и самого болезненного процесса, вызванного ноцицептивным воздействием, выделяют местные, проекционные, иррадиирующие и отраженные боли. Местные боли локализуются непосредственно в очаге ноцицептивного воздействия. Проекционные боли ощущаются по ходу нерва и на дистальных его участках при локализации ноцицептивного воздействия в проксимальном участке нерва. Иррадиирующие боли локализуются в области иннервации одной ветви нерва при ноцицептивном воздействии в зоне иннервации другой ветви того же нерва. Отраженные боли возникают в участках кожи, иннервируемых из того же сегмента спинного мозга, что и внутренние органы, в которых расположен источник ноцицептивного воздействия. Они возникают при поражении внутренних органов, проеци-

руясь за пределами больного органа, в области различных участков кожи либо в другие органы. Формирование отраженных болей обусловлено тем, что на одном и том же интернейроне спинного мозга могут заканчиваться афферентные волокна от определенного участка кожи и внутреннего органа, в котором имеет место ноцицептивное воздействие. Болевое возбуждение, возникающее во внутреннем органе, активирует тот же интернейрон, поэтому возбуждение распространяется далее в центральной нервной системе по тем же проводникам, что и при раздражении кожи. В результате формируется ощущение, как и при воздействии на кожу. Вследствие полисегментарной иннервации внутренних органов и широкой генерализации ноцицептивных возбуждений в ЦНС боль может отражаться на участки кожи, расположенные далеко от пораженного органа, и в другие органы. Фантомные (центральные или деафферентационные) боли возникают после удаления органа (ампутации) или деафферентации. Обычно этому предшествует длительная боль, сопровождающаяся длительной болевой афферентацией из области поражения. В структурах ЦНС, связанных с переработкой ноцицептивных возбуждений, возникают очаги (генераторы) чрезмерно усиленных возбуждений. Наряду с этим наблюдается дефицит тормозных процессов на разных уровнях ЦНС, обеспечивающих чувствительность определенных участков организма. Все это создает готовность нервных структур к длительной циркуляции возбуждений. Сама операция обеспечивает дополнительную афферентацию, которая и запускает циркуляцию нервных импульсов, создавая очаг («генератор») патологически усиленных возбуждений. Поступая в кору большого мозга, эти возбуждения воспринимаются как длительные, непрерывные и мучительные боли.

Методы исследования болевой чувствительности (алгезиметрии) делят на две группы. К первой группе относят субъективные методы, основанные на оценке самим пациентом своих болевых ощущений, – от полного отсутствия боли до непереносимой боли. Оценка осуществляется по особой шкале.

Ко второй группе относят методы экспериментального определения порога болевых ощущений посредством нанесения на исследуемый участок строго дозируемых раздражений. В зависимости от природы раздражителя различают механо-, термо-, хемо- и электроалгезиметрию. При этом определяют: 1) порог ощущения боли, то есть минимальную силу раздражителя, вызывающую пороговые болевые ощущения; 2) порог непереносимости боли, то есть максимальные значения силы раздражителя, при которых человек может еще терпеть боль. В экспериментальных исследованиях нанесение электрических стимулов сопровождаются регистрацией вызванных потенциалов, в которых выделяют «ноцицептивные» компоненты, отражающие появление боли. В клинических и экспериментальных исследованиях на людях установлена корреляция между

возникновением ощущения боли и появлением соответствующих компонентов вызванных потенциалов.

Обезболивающая (антиноцицептивная) система. В практике врача встречаются случаи, когда люди страдают врожденным отсутствием чувства боли (врожденная аналгия) при полном сохранении проводящих ноцицептивных путей. Кроме того, имеют место клинические наблюдения спонтанных болевых ощущений у людей при отсутствии внешних повреждений или заболеваний. Объяснение этих и подобных фактов стало возможным с появлением в 70-х годах XX века представления о существовании в организме не только ноцицептивной, но и антиноцицептивной, антиболевой, или обезболивающей, эндогенной системы. Существование антиноцицептивной системы было подтверждено экспериментами, когда электростимуляция некоторых точек центральной нервной системы приводила к отсутствию специфических реакций на болевые раздражения. При этом животные оставались в бодрствующем состоянии и адекватно реагировали на сенсорные стимулы. Следовательно, можно было заключить, что электростимуляция в таких экспериментах приводила к формированию состояния аналгезии, подобно врожденной аналгии у людей.

Структурно-функциональная характеристика. Антиноцицептивная система выполняет функцию «ограничителя» болевого возбуждения. Эта функция заключается в контроле за активностью ноцицептивных систем и предотвращении их перевозбуждения. Проявляется ограничительная функция в увеличении тормозного влияния антиноцицептивной системы в ответ на нарастающий по силе ноцицептивный стимул. Однако это ограничение имеет предел, и при сверхсильных болевых воздействиях на организм, когда антиноцицептивная система не в состоянии выполнить функцию ограничителя, может развиваться болевой шок. Кроме того, при снижении тормозных влияний антиноцицептивной системы перевозбуждение ноцицептивной системы может приводить к возникновению спонтанных психогенных болей, часто проецирующихся в нормально функционирующие органы (сердце, зубы и др.). Следует учесть, что активность антиноцицептивной системы имеет генетическую обусловленность.

Антиноцицептивная система представляет собой совокупность структур, расположенных на разных уровнях центральной нервной системы, имеющих собственные нейрохимические механизмы.

Первый уровень представлен комплексом структур среднего, продолговатого и спинного мозга, к которым относят серое околотоводопроводное вещество, ядра шва и ретикулярной формации, а также желатинозную субстанцию спинного мозга. Возбуждение этих структур по нисходящим путям оказывает тормозное влияние на «ворота боли» спинного мозга, угнетая тем самым восходящий ноцицептивный поток. Структуры, реализующие данное торможение, в

настоящее время объединяют в морфофункциональную «систему нисходящего тормозного контроля», медиаторами которой является серотонин, а также опиоиды.

Второй уровень состоит в основном из гипоталамуса, который: 1) оказывает нисходящее тормозное влияние на ноцицептивные нейроны спинного мозга; 2) активирует «систему нисходящего тормозного контроля», то есть первый уровень антиноцицептивной системы; 3) тормозит таламические ноцицептивные нейроны. Гипоталамус опосредует свое действие через адренергический и опиоидный нейрорхимические механизмы.

Третьим уровнем является кора полушарий большого мозга, а именно II соматосенсорная зона. Этому уровню отводится ведущая роль в формировании активности других структур антиноцицептивной системы и адекватных реакций на повреждающие факторы.

Механизмы деятельности антиноцицептивной системы.

При изучении нейрорхимических механизмов действия эндогенной антиноцицептивной системы были описаны так называемые опиатные рецепторы, посредством которых организм воспринимает морфин и другие опиоиды. Они были обнаружены во многих тканях организма, но главным образом – на разных уровнях переключения афферентной импульсации по всей центральной нервной системе. В настоящее время известно четыре типа опиатных рецепторов: мю-, дельта-, каппа- и сигма-рецепторы.

В организме вырабатываются собственные эндогенные опиоидные вещества в виде так называемых олигопептидов, получивших название эндорфинов (эндоморфинов), энкефалинов и ди-норфинов. Эти вещества связываются с опиатными рецепторами и приводят к возникновению пре- и постсинаптического торможения в ноцицептивной системе, следствием чего является состояние анальгезии или гипоальгезии. Такая гетерогенность опиатных рецепторов и, соответственно, избирательная к ним чувствительность (аффинитет) опиоидных пептидов отражает различные механизмы более разного происхождения.

В механизме регуляции болевой чувствительности участвуют и неопиоидные пептиды, такие как нейротензин, ангиотензин II, кальцитонин, бомбезин, холецистокинин, которые также оказывают тормозный эффект на проведение ноцицептивной импульсации. Эти вещества образуются в различных областях ЦНС и имеют соответствующие рецепторы на станциях переключения ноцицептивной импульсации. Их анальгетический эффект зависит от генеза болевого раздражения. Так, нейротензин купирует висцеральную боль, а холецистокинин оказывает сильное анальгетическое действие при боли, вызванной термическим раздражителем. Кроме пептидов эндогенной антиноцицептивной природы существуют и непептидные вещества, участвующие в купировании

определенных видов боли, например, серотонин, катехоламины. Возможно, что существуют и другие нейрохимические вещества антиноцицептивной эндогенной системы организма, которые предстоит открыть в будущем.

В деятельности антиноцицептивной системы различают несколько механизмов, отличающихся друг от друга по длительности действия и по нейрохимической природе медиаторов:

1. Срочный механизм активируется непосредственно действием болевых стимулов и реализуется с участием структур нисходящего тормозного контроля. Этот механизм осуществляется через активацию серотонин- и опиоидергических нейронов, входящих в состав серого околоспинального вещества и ядер шва, а также адренергических нейронов ретикулярной формации. Благодаря срочному механизму обеспечивается функция ограничения афферентного ноцицептивного потока на уровне нейронов задних рогов спинного мозга и каудальных отделов ядер тригеминального комплекса. За счет срочного механизма реализуется конкурентная аналгезия, то есть подавление болевой реакции на стимул в том случае, когда одновременно действует другой, более сильный стимул на другую рецептивную зону.

2. Короткодействующий механизм активируется при кратковременном действии на организм ноцицептивных факторов, центр которого локализуется в гипоталамусе, преимущественно в вентромедиальном ядре. По нейрохимической природе этот механизм адренергический, вовлекающий в активный процесс систему нисходящего тормозного контроля (I уровень антиноцицептивной системы) с его серотонин- и опиоидергическими нейронами. Данный механизм выполняет функцию ограничения восходящего ноцицептивного потока как на уровне спинного мозга, так и на супраспинальном уровне. Короткодействующий механизм включается также при сочетании действия ноцицептивного и стрессогенного факторов и так же, как и срочный механизм, не имеет периода последствий.

3. Длительнодействующий механизм активируется при длительном действии на организм ноцигенных факторов, и центром его являются латеральное и супраоптическое ядра гипоталамуса. По нейрохимической природе этот механизм опиоидный. При этом вовлекаются системы нисходящего тормозного контроля, поскольку между этими структурами и гипоталамусом имеются хорошо выраженные двусторонние связи. Длительнодействующий механизм имеет хорошо выраженный эффект последствий. Функции этого механизма заключаются в ограничении восходящего ноцицептивного потока на всех уровнях ноцицептивной системы и регуляции активности системы нисходящего тормозного контроля. Данный механизм обеспечивает также выделение ноци-

цептивной афферентации из общего потока афферентных возбуждений, их оценку и эмоциональную окраску.

4. Тонический механизм поддерживает постоянную активность антиноцицептивной системы. Центры расположены в орбитальной и фронтальной областях коры больших полушарий головного мозга, а также в гипоталамусе. Основными нейрохимическими механизмами являются опиоидные и пептидергические. Функция тонического механизма заключается в постоянном тормозном влиянии на активность ноцицептивной системы на всех уровнях ЦНС даже при отсутствии ноцицептивных воздействий.

Взаимодействие болевой и обезболивающей систем. Состояние гипералгезии (повышенной болевой чувствительности) может быть обусловлено как увеличением активности ноцицептивной системы, так и снижением тонуса антиноцицептивной системы. При гипоалгезии возникают противоположные взаимоотношения. Функциональные изменения тонуса антиноцицептивной или ноцицептивной систем, приводящие к изменению болевой чувствительности, имеют, безусловно, приспособительное значение. Так, повышение тонуса ноцицептивной или снижение тонуса антиноцицептивной систем при реакции настораживания приводит к снижению порогов боли, что дает больше возможностей для идентификации опасных для организма раздражителей внешней среды. Взаимодействие ноцицептивной и антиноцицептивной эндогенных систем формирует порог боли, то есть выступает как механизм регуляции болевой чувствительности. Ноцицептивная и антиноцицептивная системы входят в одну функциональную систему, деятельность которой направлена на сохранение целостности тканей организма. Нормальное функционирование данных систем возможно только при сохранении активности обеих взаимодействующих частей.

Физиологическое обоснование различных методов обезболивания, применяемых в клинике. Клинические методы обезболивания можно разделить на три категории: фармакологические, физиотерапевтические и рефлекторно-анальгетические.

1. Фармакологические методы основаны на применении различных фармакологических препаратов, нарушающих проведение возбуждения на разных уровнях болевого анализатора, они применяются для снятия острых и хронических болей. По локализации действия фармакологических препаратов выделяют: местную, проводниковую и общую анестезию (наркоз). При местной анестезии осуществляется воздействие на периферический (рецепторный) отдел болевого анализатора. Различают поверхностную анестезию, когда используют обезболивающие вещества в виде аэрозолей, и инфильтрационную, когда обезболивающие вещества вводят под кожу или под слизистую оболочку. Провод-

никовая анестезия осуществляется путем нарушения проведения болевого возбуждения по проводниковому отделу анализатора. При этом возможно нарушение физиологической целостности афферентных нервов и восходящих путей спинного мозга. Общая анестезия, или наркоз, обусловлена снижением возбудимости центральных (прежде всего корковых) структур болевого анализатора, что снижает восприятие боли.

2. Физиотерапевтические методы обезболивания основаны на применении различных физических факторов, воздействие которых на ноцицептивную систему снижает болевое восприятие. Физиотерапевтические методы либо устраняют первопричину возникновения боли (воспаление, контрактура), либо активируют антиноцицептивную систему. Применяют эти методы в основном при хронических болях.

3. Рефлекторная аналгезия реализуется с помощью воздействия на биологически активные точки, то есть особые участки кожи, которые обладают низкой электропроводностью. Воздействия, применяемые в рефлекторной аналгезии, бывают в виде массажа – акупрессура; введения в эти точки специальных игл – акупунктура; электростимуляции через иглы – электроакупунктура.

По современным представлениям, рефлекторная аналгезия развивается за счет активации антиноцицептивной системы.

Вопросы для самоконтроля

1. Что обеспечивает более точную локализацию болевых ощущений, возникающих при раздражении кожи по сравнению с таковыми при раздражении внутренних органов?

2. Каково значение афферентной части системы боли?

3. Что такое боль? Каковы реакции организма на боль?

4. Что собой представляют болевые рецепторы (ноцицепторы)?

5. Под влиянием каких раздражителей они возбуждаются?

6. В каких условиях возбуждение других рецепторов ведет к возникновению болевых ощущений?

7. Приведите классификацию боли по различным критериям, дайте соответствующие пояснения.

8. Что такое проекционная, иррадиирующая, отраженная боль?

9. Что такое фантомные боли? объясните механизм их образования.

10. Опишите нейронную схему распространения возбуждения афферентной части болевой системы от рецептора до коры большого мозга.

11. Что такое антиноцицептивная (обезболивающая) система организма? Опишите сущность механизма действия обезболивающей системы.

12. Охарактеризуйте основные уровни обезболивающей системы.
13. Назовите основные медиаторы обезболивающей системы.
14. Перечислите основные пути и методы обезболивания, применяемые в клинике.

Заключение

Курс психофизиологии сенсорных систем дает основные сведения о психофизиологических механизмах осуществления наиболее совершенных форм тонкого приспособительного поведения, учитывающего опыт прошлых событий для предвидения жизненно важных ситуаций в будущем. Эта функция, реализуемая высшими, филогенетически молодыми структурами нервной системы, приобрела чрезвычайное значение и ведущую роль в поведении человека и высокоорганизованных животных.

В процессе развития психофизиологии сенсорных систем достигнут значительный прогресс. Прежде всего это касается механизма ассоциативной функции мозга (временной связи) и механизма анализаторов. Именно прогресс в изучении временной связи и сенсорных систем определил главные направления развития современной нейрофизиологии и психофизиологии в целом.

Современные достижения в изучении принципов организации сенсорных систем, принципов кодирования сенсорной информации позволяют студентам более четко понимать процессы, связанные с механизмами.

Значительный прогресс был достигнут также в области изучения механизма анализа сигналов в нервной системе животных и человека благодаря открытию нейронов-детекторов, избирательно настроенных на определенные значения воспринимаемого сигнала.

Переход к исследованию нейронных основ высшей нервной деятельности и функционирования сенсорных систем открыл новые возможности для изучения молекулярных основ поведения.

Список литературы

1. Анохин, П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса : учеб. для вузов / П. К. Анохин. – Москва : Медицина, 1968. – 557 с.
2. Батуев, А. С., Куликов Г. Л. Введение в физиологию сенсорных систем : учеб. пособие для вузов / А. С. Батуев. – Москва : Высшая школа, 1983. – 247 с.
3. Батуев, А. С. Высшая нервная деятельность : учеб. для вузов / А. С. Батуев – Москва : Высшая школа, 1991. – 260 с.
4. Билич, Л. Г., Назарова Л. В. Основы валеологии : учеб. для вузов / Л. Г. Назарова – СПб. : Водолей, 1998. – 558 с.
5. Вартамян, И. А. Физиология сенсорной системы : учеб. для вузов / И А. Вартамян – СПб. : Лань, 1999. – 224 с.
6. Воронин, Л. Г. Физиология высшей нервной деятельности : учеб. для вузов / Л. Г. Воронин – Москва : Медицина, 1979. – 315 с.
7. Воробьева, Е. А. Анатомия и физиология : учеб. для вузов / Е. А. Воронина – Москва : Медицина, 1981. – 416 с.
8. Георгиева, С. А. и др. Физиология : учеб. для вузов / С. А. Георгиева – Москва : Медицина, 1981. – 480 с.
9. Данилова, Н. Н., Крылова, А. Л. Физиология высшей нервной деятельности : учеб. для вузов / Н. Н. Данилова, А. Л. Крылова – Москва : Учебная литература, 1997. – 432 с.
10. Коган, А. В. Основы физиологии высшей нервной деятельности: учеб. для вузов / А. В. Коган – Москва : Высш. шк., 1988. – 368 с.
11. Кроль, В. М. Психофизиология человека: учеб. пособие / В. М. Кроль – СПб. : Питер, 2003. – 304 с.
12. Лупандин, В. И., Сурнина, О. Е. Основы сенсорной физиологии: учеб. пособие / В. И. Лупандин, О. Е. Сурнина – Екатеринбург : Изд-во Урал. гос. ун-та, 1994. – 233 с.
13. Марютина, Т. М., Ермолаев О. Ю. Введение в психофизиологию: учеб. пособие / Т. М. Марютина, О. Ю. Ермолаев – Москва : Флинта, 1997. – 102 с.
14. Марютина Т. М., Ермолаев О. Ю. Психофизиология: учеб. пособие. / Т. М. Марютина, О. Ю. Ермолаев – Москва : Изд-во УРАО, 1998. – 240 с.
15. Милнер П. Физиологическая психология / П. Милнер – Москва : Мир, 1973. – 256 с.
16. Нормальная физиология. / Под ред. А.В. Коробкова. – Москва : Высш. шк., 1980. – 560 с.
17. Основы психофизиологии: учебник / Под ред. Ю. И. Александрова. – Москва : Инфра-М, 1997. – 360 с.

18. Сапин М. Р., Брыксина З. Г. Анатомия и физиология детей и подростков: учеб. пособие / М. Р. Сапин, З. Г. Брыксина – Москва : Академия, 2002. – 456 с.
19. Симонов П. В. Мотивированный мозг / П. М. Симонов – Москва : Наука, 1987. – 96 с.
20. Смирнов В. М. Нейрофизиология и высшая нервная деятельность детей и подростков: учебник / В. М. Смирнов – Москва : Академия, 2000. – 400 с.
21. Солодков А. А., Сологуб Е. Б. Физиология человека: учебник / А. А. Солодков, Е; Б. Сологуб – Москва : Олимпия Пресс, 2001. – 448 с.
22. Физиология сенсорных систем: учебник / Под ред. Я.А. Альтмана. – СПб. : Паритет, 2003. – 352 с.
23. Физиология человека: учебник / Под ред. Н. А. Агаджаняна, В. И. Циркина. – СПб. : Сотис, 1998. – 527 с.
24. Физиология человека: учебник / Под ред. Г. И. Косицкого – Москва : Медицина, 1985. – 544 с.
25. Физиология человека: учебник / Под ред. Б. А. Покровского. – Москва : Медицина, 1998. - 482 с.
26. Фомин Н. А. Физиология человека: учебник / Н. А. Фомина – Москва : Просвещение, 1982. – 320 с.
27. Чусов Ю. Н. Физиология человека: учеб. пособие / Ю. Н. Чусов – Москва : Просвещение, 1981. – 240 с.
28. Шостак В. И., Лытаев С. А. Физиология психологической деятельности человека: учеб. пособие / В. И. Шостак, С. А. Лытаев – СПб. : Деан, 1999. – 128 с.
29. Югова, Е. А. Возрастная физиология и психофизиология : учебник для студентов учреждений высшего профессионального образования / Е. А. Югова, Т. Ф. Турова. – Москва : Издательский центр «Академия», 2012. – 336 с.

Глоссарий

Адаптация рецепторов – процесс уменьшения активности рецепторов по мере действия раздражителя с постоянными физическими характеристиками.

Амнезия – отсутствие способности запоминать и воспроизводить информацию.

Анализ раздражений – разделение, различие разных сигналов, дифференцирование различных воздействий на организм.

Анализатор – это система чувствительных нервных образований, воспринимающая и анализирующая различные внешние и внутренние раздражения.

Барорецепторы, или прессорецепторы – рецепторные образования, воспринимающие изменения растяжения или давления; локализованы в коже, в стенках кровеносных сосудов, в стенках некоторых внутренних органов (преимущественно полостных).

Безусловные рефлексы – это постоянные, наследуемые реакции, внутренней среды и характеризующееся поведением, которое направлено на удовлетворение возникшей потребности и восстановление нарушенного закономерно возникающие в ответ на раздражения, имеющие непосредственное биологическое значение.

Болевые, или ноцицептивные, рецепторы – свободные нервные окончания «болевых» нервных волокон, воспринимающие болевые раздражения.

Восприятие – осознание состояния окружающей среды, возникает благодаря анализу ощущений, получаемых от органов чувств, сопоставлению их с имеющимися данными прошлого опыта и опознаванию предмета или явления. Иными словами, восприятие представляет собой процесс формирования психического образа, основанный на анализе ощущений и интерпретации их в свете опыта.

Временная связь – функционально-структурная основа условно-рефлекторной реакции, образующаяся между корковыми клетками анализатора, в котором возникает возбуждение от условного раздражителя, и корковыми клетками, являющимися центром рефлекса, играющего роль подкрепления.

Вторая сигнальная система – совокупность сигнальных раздражителей, которые носят характер отвлеченных, обобщающих понятий, выраженных словами; имеет социальную природу и свойственна только людям.

Генотип нервной системы – совокупность особенностей нервной деятельности, обусловленных врожденными, переданными по наследству свойствами процессов возбуждения и торможения.

Гипермнезия – увеличение объема памяти, ускорение процессов запоминания.

Гипомнезия – уменьшение объема памяти, замедление процессов памяти.

Динамический стереотип – зафиксированная система из условных и безусловных рефлексов, объединенных в единый функциональный комплекс, который образуется под влиянием стереотипно повторяющихся изменений и воздействий внешней и внутренней среды, т.е. под влиянием стереотипа раздражителей.

Долговременная (долгосрочная) память – способность удерживать в памяти образы и понятия в течении многих дней, иногда в течении всей жизни.

Доминанта — временно господствующая в нервной системе группа нервных центров, определяющая характер текущей ответной реакции организма на внешние и внутренние раздражители и целенаправленность его поведения.

Импринтинг (запечатление, впечатывание) – это прочное запоминание образа с одного предъявления, характерно для раннего детского возраста.

Инстинкты – это сложные врожденные поведенческие акты, осуществляемые по принципу безусловно-рефлекторных процессов.

Интероцепторы – рецепторные образования, воспринимающие изменения внутренней среды.

Иррадиация возбуждения – распространение возбуждательного процесса из очага возникновения на окружающие нервные клетки.

Конвергенция – один из принципов взаимодействия между собой нейронов, заключающийся в том, что импульсы, приходящие в центральную нервную систему по различным афферентным волокнам, могут сходиться к одним и тем же промежуточным и эффекторным нейронам.

Кратковременная (краткосрочная) память – способность удерживать в памяти различные образы и понятия в течении нескольких секунд или минут.

Механорецепторы – многочисленная группа различных рецепторов, активация которых происходит при условии механического смещения или деформации рецепторного участка.

Модальность – специфический характер ощущений, возникающих при раздражении тех или иных рецепторов.

Мотивация – специальное состояние ЦНС, обусловленное изменениями физико-химических свойств и химического состава постоянства внутренней среды.

Органы чувств – совокупность рецепторных и вспомогательных образований, составляющая периферические отделы некоторых сенсорных систем: зрительной системы (глаз), вестибулярной (вестибулярный аппарат), слуховой (наружное, среднее, внутреннее ухо), вкусовой (язык), обонятельный (нос).

Ориентировочный рефлекс (Рефлекс «что такое?») – реакция, направленная на ознакомление с раздражителем, действие которого является необычным для данных условий.

Ощущение – элементарное психическое состояние, возникающее непосредственно при действии раздражителей на органы чувств, составная часть восприятия.

Память – это свойство нервной системы запечатлевать, хранить и воспроизводить информацию о событиях внешнего и внутреннего мира.

Первая сигнальная система – это система отражения действительности, основанная на выработке условных рефлексов на непосредственные, конкретные раздражители или их следы.

Поведение – совокупность двигательных актов организма, возникающих в ходе взаимодействия с внешней средой и направленных на удовлетворение имеющихся у организма потребностей.

Подкрепление – безусловно -рефлекторная реакция на биологически значимый раздражитель, вызывающая эмоционально положительный или отрицательный ответ организма.

Потребность – испытываемый недостаток в чем-либо необходимом для обеспечения нормальной жизнедеятельности организма, развития человеческой личности и общества в целом.

Проекционная зона – область коры больших полушарий головного мозга, являющаяся конечной станцией для зрительных, слуховых, обонятельных и других раздражителей.

Проприорецепторы – рецепторы, расположенные в структурах опорно-двигательного аппарата и обеспечивающие восприятие информации о положении мышц различных отделов тела.

Проприорецепция – процесс восприятия и трансформации раздражений, возникающих вследствие изменения степени сокращения и расслабления мышц.

Раздражитель в физиологии сенсорных систем – факторы внешней среды и их изменения, которые оказывают на рецепторы влияние, выражающееся в изменении активности последних.

Рецептивное поле – это участок рецепторной поверхности, с которым связан какой-либо нейрон вышележащего уровня.

Рецепторный потенциал – потенциал, возникающий в рецепторной клетке при действии раздражителя; формируется по закону силовых отношений.

Рецепторы – высокоспециализированные образования, способные воспринимать энергию внешнего стимула, трансформировать ее в энергию физико-химических процессов и передавать воздействие в центральную нервную систему.

Сенсорная депривация – уменьшение или полное устранение поступающей информации из внешней среды.

Сенсорная система – совокупность определенных структур центральной нервной системы, связанных нервными путями с рецепторным аппаратом и друг с

другом, функцией которых является анализ раздражителей одной физической природы, завершающийся кодированием внешнего сигнала.

Специфичность рецепторов – это свойство различных рецепторов воспринимать лишь определенные виды раздражения. При этом физиологически адекватный раздражитель, к восприятию которого специализирован данный рецептор, способен вызвать процесс возбуждения в рецепторе при минимальных величинах раздражения.

Сигнальность условных рефлексов заключается в опережающем отражении жизненно важных раздражителей, в опережающем реагировании на предстоящие или возможные существенные для организма воздействия (пищевые, болевые, повреждающие и др.).

Темперамент – проявление индивидуальных различий в свойствах протекания возбуждательных и тормозных процессов в высших отделах мозга.

Тип высшей нервной деятельности – это совокупность свойств нервных процессов, обусловленных наследственными особенностями данного организма (генотипом) и приобретенными в процессе индивидуальной жизни (фенотипом).

Топическое представительство – свойство, характерное для первичных сенсорных зон, которое проявляется в том, что определенному участку коры больших полушарий соответствует определенный участок рецепторной поверхности.

Торможение условных рефлексов – сложный комплекс физиологических процессов, приводящих к задержке проявления второстепенных (для данного момента) форм деятельности коры больших полушарий, к уточнению и совершенствованию других ее форм применительно к меняющимся условиям среды, к устранению действия на корковые клетки непосильных напряжений.

Торможение условных рефлексов внешнее (безусловное) свойственно всем отделам ЦНС, основано на врожденных механизмах и не требует специальной выработки.

Торможение условных рефлексов внутреннее (условное) свойственно лишь высшим отделам центральной нервной системы; вырабатывается при действии условных раздражителей, не сопровождаемых подкреплением. Требуется специальной выработки, легко повреждается при неблагоприятных условиях.

Торможение запаздывания – такой вид условного торможения, которое развивается при неподкреплении начальной части действия сигнального раздражения, т.е. при увеличении времени его изолированного действия; торможение запаздывания приурочивает условную реакцию именно к тому времени, когда она должна возникнуть в ответ на подкрепление.

Торможение условное дифференцировочное развивается при не подкреплении раздражителей, близких к подкрепляемому сигнальному: оно ведет к раз-

личению положительного (подкрепляемого) сигнала и отрицательных (дифференцировочных).

Торможение условное угасательное развивается в результате прекращения подкрепления условного раздражителя, что приводит к затормаживанию условного рефлекса.

Тормоз условный развивается при не подкреплении комбинации положительного (в отдельности подкрепляемого) раздражителя с каким-нибудь дополнительным.

Условный рефлекс – заблаговременная приспособительная реакция, которая индивидуально формируется условиями жизни и осуществляется высшими отделами центральной нервной системы.

Условные рефлексы вегетативные – условно-рефлекторные реакции, проявляющиеся в изменении деятельности внутренних органов или обмена веществ.

Условные рефлексы двигательные – условно-рефлекторные реакции, проявляющиеся в изменении двигательной активности животного или человека (жевание, сосание, глотание, отдергивание лапы или руки от источника разрушительных воздействий и т.п.).

Условные рефлексы искусственные (нарочитые) – условно-рефлекторные реакции, которые образуются на раздражители, не являющиеся естественными признаками подкрепления.

Условные рефлексы наличные – условно-рефлекторные реакции, при выработке которых подкрепление применяется во время действия сигнального раздражителя.

Условные рефлексы натуральные – условно-рефлекторные реакции, образующиеся на раздражители, которые являются естественными признаками безусловного раздражителя.

Условные рефлексы первого порядка – условно-рефлекторные реакции, которые образованы при непосредственном подкреплении условного сигнала без условно рефлекторным агентом.

Условные рефлексы второго, третьего и высших порядков – условно-рефлекторные реакции, при выработке которых в роли подкрепляющего действия условного сигнала выступают ранее выработанные условные рефлексы первого порядка; условные рефлексы третьего порядка вырабатываются в случае, когда условный сигнал подкрепляется условными рефлексами второго порядка.

Условные рефлексы следовые – условно-рефлекторные реакции, при выработке которых подкрепляющая реакция присоединяется лишь спустя некоторое время после выключения сигнала.

Условные рефлексы проприоцептивные – условно-рефлекторные реакции, вырабатываемые при раздражении мышечных и сухожильных рецепторов; лежат в основе всех двигательных актов человека.

Условные рефлексы экстероцептивные – условно-рефлекторные реакции, которые вырабатываются на сигналы, действующие на органы чувств (экстерорецепторы).

Фенотип нервной системы – совокупность особенностей высшей нервной деятельности, обусловленных теми свойствами, которые сложились на основе взаимодействия врожденных и приобретенных под влиянием условий жизни черт.

Хеморецепторы, или химиорецепторы – рецепторные аппараты, локализованные как в пищеварительных органах, так и в сосудистой системе и тканях, воспринимающие химические раздражения.

Экстерорецепторы – рецепторы, воспринимающие и преобразующие сигналы, поступающие из внешней среды.

Эмоции астенические приводят к пассивно оборонительным реакциям, к ослаблению деятельности организма.

Эмоции положительные возникают при удовлетворении потребностей и отражают успешность поиска пути для достижения цели.

Эмоции отрицательные обычно сопровождают неудовлетворенные потребности и стимулируют организм к поисковой деятельности.

Эмоции стенические мобилизуют организм на активную деятельность

Эмоция – это переживание человеком его отношения к окружающему миру и к самому себе.

Эмоция, характерные черты:

- 1) исключительность по отношению к другим реакциям организма;
- 2) интегративность – объединение функций всех органов и систем организма в единый ответ;
- 3) ярко выраженная субъективная окраска реакции;
- 4) отсутствие собственных рецептивных полей.

Энграмма – это материальный след памяти в центральной нервной системе, хранящий информацию.

Фонд оценочных средств для текущего контроля

РАБОЧАЯ ТЕТРАДЬ

для самостоятельной работы студентов
по курсу «Психофизиология сенсорных систем»

Задание 1. Заполните таблицу «Сравнительная характеристика аксонов и дендритов»:

Признаки	АКСОН	ДЕНДРИТ
Длина		
Количество		
Форма		
Функция		

Задание 2. Дополните фразу:

Функциональными свойствами нейрона являются _____

Задание 3. Изобразите нейрон, обозначьте цифрами его основные структурные элементы:

1 – тело нейрона

2 – ядро

3 – аксон

4 – дендриты

Укажите стрелками направление распространения возбуждения по отросткам нейрона

Задание 4. Дополните фразу, выбрав подходящие варианты из списка:

Псевдоуниполярные нейроны в нервной системе играют роль _____ нейронов

- вставочных

- двигательных
- чувствительных

и располагаются в _____

- спинномозговых узлах
- передних рогах спинного мозга
- задних рогах спинного мозга
- белом веществе спинного мозга

Задание 5. Дополните фразу, выбрав подходящие варианты из списка:

Подавляющее большинство вставочных нейронов располагаются в _____

- спинном и головном мозге
- в спинномозговых узлах
- в вегетативных нервных узлах
- в периферических нервах

Задание 6. Заполните таблицу «Сравнительная характеристика афферентных, эфферентных и вставочных нейронов»

Сравнительная характеристика афферентных, вставочных и эфферентных нейронов

	Афферентные нейроны	Вставочные нейроны	Эфферентные нейроны
Тип строения			
Расположение тел			
Расположение и ход отрост- ков			
Функция			

Задание 7. Установите соответствие

1 Пресинаптическая часть	А. Располагается между двумя контактирующими нейронами
2. Синаптическая часть	Б. Формирует электрическое возбуждение под действием нейромедиатора
3. Постсинаптическая часть	В. Обладает способностью к выделению нейромедиатора

1-____, 2-____, 3-_____

Задание 8. Установите соответствие

1. Астроциты	А. Называются глиальными макрофагами
2. Эпендимоциты	Б. Образуют миелиновую оболочку аксона
3. Олигодендроциты	В. Образуют внутреннюю выстилку полостей головного и спинного мозга
4. Микроглиоциты	Г. Образуют гематоэнцефалический барьер

1-____, 2-____, 3-_____, 4-_____

Задание 9. Заполните таблицу «Сравнительная характеристика клеток различных видов нейроглии»:

Сравнительная характеристика клеток различных видов нейроглии

<i>Вид клеток</i>	<i>Особенности строения и расположения</i>	<i>Функции</i>
Астроциты		
Олигодендроциты		
Эпендимоциты		
Микроглиоциты		

Задание 10. Укажите отделы нервной системы, в которых локализованы безмиелиновые и миелиновые нервные волокна:

Безмиелиновые нервные волокна	Миелиновые нервные волокна

Задание 11. Установите соответствие

1. Экстерорецепторы	А. Рецепторы опорно-двигательного аппарата
2. Интерорецепторы	Б. Рецепторы покровов тела и органов чувств
3. Проприорецепторы	В. Рецепторы внутренних органов

1-_____ 2-_____ 3-_____

Задание 12. Установите соответствие

1. Первичночувствующий рецептор	А. Видоизменённое окончание афферентного нейрона
2. Вторичночувствующий рецептор	Б. Специализированная клетка, образующая синапс с дендритом афферентного нейрона

1-_____ 2-_____

Задание 13. Классифицируйте перечисленные варианты рецепторов по группам:
А – первичночувствующие рецепторы, Б – вторичночувствующие рецепторы

- 1 – терморецепторы
- 2 - фоторецепторы
- 3 – слуховые рецепторы
- 4 - проприорецепторы
- 5 – ноцицепторы
- 6 – обонятельные рецепторы

7 – вкусовые рецепторы

Первичночувствующие рецепторы _____

Вторичночувствующие рецепторы _____

Задание 14. Дополните фразы:

Афферентные нейроны располагаются в _____
_____.

Вставочные нейроны располагаются в _____
_____.

Эфферентные нейроны располагаются в _____
_____.

Задание 15. Выберите правильные варианты ответа:

В качестве рабочего органа в рефлексной дуге могут выступать

- 1- гладкая мышца
- 2 -поперечнополосатая мышца
- 3 - кость
- 4 -железа внешней секреции
- 5 -железа внутренней секреции

Правильные ответы _____

Задание 16. Дополните фразы:

Белое вещество центральной нервной системы образовано _____

Серое вещество центральной нервной системы образовано _____

Задание 17. Установите, каким образом распределены функции между соматическим и вегетативным отделами нервной системы:

Отдел	Функции
1. Соматическая нервная система	А. Регуляция функции органов
2. Вегетативная нервная система	Б. Взаимодействие организма с внешней средой

1-_____

2-_____

Задание 18. Заполните таблицу «Характеристика звеньев рефлекторной дуги»:

Характеристика звеньев рефлекторной дуги

	Рецептор	Афферентный нейрон	Вставочный нейрон	Эфферентный нейрон	Рабочий орган
Расположение и строение					
Функция					

Задание 19. В приведённой ниже таблице укажите строение и механизм формирования корешков спинного мозга:

Передние корешки	
Задние корешки	

Задание 20. В приведённой ниже таблице укажите количество сегментов в разных отделах спинного мозга:

Шейные сегменты	Грудные сегменты	Поясничные сегменты	Крестцовые сегменты	Копчиковые сегменты

Задание 21. Выберите утверждение, правильно характеризующее задние рога спинного мозга:

1. содержат тела двигательных нейронов
2. содержат тела чувствительных нейронов
3. содержат тела вставочных нейронов
4. содержат тела нейронов вегетативной нервной системы

Правильный ответ _____

Задание 22. Выберите утверждение, правильно характеризующее боковые рога спинного мозга:

1. содержат тела двигательных нейронов
2. содержат тела чувствительных нейронов
3. содержат тела нейронов вегетативной нервной системы

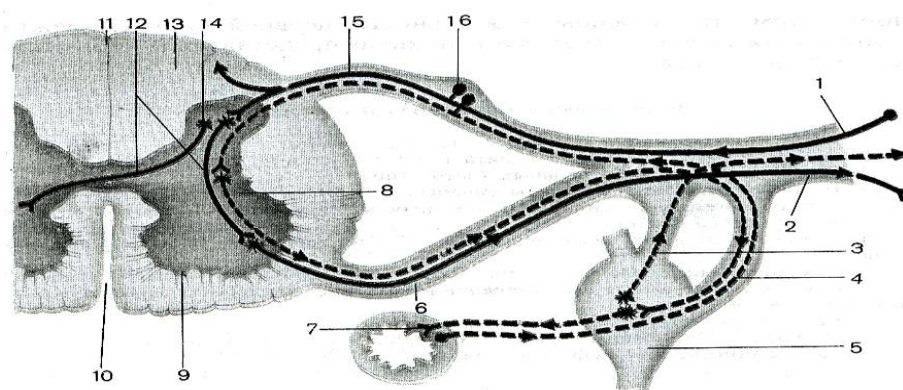
Правильный ответ _____

Задание 23. Выберите утверждение, правильно характеризующее передние рога спинного мозга:

1. содержат тела двигательных нейронов
2. содержат тела чувствительных нейронов
3. содержат тела вставочных нейронов
4. содержат тела нейронов вегетативной нервной системы

Правильный ответ _____

Задание 24. На приведённом ниже рисунке изображены рефлекторные дуги, замыкающиеся на уровне спинного мозга. Сделайте подписи к рисунку.



- 1- _____
- 2- _____
- 3- _____
- 4- _____
- 5- _____
- 6- _____
- 7- _____
- 8- _____
- 9- _____
- 10- _____

- 11- _____
- 12- _____
- 13- _____
- 14- _____
- 15- _____
- 16- _____

Задание 25. Дополните фразы:

Восходящие проводящие пути образованы _____ нейронов, лежащих в _____. Они направляются в _____ и несут информацию в направлении _____.

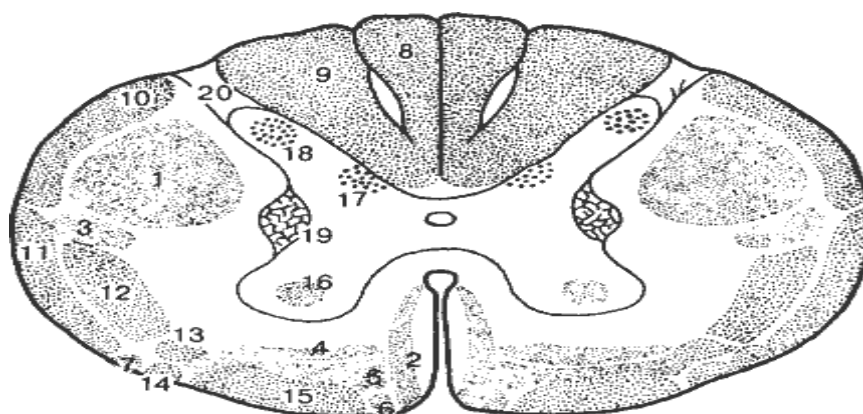
Нисходящие проводящие пути образованы _____ нейронов, лежащих в _____. Они направляются в _____ и несут информацию в направлении _____.

Ассоциативные проводящие пути образованы _____ нейронов, лежащих в _____. Они направляются к _____.

Задание 26. На приведённом ниже рисунке изображены проводящие пути спинного мозга на поперечном срезе. Сделайте подписи к рисунку:

- 1- _____
- 2- _____
- 3- _____
- 4- _____
- 5- _____
- 6- _____
- 7- _____
- 8- _____
- 9- _____
- 10- _____

- 11- _____
- 12- _____
- 13- _____
- 14- _____
- 15- _____
- 16- _____
- 17- _____
- 18- _____
- 19- _____



Задание 27. Дополните фразу

Ассоциативные проводящие пути спинного мозга располагаются _____ и называются _____

Задание 28. Укажите, каким образом распределены ниже перечисленные проводящие пути спинного мозга между передними, задними и боковыми канатиками белого вещества

1. Нежный пучок (пучок Голля)
2. Преддверно-спинномозговой путь
3. Ретикуло-спинномозговой путь
4. Латеральный спинно – таламический путь
5. Передний спинно-таламический путь.
6. Оливоспинномозговой
7. Передний пирамидный путь
8. Клиновидный пучок (пучок Бурдаха)
9. Задний и передний спинно-мозжечковые пути.

10. Боковой пирамидный путь.
11. Красноядерно-спинномозговой путь

В передних канатиках белого вещества располагаются

(укажите цифры)

В боковых канатиках белого вещества располагаются

(укажите цифры)

В задних канатиках белого вещества располагаются

(укажите цифры)

Задание 29. Назовите отделы ствола головного мозга, расположив их в направлении от каудальных к ростральным.

1.- _____, 2.- _____

3.- _____, 4.- _____

Задание 30. Выберите правильный вариант (ы) ответа:

Серое вещество в стволе головного мозга образует:

1. Кору
2. Ядра
3. Передние, задние и боковые канатики
4. Передние, задние и боковые рога

Правильный(е) ответ (ы): _____

Задание 31. Дополните фразу:

Полость промежуточного мозга носит название _____

Задание 32. Дополните фразу:

Промежуточный мозг состоит из _____ отделов: _____

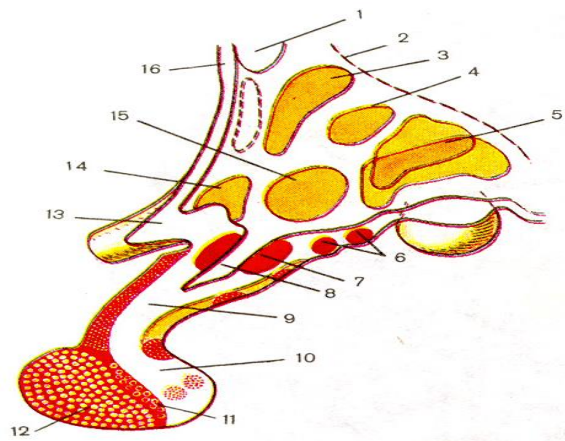
Задание 33. Дайте характеристику групп ядер таламуса согласно морфо-функциональной классификации

Проекционные ядра таламуса

Ассоциативные ядра таламуса

Неспецифические ядра таламуса

Задание 34. На нижеприведённом рисунке изображён сагиттальный срез гипоталамуса. Сделайте подписи к рисунку



1- _____

2- _____

3- _____

4- _____

5- _____

6- _____

7- _____

8- _____

9- _____

10- _____

11- _____

12- _____

- 13- _____
14- _____
15- _____

Задание 35. Дайте структурно-функциональную характеристику ядер гипоталамуса.

Перивентрикулярная зона гипоталамуса

Медиальная зона гипоталамуса

Латеральная зона гипоталамуса

Задание 36. На основании известной Вам информации о строении промежуточного мозга сделайте вывод о функциональном значении этого отдела головного мозга

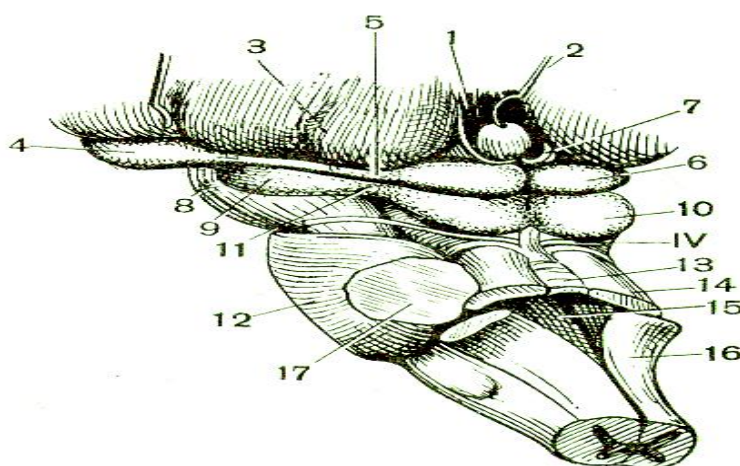
Задание 37. На приведённом ниже рисунке изображён ствол мозга. Сделайте подписи к рисунку

- 1- _____

2- _____

—
3- _____
4- _____
5- _____
6- _____
7- _____
8- _____

- 9- _____
 10- _____
 11- _____
 12- _____
 13- _____
 14- _____
 15- _____
 16- _____
 17- _____



Задание 38. Из перечисленного ниже списка выберите структуры конечного мозга, образованные серым веществом:

- 1 – кора большого мозга
- 2 – мозолистое тело
- 3 – передняя спайка
- 4- задняя спайка
- 5 – спайка свода
- 6 – базальные ядра

Правильные ответы _____

Задание 39. Дополните фразы:

- Лобная доля отделена от теменной доли _____ бороздой
- Височная доля отделена от лобной и теменной доли _____
- Теменная доля отделена от затылочной _____ бороздой,
 от лобной доли _____ бороздой, от височной доли – _____ бороздой

• Спереди от центральной борозды располагается _____ извилина

• Сзади от центральной борозды располагается _____ извилина

Задание 40. Назовите известные вам борозды и извилины:

Лобная доля

Височная доля

Теменная доля

Затылочная доля

Задание 41. На приведённом ниже рисунке изображены борозды и извилины верхнелатеральной поверхности левого полушария. Сделайте подписи к рисунку:

1- _____

2- _____

3- _____

4- _____

5- _____

6- _____

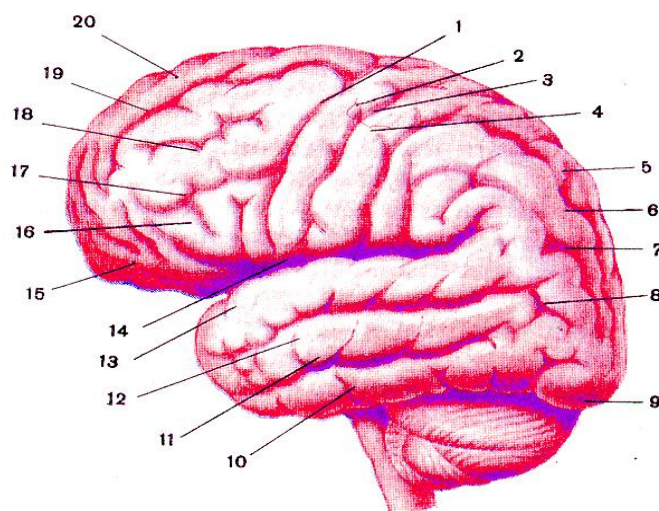
7- _____

8- _____

9- _____

10- _____

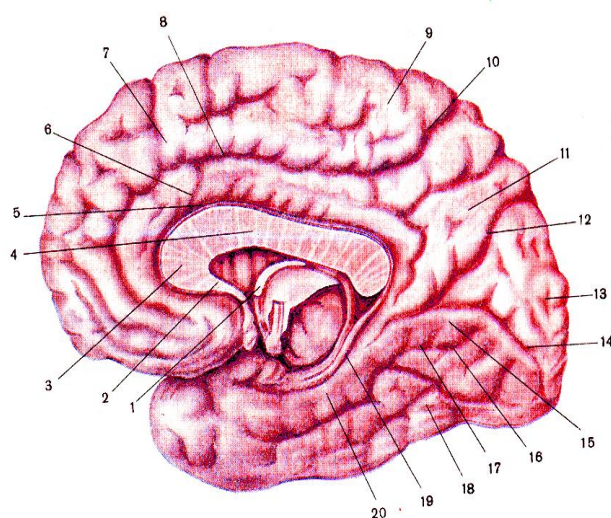
- 11- _____
- 12- _____
- 13- _____
- 14- _____
- 15- _____
- 16- _____
- 17- _____
- 18- _____
- 19- _____
- 20- _____



Задание 42. На приведённом ниже рисунке изображены борозды и извилины медиальной и нижней поверхностей правого полушария. Сделайте подписи к рисунку:

- 1- _____
- 2- _____
- 3- _____
- 4- _____
- 5- _____
- 6- _____
- 7- _____
- 8- _____
- 9- _____
- 10- _____
- 11- _____

- 12- _____
 13- _____
 14- _____
 15- _____
 16- _____
 17- _____
 18- _____
 19- _____
 20- _____



Задание 43. Дополните фразу:

Лимбическая система выполняет следующие функции:

Афференты структур лимбической системы приходят из

Эфференты структур лимбической системы направляются к

Задание 44. Из приведённого ниже перечня выберите те структуры головного мозга, которые включают в состав лимбической системы:

- 1 – нижние оливы
- 2 – поясная извилина
- 3 – парагиппокампальная извилина
- 4 – предцентральная извилина
- 5 - обонятельный треугольник
- 6 – переднее продырявленное вещество
- 7 – сосцевидные тела
- 8 – миндалина
- 9 – некоторые ядра таламуса
- 10 – передние холмы четверохолмия

К лимбической системе относятся следующие образования
_____ (укажите цифры)

Задание 45. Укажите, какие из перечисленных ниже образований относятся к древней коре, к старой коре, к новой коре:

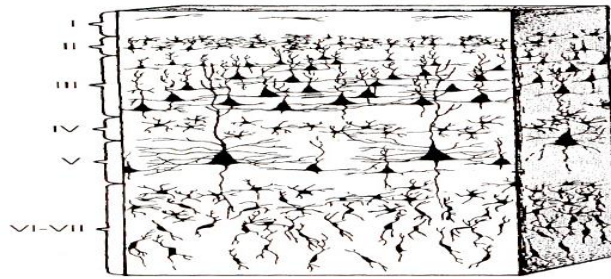
- 1 – обонятельные луковицы
- 2 – энторинальная кора
- 3 – полулунная извилина
- 4 – латеральная обонятельная извилина
- 5 – зубчатая извилина
- 6 – обонятельный треугольник
- 7 - аммонов рог
- 8 – извилины Гешле
- 9 – переднее продырявленное вещество
- 10 – предцентральная извилина
- 11 - постцентральная извилина

К древней коре относятся _____ (укажите цифры)

К старой коре относятся _____ (укажите цифры)

К новой коре относятся _____ (укажите цифры)

Задание 46. На приведённом ниже рисунке изображено послойное строение новой коры. Укажите наименование слоёв:



I

II-

III-

IV-

V-

VI-

VII

Задание 47. Дополните фразы:

Большая часть афферентов новой коры, приходящих из других полей новой коры, образует синапсы с клетками

_____ слоя коры.

Большая часть внешних афферентов новой коры поступает из

_____ образует синапсы с клетками _____ слоя коры

Большая часть эфферентов новой коры образована клетками _____ слоёв коры.

Ассоциативные и комиссуральные эфференты формируются клетками _____ слоя коры

Проекционные эфференты формируются клетками
_____ слоя коры

Задание 48. Выберите правильный вариант ответа:

В какой из нижеперечисленных областей коры максимально выражен внутренний зернистый слой?

- 1 – предцентральная извилина
- 2 – нижняя лобная извилина
- 3 – постцентральная извилина
- 4 – парагиппокампальная извилина

Правильный ответ _____

Ответ поясните

Задание 49. Выберите правильный вариант ответа:

В какой из нижеперечисленных областей коры максимально выражен внутренний пирамидный слой?

- 1 – предцентральная извилина
- 2 – нижняя лобная извилина
- 3 – постцентральная извилина
- 4 – парагиппокампальная извилина

Правильный ответ _____

Ответ поясните

Задание 50. Объясните термин «соматотопическая организация соматосенсорной зоны коры»:

Задание 51. Охарактеризуйте основные функциональные зоны новой коры:

Соматосенсорная зона

Локализация _____

Основные структурно-функциональные особенности (афференты, эфференты, особенности распределения нейронов, топическая организация и т.д., и т.п.)

Моторная зона

Локализация _____

Основные структурно-функциональные особенности (афференты, эфференты, особенности распределения нейронов, топическая организация и т.д., и т.п.)

Зрительная зона

Локализация _____

Основные структурно-функциональные особенности (афференты, эфференты, особенности распределения нейронов, топическая организация и т.д., и т.п.)

Слуховая зона

Локализация _____

Основные структурно-функциональные особенности (афференты, эфференты, особенности распределения нейронов, топическая организация и т.д., и т.п.)

Задание 52. Выберите правильный вариант ответа:

Большую часть новой коры занимают

1 – первичные поля

2 – вторичные поля

3 – третичные поля

Правильный ответ _____

Задание 53. Охарактеризуйте основные ассоциативные области коры:

Лобная ассоциативная область

Локализация

Афферен-

ты _____

Эфферен-

ты _____

Функциональное

значение

ние _____

Теменная ассоциативная область

Локализация

Афферен-

ты _____

Эфферен-

ты _____

Функциональное

значе-

ние _____

—

—

—

Височная ассоциативная область

Локализация

Афферен-

ты _____

Эфферен-

ты _____

Функциональное

значе-

ние _____

—

—

—

Задание 54. На нижеприведённом рисунке изображён горизонтальный разрез головного мозга через полушария большого мозга. Сделайте подписи к рисунку:

1- _____

2- _____

3- _____

4- _____

5- _____

6- _____

7- _____

8- _____

9- _____

10- _____

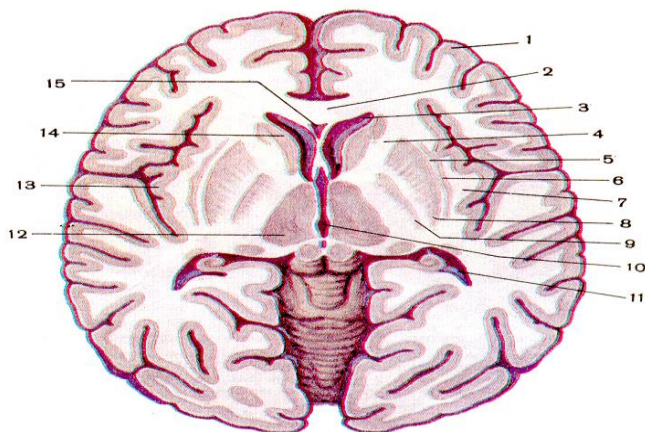
11- _____

12- _____

13- _____

14- _____

15- _____



Задание 55. Из приведённого ниже перечня структур центральной нервной системы выберите те, в которых располагается ретикулярная формация:

- 1 – крестцовый отдел спинного мозга
- 2 – поясничный отдел спинного мозга
- 3 – грудной отдел спинного мозга
- 4 – шейный отдел спинного мозга
- 5 – продолговатый мозг
- 6 – мост
- 7 – мозжечок
- 8 – средний мозг
- 9 - промежуточный мозг
- 10 – конечный мозг

Ретикулярная формация располагается в

_____ (укажите цифры)

Задание 56. Выберите правильный вариант ответа:

Какие отделы ретикулярной формации выполняют специфические функции?

- 1 – медианные отделы ретикулярной формации среднего мозга
- 2 – медиальные отделы ретикулярной формации среднего мозга
- 3 – латеральные отделы ретикулярной формации среднего мозга
- 4 – медианные отделы ретикулярной формации продолговатого мозга и моста
- 5 – медиальные отделы ретикулярной формации продолговатого мозга и моста
- 6 – латеральные отделы ретикулярной формации продолговатого мозга и моста

Правильный ответ _____

Задание 57. Объясните термин «неспецифические функции ретикулярной формации»:

Задание 58. Установите соответствие между отделами центральной нервной системы и находящимися в них полостями:

1. Спинной мозг	А. Сильвиев водопровод
2. Продолговатый мозг	Б. Четвёртый желудочек
3. Мост	В. Центральный канал
4. Мозжечок	Г Третий желудочек
5. Средний мозг	Д. Боковые желудочки
6. Промежуточный мозг	
7. Конечный мозг	

1 - _____, 2 - _____, 3-_____, 4-_____, 5-_____, 6-_____, 7-_____

Задание 59. Укажите функциональное значение ликвора:

Задание 60. Укажите места и механизм продукции и всасывания ликвора:

Продукция ликвора _____

Всасывание ликвора _____

Задание 61. Охарактеризуйте чувствительные, двигательные и вегетативные нервные волокна, входящие в состав периферических нервов. Дополните фразы:

Чувствительные нервные волокна

Являются отростками нейронов, лежащих в

Дендриты этих нейронов идут из
_____, где образуют

Аксоны этих нейронов идут в

_____,
где образуют синапсы с

Двигательные нервные волокна

Являются аксонами нейронов, лежащих в

Они идут к

_____,
где образуют синапсы с _____

Вегетативные нервные волокна

Являются аксонами нейронов, лежащих в _____

Они следуют к _____,
где образуют синапсы с _____

Задание 62. Укажите, какие из черепных нервов являются чувствительными, двигательными, смешанными (если нерв смешанный, укажите его составляющие):

Двигательные нервы _____

Чувствительные нервы _____

Смешанные нервы _____

Задание 63. Дополните фразу:

Тела нейронов, образующих обонятельные нервы, лежат в _____

Их аксоны идут в _____, где образуют синапсы с _____.

Задание 64. Дополните фразу:

Тела нейронов, образующих зрительные нервы, лежат в _____

Они называются _____.

Аксоны этих клеток в составе нервов идут в _____.

Там, на уровне _____ мозга они совершают перекрест, называемый _____: нервные волокна, идущие от _____ отделов сетчаток, переходят на противоположные стороны. Нервные волокна, идущие от _____

_____ отделов сетчаток, сохраняют своё направление.

После перекреста нервные волокна идут в составе

Задание 65. Дополните фразу:

Двигательные волокна глазодвигательного нерва содержат аксоны нейронов, локализованных в ядре, расположенном в _____

Вегетативные волокна глазодвигательного нерва являются _____ (симпатическими или парасимпатическими- нужное вписать). Они содержат аксоны нейронов, лежащих в _____ (указать название структуры), расположенном в _____.

Задание 66. Дополните фразу:

Двигательные волокна глазодвигательного нерва иннервируют

_____ (перечислить иннервируемые структуры).

Вегетативные волокна глазодвигательного нерва иннервируют

_____ (перечислить иннервируемые структуры).

Задание 67. Сравните между собой формирование и ход двигательных и парасимпатических нервных волокон глазодвигательного нерва:

Задание 68. Укажите объекты, иннервируемые IV парой черепных нервов:

Задание 69. Охарактеризуйте формирование отдельных компонентов тройничного нерва. Дополните фразы:

Двигательные волокна тройничного нерва содержат аксоны нейронов, лежащих _____ в _____

_____. Они _____ направляются _____ к _____.

(укажите общее название иннервируемых структур)

Чувствительные волокна тройничного нерва содержат аксоны нейронов, лежащих в _____

Дендриты _____ этих _____ нейронов, _____ получают _____ информацию _____ от _____

_____ (указать общее название структур, с которыми связаны дендриты чувствительных нейронов)

Аксоны _____ этих _____ нейронов _____ направляются _____

_____ (указать, куда направляются аксоны и где образуют синапсы).

Задание 70. Укажите состав и объекты иннервации ветвей тройничного нерва

(следует указать отдельно области иннервации двигательных и чувствительных нервных волокон).

Глазной нерв

Состоит _____ из _____ волокон.

Иннервирует _____

Верхнечелюстной нерв

Состоит _____ из _____ волокон.

Иннервирует _____

Нижнечелюстной нерв

Состоит

из

волокон.

Иннервирует

Задание 71. Укажите структуры, иннервируемые VI парой черепных нервов

Задание 72. Охарактеризуйте формирование отдельных компонентов лицевого нерва. Дополните фразы

Двигательные волокна лицевого нерва содержат аксоны нейронов, лежащих в

_____. Они направляются к _____

(укажите общее название иннервируемых структур).

Чувствительные волокна лицевого нерва содержат аксоны нейронов, лежащих в _____

Дендриты _____ этих нейронов, получают информацию от _____

(указать общее название структур, с которыми связаны дендриты чувствительных нейронов)

Аксоны _____ этих нейронов направляются _____

(указать, куда направляются аксоны и где образуют синапсы).

Вегетативные волокна лицевого нерва являются _____

(симпатическим или парасимпатическими – нужное вписать). Они содержат аксоны нейронов, тела которых лежат в _____

Эти аксоны направляются _____

(указать куда направляются эти аксоны и где образуют синапсы)

Задание 73. Сравните между собой формирование и ход двигательных, чувствительных и парасимпатических нервных волокон лицевого нерва:

Задание 74. Укажите состав и объекты иннервации ветвей лицевого нерва:
(следует указать отдельно области иннервации двигательных, чувствительных и вегетативных нервных волокон).

Собственно лицевой нерв

Состоит из _____ волокон.

Иннервирует

Промежуточный нерв

Состоит из _____ волокон.

Иннервирует

Задание 75. Охарактеризуйте формирование улитковой и преддверной частей преддверно-улиткового нерва. Дополните фразы:

Преддверно-улитковый _____ нерв _____ является _____ нервом

(двигательным, чувствительным или вегетативным – нужное вписать).

Преддверная часть

Преддверная часть VIII пары черепных нервов сформирована аксонами нейронов, _____ лежащих _____ в _____.

Дендриты _____ этих _____ нейронов _____ получают _____ информацию _____ от _____.

Аксоны в составе преддверной части преддверно-улиткового нерва направляются _____

(указать, куда направляются аксоны, и где образуют синапсы).

Улитковая часть

Улитковая часть VIII пары черепных нервов сформирована аксонами нейронов, _____ лежащих _____ в _____.

Дендриты _____ этих _____ нейронов _____ получают _____ информацию _____ от _____.

Аксоны в составе преддверной части преддверно-улиткового нерва направляются

(указать, куда направляются аксоны, и где образуют синапсы).

Задание 76. Охарактеризуйте формирование отдельных компонентов языкоглоточного нерва. Дополните фразы:

Двигательные волокна языкоглоточного нерва содержат аксоны нейронов, лежащих в

_____. Они направляются к _____

(укажите общее название иннервируемых структур).

Чувствительные волокна языкоглоточного нерва содержат аксоны нейронов, лежащих

в _____

Дендриты этих нейронов, получают информацию от

(указать общее название структур, с которыми связаны дендриты чувствительных нейронов)

Аксоны этих нейронов направляются _____

(указать, куда направляются аксоны и где образуют синапсы).

Вегетативные волокна языкоглоточного нерва являются

_____ (симпатическим или парасимпатическими – нужное вписать). Они содержат аксоны нейронов, лежащих в

Эти аксоны направляются _____

(указать куда направляются эти аксоны и где образуют синапсы)

Задание 77. Сравните между собой формирование и ход двигательных, чувствительных и парасимпатических нервных волокон языкоглоточного нерва:

Задание 78. Укажите объекты иннервации двигательного, чувствительного и вегетативного компонентов языкоглоточного нерва:

Двигательный компонент

Иннервирует

Чувствительный компонент

Иннервирует

Вегетативный компонент

Иннервирует

Задание 79. Охарактеризуйте формирование отдельных компонентов блуждающего нерва. Дополните фразы:

Двигательные волокна блуждающего нерва содержат аксоны нейронов, лежащих

в _____

Они направляются к _____.

(укажите общее название иннервируемых структур).

Чувствительные волокна блуждающего нерва содержат аксоны нейронов, лежащих в

Дендриты этих нейронов, получают информацию от

(указать общее название структур, с которыми связаны дендриты чувствительных нейронов)

Аксоны этих нейронов направляются

(указать, куда направляются аксоны и где образуют синапсы).

Вегетативные волокна блуждающего нерва являются _____ (симпатическим или парасимпатическими – нужное вписать). Они содержат аксоны нейронов, лежащих в _____.

Эти аксоны направляются _____.

(указать куда направляются эти аксоны и где образуют синапсы)

Задание 80. Сравните между собой формирование и ход двигательных, чувствительных и парасимпатических нервных волокон блуждающего нерва

Задание 11. Укажите число пар спинномозговых нервов:

Общее количество пар спинномозговых нервов _____

Из них шейных _____, грудных _____, поясничных _____, крестцовых _____, копчиковых _____.

Задание 82. Укажите состав передних и задних корешков, формирующих спинномозговой нерв. Дополните фразы:

Задний корешок образован аксонами нейронов, лежащих в _____, эти аксоны направляются в _____, где образуют синапсы со _____.

Передний корешок образован аксонами нейронов лежащих в _____.

Задание 83. Укажите номера спинномозговых нервов, в которых содержатся вегетативные нервные волокна:

Задание 84. Дайте общую характеристику ветвей спинномозговых нервов:
(укажите состав, особенности распределения в организме, области иннервации)

Менингеальная ветвь

Белые соединительные ветви

Задние ветви

Передние ветви

Задание 85. Дайте характеристику межрёберным нервам. Дополните фразы:

Содержат

_____ (нервные волокна).

Ветви _____ межрёберных _____ нервов _____ иннервируют

Задание 86. Дайте общую структурно-функциональную характеристику отделов сенсорной системы (укажите локализацию отдела, особенности его организации, связи с другими отделами и функциональное значение)

Рецепторы

Проводящие пути и подкорковые центры

Корковый центр

Задание 87. Укажите виды чувствительности, обеспечиваемые соматосенсорной системой:

Задание 88. Дайте характеристику рецепторов соматосенсорной системы: (Укажите их типы, локализацию и функциональное значение)

Задание 89. Охарактеризуйте проводящие пути и подкорковые центры болевой и температурной чувствительности. Дополните фразы:

Проводящий путь болевой и температурной чувствительности формируется на спинальном и черепном уровнях.

На спинальном уровне первый нейрон проводящего пути болевой и температурной чувствительности лежит в

Его дендриты получают информацию от рецепторов, расположенных в

Его аксон проникает в

_____, где образует синапс с телом второго нейрона.

Второй нейрон проводящего пути болевой и температурной чувствительности лежит в

Его аксон переходит на противоположную сторону и присоединяется к нервным волокнам _____ проводящего пути.

Эти нервные волокна на уровне продолговатого мозга присоединяются к _____ (название пучка нервных волокон). В её составе аксон второго нейрона следует в _____, где находится тело третьего нейрона. Аксон третьего нейрона направляется в _____.

На черепном уровне первый нейрон проводящего пути болевой и температурной чувствительности _____ лежит в _____.

Его дендриты получают информацию от рецепторов, расположенных в _____.

Его аксон проникает в _____.

_____, где образует синапс с телом второго нейрона.

Второй нейрон проводящего пути болевой и температурной чувствительности лежит в _____.

Его аксон переходит на противоположную сторону и присоединяется к _____ (название пучка нервных волокон). В её составе он следует в _____, где находится тело третьего нейрона. Аксон третьего нейрона направляется в _____.

Задание 90. Охарактеризуйте проводящие пути и подкорковые центры тактильной чувствительности. Дополните фразы:

Проводящий путь тактильной чувствительности формируется на спинальном и черепном уровнях.

На спинальном уровне первый нейрон проводящего пути тактильной чувствительности лежит в _____.

Его дендриты получают информацию от рецепторов, расположенных в _____.

Его аксон проникает в _____

_____, где образует синапс с телом второго нейрона.

Второй нейрон проводящего пути тактильной чувствительности лежит в _____.

Его аксон переходит на противоположную сторону и присоединяется к нервным волокнам _____ проводящего пути.

Эти нервные волокна на уровне продолговатого мозга присоединяются к _____ (название пучка нервных волокон). В её составе аксон второго нейрона следует в _____,

где находится тело третьего нейрона. Аксон третьего нейрона направляется в _____.

На черепном уровне первый нейрон проводящего пути тактильной чувствительности лежит в _____.

Его дендриты получают информацию от рецепторов, расположенных в _____.

Его аксон проникает в _____

_____, где образует синапс с телом второго нейрона.

Второй нейрон проводящего пути тактильной чувствительности лежит в _____.

Его аксон переходит на противоположную сторону и присоединяется к _____ (название пучка нервных волокон). В её составе он следует в _____,

где находится тело третьего нейрона. Аксон третьего нейрона направляется в _____.

Задание 91. Охарактеризуйте проводящие пути проприоцептивной чувствительности коркового направления. Дополните фразы:

Проводящий путь проприоцептивной чувствительности коркового направления формируется на спинальном и черепном уровнях.

На спинальном уровне первый нейрон проводящего пути проприоцептивной чувствительности лежит в _____

Его дендриты получают информацию от рецепторов, расположенных в _____

Его аксон проникает в _____

_____ и направляется в составе _____

в _____,

где образует синапс с телом второго нейрона.

Второй нейрон проводящего пути проприоцептивной чувствительности лежит в _____.

Аксон второго нейрона переходит на противоположную сторону на уровне _____

и _____

присоединяется к _____

(указать название пучка нервных волокон). В её составе аксон второго нейрона следует в _____

где находится тело третьего нейрона. Аксон третьего нейрона направляется

в _____

На черепном уровне первый нейрон проводящего пути проприоцептивной чувствительности лежит в _____

Его дендриты получают информацию от рецепторов, расположенных

в _____

Его аксон проникает в _____, где образует синапс с телом второго нейрона.

Второй нейрон проводящего пути проприоцептивной чувствительности лежит в _____.

Аксон второго нейрона присоединяется к _____.

(указать название пучка нервных волокон). В её составе аксон второго нейрона следует в _____.

где находится тело третьего нейрона. Аксон третьего нейрона направляется в _____.

Задание 92. Охарактеризуйте задний и передний спинномозжечковые пути.

Дополните фразы:

Первый нейрон заднего спинномозжечкового пути лежит в _____.

Его дендриты получают информацию от рецепторов, лежащих в _____.

Аксон первого нейрона проникает в _____.

Тело второго нейрона лежит в _____.

Его аксон идёт в составе _____.

Он направляется в составе _____ ножки мозжечка к _____.

_____ мозжечка.

Первый нейрон переднего спинномозжечкового пути лежит в _____.

Его дендриты получают информацию от рецепторов, лежащих в _____

Аксон первого нейрона проникает в _____

Тело второго нейрона лежит в _____

Его аксон переходит на противоположную сторону и идёт в составе _____

На уровне _____

аксон второго нейрона совершает второй перекрест и направляется в составе _____ ножки мозжечка _____ к _____ мозжечка.

Задание 93. Заполните таблицу. Укажите локализацию корковых центров различных видов чувствительности.

Вид чувствительности	Локализация коркового центра
Тактильная	
Температурная	
Болевая	
Проприоцептивная	
Вкусовая	
Обонятельная	
Зрительная	
Слуховая	
Положение тела в пространстве	

Задание 94. Выберите правильный вариант ответа:

Аксоны каких клеток сетчатки образуют зрительный нерв?

1 – амакриновых

2 – биполярных

3- горизонтальных

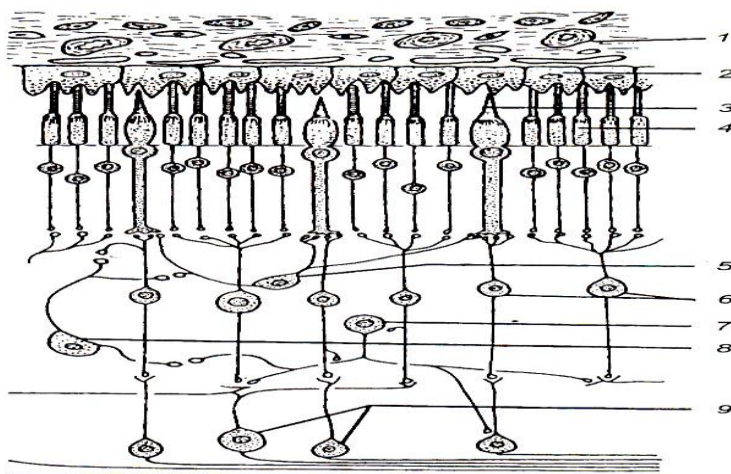
4 – ганглиозных

5 – фоторецепторных

6 - пигментных

Правильный ответ _____

Задание 95. На ниж приведённом рисунке изображена схема строения сетчатки глаза. Сделайте подписи к рисунку.



- 1 - _____
- 2 - _____
- 3 - _____
- 4 - _____
- 5 - _____
- 6 - _____
- 7 - _____
- 8 - _____
- 9 - _____

Задание 96. Из приведённого ниже перечня структур головного мозга выберите те, которые являются подкорковыми центрами зрительной чувствительности:

- 1 – передние холмы четверохолмия
- 2 – задние холмы четверохолмия
- 3 – латеральное коленчатое тело
- 4 – медиальное коленчатое тело

Правильные ответы _____

Задание 97. Охарактеризуйте хиазму. Дополните фразы:

Хиазма представляет собой частичный перекрест зрительных нервов. Он заключается в переходе на противоположную сторону нервных волокон, идущих от _____ половин сетчаток. В результате этого левый зрительный тракт несёт нервные волокна от _____

Половин сетчаток, а правый - от _____ половин сетчаток.

Задание 98. Каково значение подкорковых центров зрения?

Задание 99. Укажите, от каких участков сетчаток правого и левого глаза получает информацию зрительная зона коры правого полушария, левого полушария:

Задание 100. Выберите правильный вариант ответа:

Слуховая часть VIII пары черепных нервов образована

- 1 – аксонами волосковых клеток кортиева органа
- 2 – аксонами клеток спирального ганглия
- 3 – аксонами клеток кохлеарных ядер ствола мозга
- 4 – дендритами волосковых клеток кортиева органа
- 5 – дендритами клеток спирального ганглия
- 6 – дендритами клеток кохлеарных ядер ствола мозга

Правильный ответ _____

Задание 101. Из приведённого ниже перечня структур головного мозга выберите те, которые являются подкорковыми центрами слуховой чувствительности:

- 1 – кохлеарные ядра
- 2 – вестибулярные ядра
- 3 – нижние оливы
- 4 – верхние оливы
- 5 – ядра латеральной петли
- 6 – передние холмы четверохолмия
- 7 – задние холмы четверохолмия
- 8 – медиальные коленчатые тела
- 9 – латеральные коленчатые тела

Правильные ответы _____

Задание 102. Укажите, от какого уха преимущественно получает информацию слуховая кора правого полушария, левого полушария:

Задание 103. Укажите, от какой половины тела преимущественно получает информацию постцентральная извилина коры правого полушария, левого полушария:

Задание 104. Выберите правильный вариант ответа:

Вестибулярная часть VIII пары черепных нервов образована

- 1 – аксонами волосковых клеток кортиева органа
- 2 – аксонами клеток спирального ганглия
- 3 – аксонами клеток вестибулярных ядер ствола мозга
- 4 – дендритами волосковых клеток кортиева органа
- 5 – дендритами клеток спирального ганглия
- 6 – дендритами клеток вестибулярных ядер ствола мозга
- 7 – аксонами клеток ганглия Скарпы
- 8 – дендритами клеток ганглия Скарпы

Правильный ответ _____

Задание 105. Охарактеризуйте вкусовую сенсорную систему. Дополните фразы:

Рецепторы располагаются в _____.

Информация от рецепторов следует в ствол мозга в составе _____ пар черепных нервов.

Тела первых нейронов лежат в _____.

Тела вторых нейронов лежат в _____.

Аксоны вторых нейронов идут в составе _____

в _____, где располагаются тела третьих нейронов. Аксоны третьих нейронов направляются в _____

где находится корковый центр вкусовой чувствительности.

Задание 106. Охарактеризуйте обонятельную сенсорную систему. Дополните фразы:

Рецепторы располагаются в _____.

Первыми нейронами проводящего пути обонятельной чувствительности являются _____

Их аксоны следуют в составе _____

к _____,

где располагаются вторые нейроны проводящего пути. Эти нейроны называются _____. Аксоны этих клеток направляются в _____.

Корковый центр обонятельной чувствительности располагается в _____

Задание 107. Перечислите основные составляющие моторных систем:

Задание 108. Укажите функциональные задачи пирамидной и экстрапирамидной систем:

Пирамидная система обеспечивает _____

Экстрапирамидная система обеспечивает _____

Задание 109. Охарактеризуйте пирамидную систему. Дополните фразы:

Пирамидная система берёт начало от клеток _____ слоя коры _____ извилины. Аксоны

_____ клеток формируют пирамидные тракты. Пирамидные тракты состоят из волокон двух типов _____ и _____.

Аксоны, входящие в состав первого типа волокон образуют синапсы с _____ нейронами _____.

(указать структуры, где находятся эти нейроны). Аксоны этих нейронов направляются

к _____.

Аксоны, входящие в состав второго типа волокон образуют синапсы с _____ нейронами _____.

(указать структуры, где находятся эти нейроны). Аксоны этих нейронов направляются

к _____

Задание 110. Используя свои знания о строении пирамидной системы, объясните, почему при повреждении правой предцентральной извилины будет обездвижена левая половина тела.

Задание 111. Перечислите структуры, относящиеся к экстрапирамидной системе. Укажите их связи со структурами пирамидной системы и функциональное значение.

Задание 112. Дайте характеристику зонам Вернике и Брока:

Зона Вернике

Локализация _____

Функциональное значение _____

Симптомы поражения _____

Зона Брока

Локализация _____

Функциональное значение _____

Симптомы поражения _____

Задание 113. Дайте сравнительную характеристику соматической и вегетативной нервной системы

Задание 116. В чём различия в строении рефлекторных дуг симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы?

Симпатический отдел	Парасимпатический отдел

Задание 117. Дайте общую характеристику симпатического отдела вегетативной нервной системы. Дополните фразы.

Центры симпатического отдела вегетативной нервной системы располагаются в _____

 _____.

Аксоны нейронов, лежащих в этих центрах, образуют _____
 нервные волокна. Они выходят из спинного мозга в составе
 _____ корешков и далее идут в составе спинномозго-
 вых нервов и отходящих от них _____
 ветвей.

Эти ветви направляются к узлам _____
 _____.

Часть _____ нервных волокон, содержащихся в составе
 _____ ветвей, проходит через
 узлы транзитом. Они направляются к узлам _____
 _____, где

происходит _____.

_____ Аксоны нейронов, лежащих в этих узлах являются нервными волокнами. Они направляются к _____.

Другая часть _____, содержащихся в _____ составе _____ ветвей, образует синапсы на клетках узлов _____. Аксоны этих клеток образуют _____

_____ нервные волокна. Они идут в составе _____

ветвей и направляются к _____.

Задание 118. Дайте характеристику нервам, отходящим от симпатического ствола

Верхний шейный симпатический узел	
Средний шейный симпатический узел	
Звёздчатый узел	
Грудные узлы симпатического ствола	
Поясничные узлы симпатического ствола	
Крестцовые узлы симпатического ствола	

Задание 120. Укажите, в составе каких спинномозговых и черепных нервов проходят парасимпатический нервные волокна:

Спинномозговые нервы _____

Черепные нервы _____

Задание 121. Дайте общую характеристику парасимпатического отдела вегетативной нервной системы. Дополните фразы:

Центры парасимпатического отдела вегетативной нервной системы располагаются в _____

Аксоны нейронов, лежащих в центрах вегетативной нервной системы, образуют _____ нервные волокна. Эти волокна направляются к _____, где образуют синапсы с телами нейронов. Аксоны этих нейронов образуют _____ нервные волокна. Они направляются к _____

Задание 122. Заполните таблицу «Характеристика парасимпатического отдела вегетативной нервной системы»

Характеристика парасимпатического отдела вегетативной нервной системы

Отдел ЦНС	Нервный центр	Преганглионарные нервные волокна	Парасимпатический ганглий	Постганглионарные нервные волокна	Иннервируемые органы
Средний мозг					
Варолиев мост					
Продолговатый мост					
Крестцовые сегменты спинного мозга (II - IV)					

Задание 123. Укажите правильную последовательность возникновения неречисленных нервных структур в онтогенезе человека

1. три мозговых пузыря
2. пять мозговых пузырей
3. нервные валики
4. нервная пластинка
5. нервная трубка
6. нервный гребень
7. первичный мозговой пузырь

Правильная последовательность _____

Задание 124. Дополните фразу

Нервная система развивается из _____ (название зародышевого листка)

Задание 125. Дополните фразу

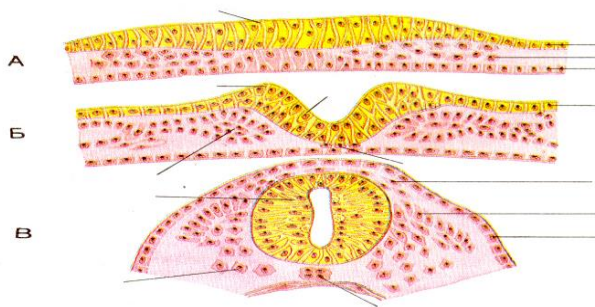
Формирование основных отделов мозга заканчивается к _____ неделе внутриутробного развития. После этого срока основными процессами, происходящими в центральной нервной системе, являются _____

Задание 126. Охарактеризуйте стадии трёх мозговых пузырей и пяти мозговых пузырей

Стадия трёх мозговых пузырей _____

Стадия пяти мозговых пузырей _____

Задание 127. На нижеприведённом рисунке изображён процесс формирования нервной трубки. Сделайте подписи к рисунку

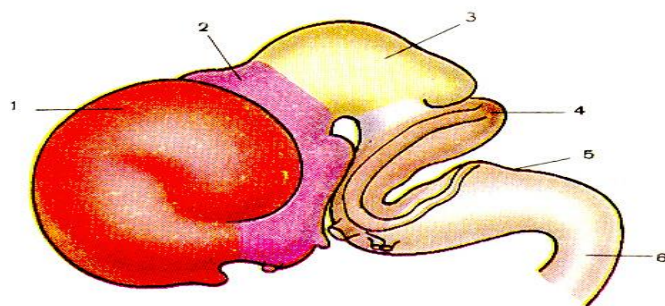


- 1- _____
- 2- _____
- 3- _____
- 4- _____
- 5- _____

- 6- _____

7- _____

Задание 128. На нижеприведённом рисунке изображён головной мозг человека на стадии пяти мозговых пузырей. Сделайте подписи к рисунку.



- 1 - _____
2 - _____
3 - _____
4 - _____
5 - _____
6 - _____

Фонд оценочных средств для промежуточной аттестации

Примеры тестовых заданий

Уважаемые студенты, к каждому вопросу предлагается от 2 до 5 ответов. Из них верными могут быть один, несколько или все предлагаемые ответы.

Вариант 1

1. Что происходит на стадии афферентного синтеза при формировании функциональной системы?

- а) возбуждение аппарата памяти б) принятие решения
- в) мотивационное возбуждение
- г) формирование программы действия
- д) выделение пусковой афферентации

2. Центры, входящие в состав доминирующей функциональной системы, характеризуются:

- а) высокой возбудимостью б) инертностью возбуждения
- в) способностью к суммированию возбуждений
- г) индифферентным отношением к другим нервным центрам, не входящим в состав доминантной системы
- д) способностью подавлять деятельность нервных центров, не входящих в состав доминантной системы

3. Какой принцип организации сенсорных систем обеспечивает более дробный и сложный анализ различных признаков сигнала?

- а) принцип многоэтажности б) принцип многоканальности
- в) принцип дивергенции г) принцип конвергенции
- д) принцип обратной связи

4. Какие обратные связи используются в сенсорных системах для выделения сигналов из шума, т.е. биологически незначимой в данный момент информации?

- а) положительные б) отрицательные

5. Какому понятию соответствует утверждение: «...определенный участок рецепторной поверхности проецируются в определенный участок коры больших полушарий».

- а) проекционная зона б) топическое представительство
в) ассоциативная зона

6. Благодаря функционированию одной из структур глаза обеспечивается хорошее видение предметов, расположенных или на близком, или на далеком расстоянии от глаза. Назовите эту структуру глаза.

- а) роговица б) стекловидное тело
в) зрачок г) хрусталик

7. Какие структурные элементы сетчатки глаза играют основную роль при дневном зрении?

- а) палочки б) колбочки
в) биполярные клетки г) ганглиозные клетки

8. Рецепторные клетки какого анализатора содержатся в вестибулярном аппарате?

- а) рецепторы слухового анализатора
б) рецепторы анализатора положения тела в пространстве
в) рецепторов тактильного анализатора
г) рецепторы двигательного анализатора

9. Какова функция внутреннего уха?

- а) проведение звуковых колебаний к барабанной перепонке
б) проведение звуковых колебаний по слуховым косточкам к мембране овального окна
в) трансформация звуковых колебаний в нервные импульсы г) восприятие звуков

10. В какой области коры больших полушарий головного мозга располагается слуховая проекционная зона?

- а) затылочная область б) теменная область
в) височная область г) лобная область

Вариант 2

1. В состав какого анализатора входит отолитовый аппарат?

- а) вкусовой анализатор б) вестибулярный анализатор
в) обонятельный анализатор г) двигательный анализатор

2. Какие из перечисленных рецепторов относятся к первично чувствующим?

- а) вкусовые б) зрительные в) тактильные
- г) проприорецепторы д) слуховые

3. Что является главным системообразующим фактором согласно теории функциональной системы П.К.Анохина?

- а) постоянно меняющаяся обстановочная афферентация
- б) формирование акцептора результата действия
- в) формирование цели г) конечный результат действия
- д) обратная афферентация

4. Какое свойство рецепторов позволяет им фиксировать действие внешнего стимула на фоне «шума» усилением или уменьшением частоты разряда?

- а) направленная чувствительность б) эфферентная регуляция
- в) спонтанная (ритмическая) активность г) адаптация

5. Какие из перечисленных элементов относятся к периферическому отделу сенсорной системы?

- а) рецепторный аппарат б) специфические ядра таламуса
- в) орган чувств г) афферентные нервы

6. Какой принцип организации сенсорных систем обеспечивает более дробный и сложный анализ различных признаков сигнала?

- а) принцип многоэтажности б) принцип многоканальности
- в) принцип дивергенции г) принцип конвергенции
- д) принцип обратной связи

7. К каким сенсорным зонам коры больших полушарий направляются центростремительные волокна от релейных ядер таламуса?

- а) первичные проекционные зоны б) вторичные проекционные зоны
- в) ассоциативные зоны

8. Какое психическое явление возникает в проекционных зонах коры больших полушарий?

- а) ощущение б) восприятие в) осознание г) внимание

9. В какой ассоциативной области коры больших полушарий происходит анализ всей совокупности разномодальных раздражителей и на этой основе формируется программа адекватного поведения?

- а) теменная б) нижневисочная в) лобная

10. Какие из перечисленных рецепторов располагаются в коже?

- а) слуховые б) вкусовые в) температурные г) вестибулярные д) обонятельные

Вариант 3

1. В каких структурных элементах глаза световая энергия трансформируется в энергию нервных импульсов?

- а) роговица б) хрусталик в) радужная оболочка г) палочки сетчатки

2. Где находятся рецептивные поля интерорецептивных рефлексов?

- а) в коже б) в связках в) в скелетных мышцах
г) во внутренних органах

3. Слуховые косточки среднего уха связывают друг с другом две структуры. Назовите эти структуры.

- а) барабанная перепонка и мембрана круглого окна
б) барабанная перепонка и мембрана овального окна
в) мембраны круглого и овального окон
г) барабанная перепонка и внутренние мембраны улитки

4. К каким сенсорным зонам коры больших полушарий направляются центростремительные волокна от релейных ядер таламуса?

- а) первичные проекционные зоны
б) вторичные проекционные зоны
в) ассоциативные зоны

5. Какое полушарие головного мозга при осуществлении сенсорных функций разделяет образ действующего на него раздражителя на составляющие и анализирует их в отдельности?

- а) левое б) правое

6. Какому понятию соответствует определение: « - это снижение чувствительности сенсорной системы к действующему раздражителю постоянной интенсивности»?

- а) сенсорная иллюзия б) сенсорная адаптация
в) сенсорная депривация г) сенситизация

7. Какое свойство рецепторов позволяет им фиксировать действие внешнего стимула на фоне «шума» усилением или уменьшением частоты разряда?

- а) направленная чувствительность
- б) эфферентная регуляция
- в) спонтанная (ритмическая) активность
- г) адаптация

8. Какие из перечисленных рецепторов располагаются в коже?

- а) слуховые
- б) вкусовые
- в) температурные
- г) вестибулярные
- д) тактильные

9. Выберите правильный вариант расположения рецепторных элементов в сетчатке глаза:

- а) колбочки и палочки по всей сетчатке располагаются равномерно
- б) колбочки преобладают на периферии сетчатки
- в) палочки преобладают на периферии сетчатки
- г) палочки преобладают в центральной ямке сетчатки
- д) колбочки преобладают в центральной ямке сетчатки

10. В каких структурных элементах глаза световая энергия трансформируется в энергию нервных импульсов?

- а) роговица
- б) хрусталик
- в) радужная оболочка
- г) палочки сетчатки

Вариант 4

1. Какая сенсорная система анализирует информацию об ускорениях или замедлениях в процессе прямолинейного или вращательного движения?

- а) проприоцептивная
- б) висцеральная
- в) зрительная
- г) вестибулярная

2. Какие обратные связи в организации сенсорных систем предотвращают чрезмерное возбуждение нейронов при действии стимулов высокой интенсивности?

- а) отрицательные
- б) положительные

3. Какие проекционные зоны коры больших полушарий оценивают биологическую значимость сигнала?

- а) первичные
- б) вторичные
- в) третичные

4. Какое из ядер таламуса является центром соматической и висцеральной чувствительности?

- а) наружное коленчатое тело
- б) внутреннее коленчатое тело
- в) вентральное заднее ядро
- г) подушка

5. Какова функция внутреннего уха?

- а) проведение звуковых колебаний к барабанной перепонке
- б) проведение звуковых колебаний по слуховым косточкам к мембране овального окна
- в) трансформация звуковых колебаний в нервные импульсы
- г) восприятие звуков

6. Рецепторные клетки какого анализатора содержатся в вестибулярном аппарате?

- а) рецепторы слухового анализатора
- б) рецепторы анализатора положения тела в пространстве
- в) рецепторы тактильного анализатора
- г) рецепторы двигательного анализатора

7. Световые лучи непосредственно проходят через многие участки глазного яблока. Укажите морфологическое образование, которое НЕ пропускает световые лучи.

- а) роговица
- б) радужная оболочка
- в) хрусталик
- г) стекловидное тело

8. Почему для белого цвета поле зрения больше?

- а) потому, что на периферии сетчатой оболочки глаза преобладают колбочки
- б) потому, что колбочки и палочки одинаково представлены на всей сетчатой оболочке
- в) потому, что на периферии сетчатой оболочки глаза преобладают палочки
- г) потому, что в центре сетчатой оболочки глаза преобладают палочки

9. В состав какого анализатора входит отолитовый аппарат?

- а) вкусовой анализатор
- б) вестибулярный анализатор
- в) обонятельный анализатор
- г) двигательный анализатор

10. На каком этапе переработки сенсорной информации происходит процесс формирования субъективного образа действующего раздражителя?

- а) кодирование информации
- б) передача и перекодирование информации
- в) декодирование информации

Вариант 5

1. Какому понятию соответствует утверждение: «...определенный участок рецепторной поверхности проецируются в определенный участок коры больших полушарий».

- а) проекционная зона
- б) топическое представительство
- в) ассоциативная зона

2. Какое полушарие головного мозга при осуществлении сенсорных функций разделяет образ действующего на него раздражителя на составляющие и анализирует их в отдельности?

- а) левое
- б) правое

3. Выберите правильный вариант расположения рецепторных элементов в сетчатке глаза:

- а) колбочки и палочки по всей сетчатке располагаются равномерно
- б) колбочки преобладают на периферии сетчатки
- в) палочки преобладают на периферии сетчатки
- г) палочки преобладают в центральной ямке сетчатки
- д) колбочки преобладают в центральной ямке сетчатки

4. Для какого структурного образования глаза характерен механизм аккомодации?

- а) роговица
- б) зрачок
- в) хрусталик
- г) сетчатая оболочка

5. В состав какого анализатора входят проприорецепторы?

- а) слуховой
- б) двигательный
- в) вкусовой
- г) температурный
- д) тактильный

6. Какова функция среднего уха?

- а) трансформация звуковых колебаний в нервные импульсы

- б) проведение звуковых колебаний по слуховым косточкам к мембране овального окна
- в) проведение звуковых колебаний к барабанной перепонке
- г) восприятие звуков

7. Какое из нижеперечисленных ощущений возникает в ответ на действие сенсорного стимула, являющегося носителем химической энергии.

- а) слуховое
- б) зрительное
- в) обонятельное
- г) тактильное

8. Какие из указанных частот звуковых колебаний воспринимаются ухом человека?

- а) 5 Гц
- б) 10 Гц
- в) 15 Гц
- г) 20 Гц
- д) 25 Гц

9. Какие из перечисленных рецепторов относятся к интерорецепторам?

- а) зрительные рецепторы
- б) слуховые рецепторы
- в) барорецепторы кровеносных сосудов
- г) тактильные рецепторы
- д) клетки-рецепторы гипоталамуса

10. Что характерно для сенсорной памяти?

- а) длительность сохранения информации велика
- б) длительность хранения информации не превышает 0,5 сек
- в) зависит от воли человека
- г) контролируется сознанием

Вариант 6

1. Какие обратные связи используются в сенсорных системах для выделения сигналов из шума, т.е. биологически незначимой в данный момент информации?

- а) положительные
- б) отрицательные

2. Какому понятию соответствует утверждение: «...определенный участок рецепторной поверхности проецируются в определенный участок коры больших полушарий».

- а) проекционная зона
- б) топическое представительство
- в) ассоциативная зона

3. Какие проекционные зоны коры больших полушарий осуществляют анализ физических параметров раздражителя?

- а) первичные б) вторичные в) третичные

4. Какой из нижеперечисленных признаков относится только к палочкам сетчатки и НЕ характерен для колбочек?

- а) отсутствуют в области слепого пятна
б) преобразуют энергию квантов света в нервные импульсы
в) функционируют при ярком свете
г) расположены преимущественно за пределами желтого пятна

5. Какие структурные элементы не входят в состав анализаторов?

- а) афферентный путь
б) рецепторный аппарат
в) нервный центр
г) эфферентный путь

6. Какое из нижеперечисленных ощущений возникает в ответ на действие сенсорного стимула, являющегося носителем механической энергии?

- а) тактильное
б) зрительное
в) обонятельное
г) вкусовое

7. Где находятся рецепторные клетки слухового анализатора?

- а) в наружном ухе б) в среднем ухе
в) во внутреннем ухе г) в евстахиевой трубе

8. Какие из перечисленных рецепторов относятся к первично чувствующим

- а) вкусовые б) обонятельные в) тактильные
г) проприорецепторы д) слуховые

9. Какой принцип организации сенсорных систем заключается в уменьшении количества информации передаваемой из периферического отдела в центральный?

- а) принцип многоэтажности б) принцип многоканальности
в) принцип дивергенции г) принцип конвергенции
д) принцип обратной связи

10. Какие проекционные зоны коры больших полушарий осуществляют анализ физических параметров раздражителя?

- а) первичные б) вторичные в) третичные

Вариант 7

1. Какое свойство рецепторов позволяет им фиксировать действие внешнего стимула на фоне «шума» усилением или уменьшением частоты разряда?

- а) направленная чувствительность
б) эфферентная регуляция
в) спонтанная (ритмическая) активность
г) адаптация

2. Какие из перечисленных элементов относятся к периферическому отделу сенсорной системы?

- а) рецепторный аппарат б) специфические ядра таламуса
в) орган чувств г) афферентные нервы

3. Какие из указанных частот звуковых колебаний воспринимаются ухом человека?

- а) 5 Гц б) 10 Гц в) 15 Гц г) 20 Гц д) 25 Гц

4. Какая сенсорная система анализирует информацию об ускорениях или замедлениях в процессе прямолинейного или вращательного движения?

- а) проприоцептивная б) вестибулярная
в) зрительная г) тактильная

5. Как называют место выхода нервных волокон зрительного нерва из сетчатки глаза?

- а) желтое пятно
б) слепое пятно
в) зрачок
г) стекловидное тело
д) центральная ямка

6. Какие структуры внутреннего уха преобразуют колебания эндолимфы в нервные импульсы?

- а) волосковые клетки
б) чувствительные нейроны

- в) мембрана круглого окна
- г) мембрана круглого окна

7. Какой из простых вкусов воспринимается рецепторами, расположенными преимущественно на кончике языка?

- а) сладкое
- б) горькое
- в) кислое
- г) соленое

8. В каком из перечисленных ядер таламуса происходит первичный анализ зрительной информации?

- а) наружное коленчатое тело
- б) внутреннее коленчатое тело
- в) подушка

9. Какой принцип организации сенсорных систем заключается в уменьшении количества информации передаваемой из периферического отдела в центральный?

- а) принцип многоэтажности
- б) принцип многоканальности
- в) принцип дивергенции
- г) принцип конвергенции
- д) принцип обратной связи

10. Какие проекционные зоны коры больших полушарий осуществляют анализ физических параметров раздражителя?

- а) первичные
- б) вторичные
- в) третичные

Вариант 8

1. Что происходит на стадии афферентного синтеза при формировании функциональной системы?

- а) возбуждение аппарата памяти
- б) принятие решения
- в) мотивационное возбуждение
- г) формирование программы действия
- д) выделение пусковой афферентации

2. Какие обратные связи в организации сенсорных систем предотвращают чрезмерное возбуждение нейронов при действии стимулов высокой интенсивности?

- а) отрицательные
- б) положительные

3. К каким сенсорным зонам коры больших полушарий поступает информация от ассоциативных ядер таламуса?

- а) первичные проекционные зоны
- б) вторичные проекционные зоны
- в) ассоциативные зоны

4. Какие из перечисленных элементов относятся к периферическому отделу сенсорной системы?

- а) рецепторный аппарат
- б) специфические ядра таламуса
- в) орган чувств
- г) афферентные нервы

5. Какие структурные элементы сетчатки глаза играют роль при сумеречном зрении?

- а) колбочки
- б) палочки
- в) биполярные клетки
- г) ганглиозные клетки

6. Какие из указанных частот звуковых колебаний воспринимаются ухом человека?

- а) 15 тыс. Гц
- б) 25 тыс. Гц
- в) 30 тыс. Гц
- г) 50 тыс. Гц

7. Какие рецепторы находятся в коже?

- а) температурные
- б) вестибулярные
- в) тактильные
- г) проприорецепторы
- д) болевые

8. Из перечисленных рецепторов выберите первично чувствующие рецепторы?

- а) палочки сетчатки
- б) вкусовые
- в) болевые
- г) обонятельные
- д) вестибулярные

9. Какую функцию выполняет слуховая труба?

- а) проводит звуковые колебания к барабанной перепонке
- б) передает звуковые колебания к мембране овального окна
- в) соединяет барабанную полость с носоглоткой
- г) уравнивает давление воздуха по обе стороны барабанной перепонки

10. Какое из нижеперечисленных ощущений возникает в ответ на действие сенсорного стимула, являющегося носителем механической энергии?

- а) тактильное
- б) зрительное
- в) обонятельное
- г) вкусовое

Вариант 9

1. Какие структурные элементы не входят в состав анализаторов?

- а) афферентный путь
- б) рецепторный аппарат
- в) нервный центр
- г) эфферентный путь

2. Какой принцип организации сенсорных систем заключается в уменьшении количества информации передаваемой из периферического отдела в центральный?

- а) принцип многоэтажности
- б) принцип многоканальности
- в) принцип дивергенции
- г) принцип конвергенции
- д) принцип обратной связи

3. Какие проекционные зоны коры больших полушарий оценивают биологическую значимость сигнала?

- а) первичные
- б) вторичные
- в) третичные

4. Какому понятию соответствует определение: «- это снижение чувствительности сенсорной системы к действующему раздражителю постоянной интенсивности»?

- а) сенсорная иллюзия
- б) сенсорная адаптация
- в) сенсорная депривация
- г) сенситизация

5. Световые лучи непосредственно проходят через многие участки глазного яблока. Укажите морфологическое образование, которое НЕ пропускает световые лучи.

- а) роговица
- б) радужная оболочка
- в) хрусталик
- г) стекловидное тело

6. Светочувствительные рецепторы – палочки и колбочки глаза находятся в

- а) белочной оболочке
- б) сосудистой оболочке
- в) слепом пятне
- г) сетчатке

7. Слуховые косточки среднего уха связывают друг с другом две структуры. Назовите эти структуры.

- а) барабанная перепонка и мембрана круглого окна
- б) барабанная перепонка и мембрана овального окна
- в) мембраны круглого и овального окон
- г) барабанная перепонка и внутренние мембраны улитки

8. Где находятся рецепторные клетки слухового анализатора?

- а) в наружном ухе
- б) в среднем ухе
- в) во внутреннем ухе
- г) в евстахиевой трубе

9. Какие из перечисленных вкусовых рецепторов расположены на корне языка и чувствительны к горьким веществам?

- а) грибовидные
- б) желобоватые
- в) листовидные
- г) нитевидные

10. В состав какого анализатора входит отолитовый аппарат?

- а) вкусовой анализатор
- б) вестибулярный анализатор
- в) обонятельный анализатор
- г) двигательный анализатор

Вариант 10

1. Какой принцип организации сенсорных систем обеспечивает более дробный и сложный анализ различных признаков сигнала?

- а) принцип многоэтажности
- б) принцип многоканальности
- в) принцип дивергенции
- г) принцип конвергенции
- д) принцип обратной связи

2. К каким сенсорным зонам коры больших полушарий поступает информация от ассоциативных ядер таламуса?

- а) первичные проекционные зоны
- б) вторичные проекционные зоны
- в) ассоциативные зоны

3. Какое из ядер таламуса является центром соматической и висцеральной чувствительности

- а) наружное коленчатое тело
- б) внутреннее коленчатое тело
- в) вентральное заднее ядро
- г) подушка

4. Для какого структурного образования глаза характерен механизм аккомодации?

- а) роговица б) зрачок в) хрусталик г) сетчатая оболочка

5. Какова функция среднего уха?

- а) трансформация звуковых колебаний в нервные импульсы
б) проведение звуковых колебаний по слуховым косточкам к мембране овального окна
в) проведение звуковых колебаний к барабанной перепонке
г) восприятие звуков

6. Выберите правильный вариант расположения рецепторных элементов в сетчатке глаза:

- а) колбочки и палочки по всей сетчатке располагаются равномерно
- б) колбочки преобладают на периферии сетчатки
- в) палочки преобладают на периферии сетчатки
- г) палочки преобладают в центральной ямке сетчатки
- д) колбочки преобладают в центральной ямке сетчатки

7. Какая сенсорная система анализирует информацию об ускорениях или замедлениях в процессе прямолинейного или вращательного движения?

- а) проприоцептивная б) висцеральная
в) зрительная г) вестибулярная

8. Какая из перечисленных сенсорных систем не дает проекций в неокортекс

- а) вестибулярная б) вкусовая в) обонятельная г) висцеральная

9. На каком этапе переработки сенсорной информации происходит процесс формирования субъективного образа действующего раздражителя?

- а) кодирование информации
б) передача и перекодирование информации
в) декодирование информации

10. В состав какого анализатора входит отолитовый аппарат?

- а) вкусовой анализатор
б) вестибулярный анализатор
в) обонятельный анализатор
г) двигательный анализатор

Примеры ситуационных задач

1. Почему под водой значительно труднее, чем в воздушной среде, определить, откуда исходит звук?
2. «Открылась бездна, звезд полна. Звездам числа нет, бездне – дна», – писал поэт. Пользовался ли он боковым зрением, когда увидел «бесчисленное» количество звезд?
3. Если бы размеры колбочек были в несколько раз больше, чем на самом деле, как изменилась бы при этом острота зрения?
4. При надавливании в течение 10 – 30 сек. указательным и большим пальцами одной руки на глазные яблоки (глазо-сердечный рефлекс) при открытых глазах испытуемый отметил удвоение предметов. О чем это свидетельствует?
5. Почему мы не ощущаем кольцо, которое носим на пальце постоянно, но отчетливо чувствуем, что на этот палец села муха?
6. При передаче информации в сенсорных системах используется принцип частотной модуляции. Можно ли утверждать, что одна и та же группа рецепторов передавала в двух разных экспериментов одинаковую информацию, если в каждом случае были зарегистрированы пачки импульсов, общее количество которых за единицу времени в каждой пачке было одинаковым?
7. Если во время сильного волнения проверить вкусовые ощущения человека, то будут ли они усилены или ослаблены по сравнению с обычным состоянием?
8. Ночью предметы видны лучше, если не смотреть прямо на них. Как это объяснить?
9. Глаз лягушки видит немного, но прекрасно приспособлен к ловле насекомых. Все насекомые подвижны. В сетчатке глаза лягушки есть специальные детекторы, четко выделяющие движущийся предмет. Но неподвижные объекты лягушка просто не видит. Летом лабораторным лягушкам требуется много корма. Ловить и запускать в лягушатник живых мух хорошо в мультфильмах, но не в научных лабораториях. Можно приучить лягушек питаться маленькими кусочками мяса. Но даже горю такой закуски лягушки не увидят, так как она неподвижна. Как же ученые вышли из затруднительного положения?
10. Человек перестает видеть неподвижную точку, если она хотя бы несколько секунд действует на одни и те же элементы сетчатки. Но этого не происходит и, как известно, можно весьма долго созерцать неподвижный предмет. Как же это получается?
11. Хрусталик глаз у рыб имеет форму шара. В отличие от хрусталика млекопитающих он не может существенно изменить свою форму, что необходимо

для рассматривания объектов на различных расстояниях. Следовательно, у рыб такая возможность ограничена. Испытывают ли они в связи с этим какие-нибудь неприятности?

12. У дальновзоркого человека отсутствуют очки, а ему необходимо прочесть всего несколько слов. Как это сделать, не используя никаких приспособлений?
13. Известный революционер Камо, попав в тюрьму, симулировал психическое расстройство, выражавшееся в отсутствии боли. Он хохотал, когда ему прижигали кожу, кололи её иглами. Однако у врачей все же возникли сомнения. На чем они основывались?
14. Человек смотрит на группу людей и одновременно фотографирует её. Отображение этой группы возникает и в мозгу, и на фотопленке. В каком случае имеет место обработка информации и в чем это выражается?
15. Два человека страдают дальновзоркостью и носят очки. Какой вопрос (один и тот же) нужно задать, чтобы убедиться в том, что причина дальновзоркости у них одинаковая или разная?
16. Один человек, подержав некоторое время руку в сосуде с водой, перенес её в сосуд с водой, температура которой была 20 градусов. Вода ему показалась холодной. Другой человек проделал аналогичный опыт, но ему вода температурой в 20 градусов показалась теплой. В чем причина разных ощущений?
17. Человек страдает тугоухостью. Если при нем играют на скрипке или заставляют звучать камертон, он этого не слышит. Что сделать, чтобы он услышал хотя бы один из этих звуков?
18. Можете ли вы найти нечто общее между ощущением горького вкуса хинина и борьбой с «закладыванием» ушей в самолете?
19. Азбука Брайля для слепых представляет собой различные совокупности выпуклых точек. Ощупывая их кончиками пальцев, слепой человек «читает» буквы. У зрячих людей способность к такому «чтению» выражена значительно хуже. Объясните конкретную причину этих различий.
20. Если слезные железы перестают функционировать, то роговая оболочка пересыхает и подвергается различным заболеваниям. Дело может закончиться слепотой. Предложите способ компенсации отсутствия слезной жидкости у такого человека.
21. При переходе из темного помещения на яркий свет или наоборот проходит некоторое время, пока зрительный анализатор приспособится к новым условиям освещения. Адаптация к темному протекает дольше, чем к яркому свету. Почему?
22. Хрусталик в течение жизни у многих людей постепенно дегенерирует. Это может привести к его помутнению – катаракте. Почему такие изменения

свойственны именно хрусталику (роговице) в большей степени, чем другим тканям глаза?

23. И овальное, и круглое окно в костной капсуле улитки затянуты эластичной мембраной. Если бы эта мембрана стала жесткой, восприятие звуков резко нарушилось бы. Почему?
24. Согласно резонансной теории слуха Гельмгольца, восприятие звука разной частоты основано на колебании разных участков основной мембраны, настроенных на звуки разной частоты. Резонируют и возбуждаются волокна основной мембраны, имеющие разную длину. Но эта теория была опровергнута и заменена другой (теория бегущей волны). Однако известны опыты, произведенные в лаборатории И.П. Павлова, в которых разрушение различных участков кортиева органа приводило к выпадению условных рефлексов на звуки соответственно низкой или высокой частоты. Не подтверждает ли это справедливость резонансной теории?
25. Если крыс приучают находить дорогу в лабиринте с многочисленными поворотами, то даже после выключения зрения животные продолжают правильно проходить все повороты. Какую дополнительную операцию (одну из двух возможных) нужно сделать, чтобы крыса перестала ориентироваться в лабиринте?
26. Работа по сборке радиоаппаратуры требует постоянного рассматривания мелких деталей, что вызывает напряжение зрения. Как изменяется ширина зрачка при рассматривании мелких предметов? Какие механизмы регулируют ширину зрачка?
27. Работа в сталеплавильном цехе характеризуется рядом неблагоприятных факторов производственной среды, одним из которых является шум с наиболее выраженным низкочастотным диапазоном. Какие изменения и в каких отделах улитки можно ожидать у работников данного цеха?
28. При длительном чтении книги иногда теряется четкость изображения, появляются темные круги перед глазами. С чем это может быть связано? Каким простым способом можно объяснить эти явления?
29. Во время шторма некоторые моряки плохо переносят качку, у них возникают вегетативные расстройства. Объясните механизм их возникновения. Что можно рекомендовать для профилактики этих явлений?
30. Глазам большинства (81%) новорожденных свойственна небольшая дальность зрения (гиперметропия). Чем это обусловлено?
31. Темной звездной ночью, рассматривая небо, всякий раз в центре поля зрения мы замечаем небольшое количество ярких крупных звезд, а по периферии – множество звезд разной величины и яркости. Объясните это явление.

32. Человека, входящего в кинозал во время сеанса, нужно проводить и усадить на свободное место, так как он ничего не видит. Только спустя некоторое время зритель начинает различать предметы. Как называется это явление? Опишите его механизм.
33. Раньше существовала рабочая профессия – котельщик. Люди этой профессии теряли слух вследствие очень больших звуковых воздействий. У котельщика 35 лет диапазон восприятия звуковых частот составил 10000 ... 18000 Гц. Какой отдел слухового анализатора поврежден у этого рабочего? Какой диапазон звуковых частот воспринимает здоровый человек этого возраста?
34. При отравлении угарным газом нередко наблюдаются функциональные расстройства анализаторов; в частности снижение слуха. Чем можно объяснить снижение слуха в условиях гипоксии?
35. В ткацком цехе прядильно-ткацкой фабрики установлены автоматические станки, являющиеся источниками шума. Было замечено, что, находясь вне цеха, работницы этого цеха говорили несколько громче окружающих. Объясните это явление.
36. Исследование функционального состояния ЦНС у полярников, находящихся в условиях Крайнего Севера показало, что период полярной ночи вызывает субъективно угнетение психического состояния. Полярный день вначале производит возбуждающее действие, но вскоре развиваются явления перевозбуждения и утомления. Чем это можно объяснить?
37. Арматурщик выполняет большинство операций стоя, но в процессе работы за смену ему приходится делать до 80 наклонов туловища под углом 30 градусов. Какие механизмы обеспечивают удержание положения тела в данных условиях?
38. Швея-мотористка пошивочного цеха швейной фабрики выполняет машинную строчку, содержащую 5 элементов. Длительность сосредоточенного наблюдения в процессе шитья составляет 60% времени смены. При изучении состояния функций организма было установлено, что время латентного периода зрительно-моторной реакции до работы составляло 237 мс., после работы – 334 мс. Как Вы оцениваете состояние зрительного анализатора работницы?
39. При исследовании адаптации организма к факторам космического полета была выявлена высокая чувствительность к перегрузкам (ускорению) органа зрения: в 1-ю фазу наступало нарушение периферического зрения, во 2-ю – потеря центрального зрения. Основная причина этого – гипоксия сетчатки. Какие фоторецепторы подвержены большему изменению в 1-ю, а какие во 2-ю фазу?

Учебное издание

Е. А. Югова

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Учебное пособие

Подписано в печать 06.05.2024. Формат 60x84^{1/8}
Бумага для множ. аппаратов. Печать на ризографе.
Гарнитура «Times New Roman».
Усл. печ. л. 29. Уч.-изд. л. 11,9.
Тираж 500. Заказ 5480-24.

Оригинал-макет отпечатан в издательском отделе
Уральского государственного педагогического университета.
620091 Екатеринбург, пр-т Космонавтов, 26.
E-mail: uspu@uspu.ru

